

Ю.А. Злобин В.Г. Скляр А.А. Клименко

# ПОПУЛЯЦИИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

теоретические основы и методика изучения



Монография

  
УНИВЕРСИТЕТСКАЯ  
КНИГА

**Ю.А. Злобин В.Г. Скляр А.А. Клименко**

---

**ПОПУЛЯЦИИ  
РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ:  
теоретические основы и методика изучения**

Монография



Суми  
Університетська книга  
2013

УДК 581.5:574.3:502.753  
ББК 28.081+28.53  
3-68

Рекомендовано к печати ученым советом Сумского национального аграрного университета. Протокол № 4 от 26 ноября 2012 г.

Рецензенты:

*Т.Л. Андриенко-Малюк*, доктор биологических наук, профессор Института ботаники Национальной академии наук Украины;

*Д.В. Дубына*, доктор биологических наук, профессор института ботаники Национальной академии наук Украины;

*Б.М. Миркин*, доктор биологических наук, профессор Башкирского государственного университета (Россия)

*На обложке:* Прострел широколистной (*Pulsatilla patens*(L.) Mill.)  
Фото А.А. Клименко

Под общей редакцией профессора, доктора биологических наук, заслуженного деятеля науки и техники Украины Ю.А. Злобина

**Злобин Ю. А.**

**3-68** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения : монография / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, А. А. Клименко. — Сумы : Университетская книга, 2013. — 439 с.

ISBN 978-966-680-654-6

В монографии рассматривается проблема редкости видов растений как следствие глобальной антропогенизации биосферы планеты и снижения биоразнообразия. Намечены основные направления в изучении популяционной экологии редких видов растений и детально описаны методические приемы сбора и обработки материала для получения информативных результатов. Обсуждаются экологические, социальные и правовые аспекты сохранения редких видов растений.

УДК 581.5:574.3:502.753  
ББК 28.081+28.53

ISBN 978-966-680-654-6

© Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.  
© ООО «ИТД "Университетская книга"», 2013

# Содержание

Введение (Ю.А. Злобин, В.Г. Складар, А.А. Клименко)	8
<b>Глава 1 Редкие виды в растительном покрове (А.А. Клименко)</b>	<b>16</b>
1.1. Формы редкости в мире растений	16
1.2. Похожи ли редкие виды друг на друга?	19
1.3. Истоки возникновения редкости растений	22
1.4. Редкие виды и редкие фитоценозы	25
1.5. Популяционная структура редких видов растений	28
1.6. Научная информация и фитосоциологическая практика	32
<b>Глава 2 Охраняемые виды растений. Красные книги, Красные списки и кадастры охраняемых природных территорий (В.Г. Складар)</b>	<b>34</b>
2.1. Красные книги	35
2.2. Региональный уровень в охране редких видов растений	42
2.3. Редкие виды растений на охраняемых природных территориях	46
2.4. Экологическая сеть	51
2.5. Кадастр охраняемых природных территорий	57
<b>Глава 3 Основные направления в изучении редких видов растений (А.А. Клименко)</b>	<b>59</b>
3.1. Выявление редких видов растений при изучении растительного покрова	60
3.2. Основные параметры состояния редких видов растений	61
3.3. Статистическая достоверность количественных данных	68
<b>Глава 4 Редкие виды растений в географическом, экологическом и фитоценотическом пространстве (Ю.А. Злобин)</b>	<b>71</b>
4.1. Популяция как форма существования редких видов растений	71
4.2. Локальные популяции в географическом пространстве	73
4.3. Локальные популяции в экологическом пространстве	76
4.4. Локальные популяции в фитоценотическом пространстве	91
<b>Глава 5 Популяционные поля (Ю.А. Злобин)</b>	<b>96</b>
5.1. Размер и конфигурация популяционного поля	97
5.2. Численность особей и популяционная плотность	103
5.3. Характер размещения особей	107

5.4. Метопуляции	110
5.5. Клоны	121
<b>Глава 6 Жизненные формы и эколого-фитоценотические стратегии у редких видов растений (Ю.А. Злобин)</b>	<b>127</b>
6.1. Жизненные формы у растений	127
6.2. Эколого-фитоценотические стратегии	133
6.3. Функциональные типы растений	137
<b>Глава 7 Особенности морфогенеза особей у редких видов растений (Ю.А. Злобин)</b>	<b>148</b>
7.1. Простая морфометрия как метод изучения морфогенеза особей редких видов растений	149
7.2. Аллометрический анализ	158
7.3. Многомерная морфометрия	166
7.4. Геометрическая морфометрия	172
7.5. Флюктуирующая асимметрия	176
7.6. Морфометрия во времени – рост	182
7.7. Целостность морфологической структуры	186
<b>Глава 8 Специфика репродукции и возобновительного процесса (А.А. Клименко)</b>	<b>192</b>
8.1. Цветение и плодоношение	193
8.2. Репродуктивное усилие	211
8.3. Возобновление	215
8.4. Эндогенные и экзогенные факторы, контролирующие репродукцию	218
8.5. Вегетативное размножение	220
8.6. Репродуктивный успех	221
<b>Глава 9 Структура популяций редких видов растений (Ю.А. Злобин)</b>	<b>227</b>
9.1. Принципы проведения структурного популяционного анализа	228
9.2. Генетическая структура популяций	229
9.3. Гендерная структура популяций	230
9.4. Возрастная структура	232
9.5. Онтогенетическая структура	232
9.6. Размерная структура	245
9.7. Виталитетная структура	251
<b>Глава 10 Редкие виды растений в условиях оптимума и эколого-фитоценотического стресса (В.Г. Склад)</b>	<b>261</b>
10.1. Концепция стресса в популяционной экологии растений	262
10.2. Особи и популяции редких видов растений	

на эколого-фитоценологических градиентах	266
10.3. Морфологическая изменчивость и пластичность как выражение адаптационных и стрессовых реакций	272
10.4. Онтогенетические тактики	278
10.5. Функциональные связи редких видов растений	283
10.6. Межвидовые ассоциированности	284
10.7. Комплексная оценка состояния особей и популяций у редких видов растений	292
<b>Глава 11 Динамика популяций редких видов растений (А.А. Клименко)</b>	<b>298</b>
11.1. Общие закономерности динамики фитопопуляций	298
11.2. Прогнозы динамики популяций на основе их состояния	303
11.3. Прогнозы на основе методики MVP	304
11.4. Прогнозы на основе методики PVA	305
11.5. Результативность метода PVA	311
<b>Глава 12 Популяционный мониторинг (В.Г. Скляр)</b>	<b>326</b>
12.1. Общие принципы организации фитомониторинга	327
12.2. Особенности популяционного фитомониторинга	330
<b>Глава 13 Организационные аспекты охраны редких видов растений (В.Г. Скляр)</b>	<b>335</b>
13.1. Истоки снижения биоразнообразия и увеличения количества редких видов растений	336
13.2. Деградация биоты	351
13.3. Основные подходы к охране редких видов растений	354
13.4. Перспективы выработки глобальной стратегии сохранения редких видов растений	361
13.5. Сценарии на XXI век	365
Заключение (Ю.А. Злобин)	368
Литература	371
Приложения	428
<b>Методические блоки</b>	
Установление размера выборки особей растений для анализа	69
Установление географического ареала	75
Установление экологической амплитуды, экологического оптимума и вычисление коэффициента дискомфорта для популяции редкого вида растения	83
Оценка экологической валентности и индекса толерантности	87

Установление положения локальной популяции в фитоценотическом пространстве	93
Установление местонахождения популяций редких растений, конфигурации популяционных полей и местонахождения особей	101
Определение численности особей в популяции и популяционной плотности	105
Установление характера размещения особей в популяции	110
Оценка фенотипического сходства/несходства особей в локальных популяциях	115
Изучение строения клонов растений	125
Анализ жизненных форм редких видов растений	131
Анализ эколого-фитоценологических стратегий редких видов растений	135
Анализ функциональных типов растений	141
Инструментарий в морфометрии	153
Определение площади листьев у растений редких видов	154
Анализ морфологической структуры особей на основе методов простой морфометрии	156
Вычисление коэффициента аллометрии $\alpha$	163
Оценка взаимообусловленности формирования признаков методом регрессионного анализа	167
Оценка взаимообусловленности формирования признаков растений методом канонических корреляций	170
Определение формы листьев методом геометрической морфометрии	174
Вычисление индекса флюктуирующей асимметрии	178
Построение кривых роста	184
Вычисление индекса морфологической интеграции	190
Изучение цветения у редких видов растений	199
Изучение плодозавязываемости и семяношения у редких видов растений	204
Оценка типа покоя у семян редких видов растений	210
Оценка репродуктивного усилия	214
Оценка успешности возобновительного процесса	217
Дискретное описание онтогенеза и построение онтогенетического спектра	241
Анализ размерной структуры особей в популяциях редких видов растений	247
Анализ виталитетной структуры популяции	254
Анализ виталитета популяций по индексу IVC	259

Установление типа размерной структуры особей в популяции как индикатора оптимальности среды обитания	265
Непрямой градиентный анализ на популяционном уровне	270
Оценка изменчивости и пластичности у особей редких видов растений	275
Установление типа онтогенетической тактики	281
Вычисление индексов ассоциированности для редких видов растений	287
Анализ межвидовых отношений растений с учетом их онтогенетического состояния с использованием анализа соответствия	288
Визуализация комплексной оценки особей и популяций редких видов растений	294
Принципиальные основы использования методики PVA для оценки динамики популяций редких видов растений	309
Прогнозирование динамики популяций редких видов растений	318
Принципы фитопопуляционного мониторинга состояния популяций редких видов растений	331



## ВВЕДЕНИЕ

Существование человеческой цивилизации напрямую зависит от состояния биосферы планеты. Это уже стало общеизвестной истиной. Большинство специалистов отмечает, что биосфера обладает мощными механизмами самоподдержания и поэтому достаточно устойчива. Действительно, биосфера существует уже около 3,8 миллиардов лет и, несмотря на многократную смену видового состава живых организмов, которые ее формируют, она как целостная система на протяжении этого времени оставалась функционально стабильной. Однако при этом нужно учитывать, что устойчивость биосферы в прежние эпохи проявляла себя, как правило, на фоне медленных изменений компонентов ее структуры, когда каждая перестройка занимала, по крайней мере, несколько миллионов лет.

Ситуация изменилась в конце XIX века, когда в результате резкого ускорения технического процесса и демографического взрыва антропогенное воздействие на биосферу приобрело качественно новый характер. Оно сделалось не только более мощным, но и всесторонне разрушающим. Изменения в системе «биосфера – человечество» стали происходить быстрыми темпами, тогда как эволюция и адаптация являются процессами медленными. Появилось справедливое опасение, что деграционные процессы в биосфере могут оказаться необратимыми и в таком случае поставят под угрозу будущее всего человечества. Началось активное формирование новой отрасли биологической науки – науки об охране природы. С целью сохранения биоразнообразия активизировалась работа по созданию охраняемых природных территорий, во многих странах начали конструирование экологических сетей, стали проводиться инвентаризация и мониторинг флоры и фауны, издаваться Красные и Зеленые книги.

С точки зрения сохранности базовых свойств биосферы планеты большое значение имеет структурно-функциональная целостность ее продукционного блока – фитосферы, которая состоит из зеленых растений, осуществляющих первичный синтез органического вещества. Видовое разнообразие зеленых растений как часть общего биоразно-

образия и оптимальное сочетание доминантов и ассектаторов в растительном покрове выступают в качестве механизмов, обеспечивающих стабильность экосистем, которые составляют биосферу как единую целостность (Шеляг-Сосонко, 1997).

Антропогенная трансформация биосферы, происходившая на протяжении XX века и продолжающаяся в XXI веке, обусловлена воздействием различных факторов, однако последствия такого воздействия в определенном смысле однотипны: они ведут к гомогенизации биосферы. В результате гомогенизации экосистемы с первоначально высоким видовым разнообразием становятся «монотонными», бедны мис точки зрения количества видов, утрачивают способность дублировать выпадающие звенья пищевых цепей, снижается степень замкнутости биогеохимических циклов. Кроме того, они становятся неустойчивыми, уязвимыми. Если же такие процессы охватывают большое количество экосистем, возрастает уязвимость самой биосферы планеты в плане ее структурной и функциональной целостности.

Проблема утраты биоразнообразия с конца XX века в экологической науке является одной из основных. Ей посвящены тысячи публикаций (Негребов, 2000; Бродский, 2002; Залепухин, 2003; Rands, 2010; Raven, 2011; Ситник, 2011 и др.). В зависимости от структурной организации биосферы различают два основных механизма ее гомогенизации: являются: а) биологические инвазии; б) утрата редких видов растений и животных. Эти два механизма взаимосвязаны: первый запускает второй, а работа второго создает условия для действия первого механизма.

Биологические инвазии – это внедрение в экосистемы чужеродных видов растений (Бурда, 1991; Sakai, 2001; Бурда, 2011). Такие виды отличаются высокой конкурентной способностью, хорошей адаптируемостью и часто сниженными требованиями к ресурсам и условиям обитания. Поэтому они легко вытесняют аборигенные виды растений, одни из которых становятся все более и более редкими, другие находятся под явной угрозой полного исчезновения, а третьи или уже утрачены полностью, или утрачены на большей части ареала обитания. Реальность этого процесса подтверждают Красные книги всех регионов земного шара. С момента выхода в 1963 году в свет первой Красной книги в каждом последующем издании как Красной книги Международного Союза охраны природы (МСОП), так и в Красных книгах отдельных государств увеличивается число редких и исчезающих видов, которые в них включаются. Это отражает не только процесс лучшей изученности состояния флоры, но и в значительной степени

иллюстрирует тот факт, что в результате быстрой антропогенизации природной среды количество редких видов растений, нуждающихся в активной охране, объективно возрастает. По оценке Ю.Р. Шеляг-Сосонко (2010), в мире под угрозой исчезновения находится от 10 до 30% видов растений.

С начала XX века риски существования популяций растений резко возрасли из-за нарастающего глобального антропогенного воздействия на растительный мир, которое оказалось многогранным, включая прямое отчуждение фитомассы, уничтожение отдельных видов и биомов, загрязнение ксенобиотиками, климатические изменения и др. Перед специалистами в области биологии и экологии встала новая задача – изучить механизмы стабильного существования популяций и выявить конкретные предпосылки, которые ведут к вымиранию отдельных видов. Как справедливо утверждает ряд специалистов, проблема утраты редких видов растений является частью общей проблемы снижения биоразнообразия в биосфере планеты (Нецветаев, 2000).

В.Е. Флинт (2002) подчеркнул еще одну важную особенность охраны редких видов живых организмов, которая нередко оказывается критической для получения реальных результатов. Дело в том, что для оценки состояния редких видов растений необходим принципиально иной тип научной информации по сравнению с характером научных данных, на которые традиционно ориентированы биологи и экологи. Это информация о своего рода патологических процессах в популяциях, тогда как биологи и экологи обычно интересуются сведениями иного характера: эволюционная позиция вида, его систематическое положение, морфология, место в пищевых цепях и т.п., которые специалисту в области фитосозологии часто вообще не нужны. Для организации работ по охране редких растений необходим и такой особый блок знаний, как состояние экологической среды и тенденции ее изменения как в глобальном, так и региональном масштабе. Однако, несмотря на то, что редким видам растений к настоящему времени посвящены сотни публикаций, значительная их часть не отвечает критерию Флинта.

В силу самых разных причин становятся все более редкими и начинают вымирать отдельные виды растений. Наиболее распространенной угрозой для редких видов является утрата местообитаний, к которым они адаптированы. Часто их вытесняют более конкурентоспособные инвазионные виды. Существуют и другие угрозы редким видам растений. Красиво цветущие и обладающие полезными свой-

ствами редкие виды часто уничтожаются на букеты, а также в процессе заготовки лекарственного сырья.

Утрата редких видов растений под действием любых негативных факторов, независимо от их природы, является глобальной проблемой с очень серьезными последствиями. Вымирание любого биологического вида – это невозполнимая потеря. Генотипы неповторимы, и поэтому утраченный вид растения с его уникальными свойствами исчезает навсегда. Сохранение редких видов и предотвращение их вымирания, таким образом, стало одной из основных научно-организационных задач ботаников и экологов всех стран мира. Для ее успешного решения потребовались обширные научные данные, юридическое обеспечение и перелом в сознании масс.

В Украине правовая и нормативная база в области фитосозологии разработана в достаточной степени. Работы по охране растительного покрова и редких видов растений базируются на целом комплексе законов Украины и других правительственных документах. Среди них – Закон Украины «Об охране окружающей природной среды» (1991), Закон Украины «О растительном мире» (1999), Закон Украины «Об общегосударственной программе формирования национальной экологической сети Украины на 2000–2015 годы» (2000), Закон Украины «О Красной книге Украины» (2002), Закон Украины «Об экологической сети Украины» (2004), «Лесной кодекс Украины» (1994), «Положение о Зеленой книге Украины» (2002). Украина присоединилась к ряду международных соглашений по охране растительного покрова, природной среды и биосферы в целом, в том числе к Конвенции про международную торговлю видами дикой фауны и флоры, которые находятся под угрозой исчезновения CITES, к Конвенции про охрану дикой фауны и флоры и природной среды в Европе и др. Ориентация на совершенствование охраны редких видов растений четко сформулирована в ряде государственных и общественных постановлений и рекомендаций, в том числе в резолюции Международного экологического форума «Природная среда для Украины» (2012). В совокупности эти документы составляют надежную базу эффективной охраны редких видов растений и сохранения мест их произрастания. Они также определяют, что сохранение целостности природной среды и видового разнообразия наряду с экологически обоснованным использованием природными ресурсами является условием и гарантией устойчивого развития общества.

Естественно, что феномен редкости видов растений и угроза утраты флористического разнообразия привлекли внимание ботаников и эко-

логов. На протяжении второй половины прошлого века и за первое десятилетие XXI века проблемам состояния редких видов растений и их охране, как отмечалось выше, посвящены многие авторские и коллективные монографии, изданы тысячи и тысячи статей. По итогам этих работ накапливался фактический материал, разрабатывались теоретические основы феномена редкости в мире растений, а также шел активный поиск методов изучения редких видов растений на трех уровнях их организации – видовом, популяционном и организменном.

При изучении редких видов растений особенно актуален популяционный уровень. Это обусловлено тем, что любой вид растений существует в природе как самостоятельная локальная популяция (Злобин, 1992). Именно процессы, происходящие в локальных популяциях, определяют их устойчивость и динамику развития. Вымирание вида – это исчезновение локальных популяций, которыми он представлен в природе. Поэтому исследования редких видов растений на популяционном уровне являются наиболее востребованными и результативными. Популяционный подход имеет и своего рода «скрытую» научную ценность, которая состоит в том, что он предполагает всестороннее изучение особей растений, составляющих популяции, и, следовательно, дает важную информацию о росте, продукционном процессе и о способности к репродукции особей редких видов растений.

Проблемам популяционной жизни растений посвящено несколько монографий и множество статей (Hagreg, 1977; Silvertown, 1982; Марков, 1986; Яблоков, 1987; Бигон, 1989; Жукова, 1995; Дідух, 1998; Rockwood, 2006; Злобин, 2009 и др.), но они, в основном, ориентированы на изучение популяций широко распространенных видов растений. Теоретические основы и методика изучения популяций редких видов растений остаются мало разработанными.

Предлагаемая авторским коллективом концепция изучения редких видов растений строится на комплексном анализе редкого вида, начиная с его общих морфологических и экологических особенностей и кончая свойствами особей, формирующих конкретные локальные популяции. На основе данных о конкретной популяции и составляющих ее особях рассматриваются теоретические основы и предлагаются методы, которые позволяют оценить вероятный тренд динамики этой популяции. Показано, как с помощью анализа фенотипической структуры популяций редкого вида и уровня его адаптационных возможностей можно уточнять такие прогнозы.

Концепция комплексного изучения редкого вида предполагает использование полного арсенала ботанических и экологических ме-

тодов исследований. Они включают анализ жизненных форм, особенностей морфогенеза особей с учетом морфометрических данных, гендерной, онтогенетической и виталитетной структуры популяций, репродуктивных способностей растений, свойств экотопа и его соответствия экологическим требованиям данного вида редкого растения. Такой подход, с нашей точки зрения, актуален, так как только он позволяет сопоставлять данные, получаемые разными исследователями, и устанавливать общие закономерности в популяционной жизни редких видов растений. Разработка основ общего концептуального подхода к редким видам растений, безусловно, будет интересна специалистам Министерства экологии и природных ресурсов Украины, сотрудникам ботанических садов, работникам заповедников и национальных парков Украины, которые ведут «Летописи природы». Мы надеемся, что опыт и наработки украинских ботаников будут востребованы также и коллегами из России, Беларуси и других стран СНГ.

В предлагаемой монографии на примере группы редких видов растений северо-востока Украины последовательно рассматриваются содержательные этапы, из которых складывается комплексное изучение популяций редких видов растений. Поскольку для получения информации о состоянии популяций редких видов растений требуется использовать достаточно сложные методы и приемы, в текст включены «Методические блоки», в которых поэтапно анализируются особенности сбора исходных данных и методика обработки материала, полученного при изучении редких видов растений. Во многих случаях для удобства пользователей книги реальные объемы выборок, которые включаются в математико-статистическую обработку, искусственно уменьшены. Это учебные примеры, а не материал для содержательной биолого-экологической интерпретации. Возможная интерпретация только демонстрируется на этих примерах.

Для обработки количественных данных (а только они дают достоверную информацию о состоянии и трендах развития популяций редких видов растений) авторы рекомендуют использовать современные компьютерные математико-статистические программы. Среди коммерческих компьютерных программ наиболее эффективны следующие:

- **STATISTICA** – версия 10 и более ранние. Это, пожалуй, самый мощный и удобный в использовании пакет прикладных статистических программ, включающий практически все современные методы математико-статистической обработки данных, в т. ч. методы многомерной статистики и дата-майнинг. Дополнительным

достоинством пакета STATISTICA является очень удобная система построения графиков и диаграмм;

- **IBM SPSS Statistics**, версия 20 и более ранние, которые назывались просто SPSS. При математико-статистической обработке данных этот пакет практически не уступает пакету STATISTICA, а в отдельных модулях по своим возможностям даже превосходит его. Но графический модуль в нем гораздо менее удобен, к тому же плохо поддерживает кириллицу;
- **SigmaPlot** – программа для анализа и визуализации научных и статистических данных. Она позволяет построить более 100 видов научных графиков и диаграмм.

Из некоммерческих компьютерных программ, доступных для свободного скачивания с сайтов разработчиков, в первую очередь рекомендуется использовать такие программы, как:

- **PAST**. Программа создана для обработки биологических и экологических данных. Этот пакет содержит не только обычные методы математико-статистического анализа, но и ряд специальных модулей для обработки данных, получаемых биологами и экологами (кладистика, индексы разнообразия, включая  $\beta$ -разнообразие, метод ближайшего соседа, многомерная аллометрия, метрики расстояний, бестрендовый анализ соответствия и др.);
- **Gnuplot** – программа для создания двух- и трехмерных графиков. Имеет собственную систему команд, может работать интерактивно (в режиме командной строки), а также выполнять скрипты;
- **POPULUS** – программа для прогнозирования вероятных трендов развития популяций;
- **VORTEX** – аналогичная, но более мощная программа для прогнозирования рисков вымирания популяций растений.

К программам STATISTICA, SPSS, POPULUS, VORTEX, Gnuplot имеются развернутые руководства на русском языке. Обзор основных компьютерных программ, наиболее пригодных для обработки биолого-экологических данных, приведен в работах А. Новаковского (2005) и Ю.А. Злобина (2012а). Опубликовано большое количество монографий и методических пособий по компьютерной обработке данных математико-статистическими методами, включая методы многомерной статистики (Уланова, 1995; Джонгман, 1999; Боровиков, 2001; Бюль, 2005 и др.).

Предлагаемая авторским коллективом монография ориентирована на ботаников и экологов, работающих в сфере фитосозологии и за-

интересованных в унифицированных методиках накопления фактических данных о редких видах растений с их последующим обобщением и сопоставлением с результатами других исследователей.

Авторы не рассматривают изложенные ими теоретические положения о редких видах растений и методах их изучения как некую истину в конечной инстанции. Предлагаемый материал — это промежуточный итог работы научного коллектива и коллег в Украине, России, США и в странах Европы, достижения которых широко используются и упоминаются в данной работе. Мы надеемся, что проблемы теории и методики изучения редких видов растений получат дальнейшее развитие.



## Редкие виды в растительном покрове

---

Согласно принятой в 1992 году на Конференции ООН по окружающей среде и развитию парадигме биоразнообразия рассматривается как главный фактор, определяющий устойчивость биосферы, а значит, и само существование человеческой цивилизации (Шеляг-Сосонко, 2010). Основным каналом потери биоразнообразия – это вымирание видов, в первую очередь редких. Еще Ч. Дарвин отмечал, что редкость является предвестником вымирания». Всего за исторический период (с 3 тыс. до н.э. и по настоящее время) в мире потеряно 384 вида растений. Коллектив 45 ведущих специалистов под руководством С. Батчарта (Butchart, 2010) по состоянию на январь 2010 года проанализировал сохраняемость редких видов растений по 31 критерию и констатировал, что темпы потери видового биоразнообразия за последнее десятилетие не снизились.

По словам В.Е. Флинта, «исчезновение, вымирание каждого вида – не что иное, как тест на качество окружающей среды, на скрытые недостатки нашей работы по сохранению биоразнообразия, это трещина в целостности структуры биоразнообразия» (Флинт, 2002: с. 8). Осознание этой истины привело на рубеже XX и XXI столетий буквально к взрывообразному росту числа публикаций о редких видах растений, посвященных их разностороннему изучению (Злобин, 2011).

### 1.1. Формы редкости в мире растений

Общепринятой дефиниции понятия «редкий вид» в ботанической литературе нет. Наиболее распространенным является определение, предложенное К. Гастоном (Gaston, 1994). Согласно этому определению редким считается вид, имеющий или низкую численность особей, или занимающий небольшую территорию по сравнению с сопоставимыми видами близкого таксономического положения. Д. Раби-

нович (Rabinowitz, 1981) для установления категории «редкий вид» использует три критерия:

- 1) размер ареала (узкий – широкий);
- 2) специфичность местопрорастания (широкая – ограниченная);
- 3) локальное обилие (высокое или низкое).

Семь комбинаций этих признаков она рассматривает как основание для признания вида редким и только одну комбинацию (широкий ареал, широкая экологическая амплитуда и высокое обилие) – как признак нередкого вида (табл. 1.1).

Для установления статуса вида «редкий» С.М. Стойко (1992) предлагает семь критериев:

- 1) флорогенетический;
- 2) фитоисторический;
- 3) кариологический;
- 4) генетический;
- 5) экономический;
- 6) фармакологический;
- 7) критерий научной ценности.

Дж. Бенаяс (Benayas, 1999) к этим критериям добавил еще один – способность вида занимать фундаментальную экологическую нишу, т.е. уровень его конкурентоспособности. Роль конкурентного подавления в жизни редких видов подтверждают многие опыты по их пересадке в условия культуры, когда, как правило, мощность развития особей существенно возрастает (Баранова, 2009).

Фактически набор этих критериев не дает полного решения проблемы редкости видов: помимо признания самого факта редкости

Таблица 1.1. Классификация редких видов (по D. Rabinowitz, 1981)

Категория редкости	Географическое распространение	Специфичность местообитания	Размер локальных популяций
1	Узкое	Выражена	Маленький
2	Узкое	Выражена	Большой
3	Узкое	Не выражена	Маленький
4	Узкое	Не выражена	Большой
5	Широкое	Выражена	Маленький
6	Широкое	Выражена	Большой
7	Широкое	Не выражена	Маленький

необходимо установить ее форму. Основными формами редкости являются:

- *истинная* – свойственна видам с очень маленькими ареалами, небольшой численностью особей и низкой встречаемостью;
- *диффузная* – вид имеет обширный ареал, но в его границах везде встречается редко и с небольшой численностью;
- *периферийная* – вид имеет обширный ареал, достаточно высокую численность и только на периферии ареала встречается редко и является малочисленным;
- *темпоральная* – наблюдается в тех случаях, когда на протяжении нескольких лет вид является редким, но затем его численность существенно возрастает, увеличивается число локалитетов, расширяется ареал.

Случаи темпоральной редкости не уникальны. В работе К. Элзинга (Elzinga, 2001) приведен пример, когда у редкого вида на протяжении 8 лет численность особей снижалась почти в 2 раза, но в последующие 11 лет она возросла в 2,5 раза. Г. Джаквемин (Jacquetun, 2007) в течение 25 лет наблюдал за состоянием популяции *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). Оказалось, что число особей в этой популяции по годам варьировало от 80 до нескольких штук, а доля цветущих растений изменялась от 0 до 100%. Очевидно, что, если судить по случайному отрезку в 3–5 лет из этого 25-летнего периода наблюдений за популяцией, можно прийти к неадекватным выводам о ее жизнеспособности.

Но известны и другие ситуации. И.В. Блинова (2009) проводила учет численности популяций некоторых видов орхидных на северной границе их ареала в течение 10–12 лет. Оказалось, что в популяциях при небольших флюктуациях резких спадов или подъемов численности не наблюдалось. Это можно видеть на примере популяций *Cypripedium calceolus* (рис. 1.1). Только у некоторых из изученных 16 видов орхидных флюктуации численности были более значительными. Флюктуационные типы динамики численности у редких видов растений, без резких спадов и подъемов, отмечали и другие исследователи (Железная, 2011).

Р.В. Попадюк с коллегами (1999) считает целесообразным различать еще *экологически редкие виды*, редкость которых вызвана их приуроченностью к специфическим малораспространенным экотопам, и *сукцессионно редкие виды*, выпадающие из состава фитоценозов в силу их антропогенной дегградации.

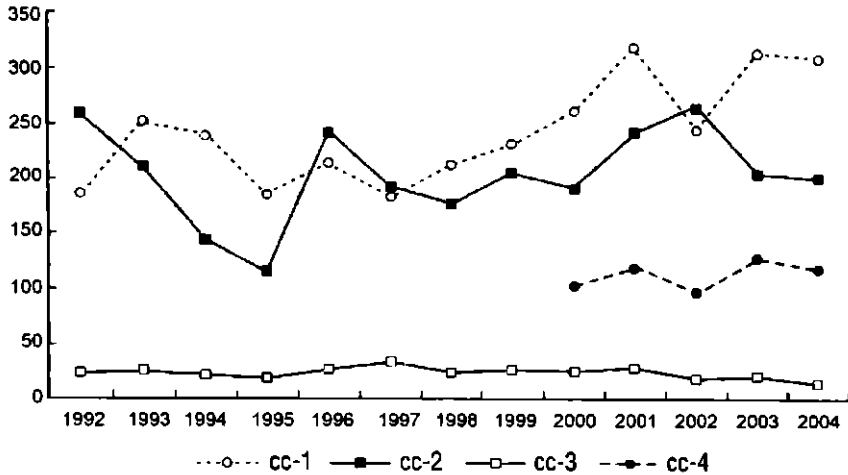


Рис. 1.1. Динамика общей численности особей в четырех популяциях *Cyripedium calceolus* в период 1992–2004 гг. На оси ординат число побегов в популяции, ss-1 – ss-4 – номера популяций (по И.В. Блиновой, 2009)

Специалисты, изучавшие редкие виды на протяжении многих лет, отмечали, что редкость сама по себе не означает вымирания редкого вида. Для некоторых видов это форма их существования (Ракова, 1992; Кобів, 2010).

В целом, соотношения всех разрабатываемых подходов к оценке редкости видов оказываются достаточно сложными, и в реальной практике отнесение видов к категории «редкий» до сих пор является весьма субъективным (Глазунов, 2003). К. Маргулес (Margules, 1981) подчеркивал, что оценка форм и истоков редкости вида требует интенсивной исследовательской работы с охватом достаточно большой фитогеографической зоны и длительных периодов времени.

## 1.2. Похожи ли редкие виды друг на друга?

Самостоятельное направление исследований состоит в определении общих свойств, присущих редким видам. Эта проблема решается либо изучением биологии и экологии редких видов как таковых, либо путем сравнения свойств редких видов со свойствами широко распространенных близких таксономических видов.

Сопоставление редких видов с широко распространенными видами близких таксонов по нескольким десяткам признаков с охватом в совокупности более 300 таких видов было выполнено рядом авторов (Kulín, 1993, 1997; Hegny, 1999; Murray, 2002; Kull, 2002; Verheyen, 2003; Pilgim, 2004; Lavegne, 2004; Farnsworth, 2007). В работах этих исследователей делается попытка выявить некоторый общий облик, специфику особей редких видов растений и на их основе создать модель морфоструктуры типичного редкого растения.

По В. Кунину и К. Гастону (Kulín, 1997), редкие виды отличаются следующим комплексом признаков:

- а) низкое обилие;
- б) узкая область распространения и узкая экологическая специализация;
- в) древность таксона;
- г) явная угроза вымирания;
- д) низкое генетическое разнообразие;
- е) особый поток генов;
- ж) таксономическая редкость.

Для них также характерны низкий уровень самосовместимости, выраженная тенденция к вегетативному размножению, низкое репродуктивное усилие и слабая способность к эффективному разносу семян. Например, во флоре Англии редкие виды – это в основном некрупные растения, с низкими репродуктивными выходами и преимущественно энтомофильные (Pilgim, 2004). В Эстонии доля редких видов повышена среди гемерофобов и понижена среди апофитов (Kull, 2002).

М. Херми и соавторы (Hegny, 1999) сравнили 132 древних лесных вида с 251 видом недревного происхождения. Установлено, что по шкалам Элленберга зоны экологического оптимума древних и недревных видов отличаются. Древние виды были более теневыносливыми, избегали как сухих, так и переувлажненных местообитаний. По жизненной форме они чаще были геофитами и гемикриптофитами. Древние виды отличаются также особой синтаксономической принадлежностью. Они хуже заселяли новые лесные местообитания по сравнению с недревными видами из-за малой способности к дальнейшей дисперсии семян, низкого выхода семян и плохой приживаемости всходов.

С. Левегне и коллеги (Lavegne, 2004) сравнили 20 пар узких эндемиков и широко распространенных видов Средиземноморья по

25 признакам. Оказалось, что эндемики по сравнению с систематически близкими, но широко распространенными видами, всегда более мелкими по размеру, предпочитали каменистые южные склоны, при этом мало отличаясь по своим аллометрическим морфологическим параметрам. Из-за мелких размеров особей эндемики продуцировали меньше цветков и семян в расчете на одну особь. Низкие вклады вещества в репродукцию были главной особенностью эндемиков. По мнению авторов, перечисленные особенности репродукции являются главными в определении уязвимости редких видов растений. Поражаемость фитофагами среди групп видов, которые сравнивались, оказалась одинаковой.

Э. Фарнсворт (Farnsworth, 2007), сопоставив по 16 признакам 27 редких и 27 широко распространенных видов, обнаружила, что у всех редких видов, прежде всего, была более узкая экологическая амплитуда. Они отличались крупными семенами, низкорослостью и отсутствующим или слабо выраженным вегетативным размножением.

У реликтовых видов лесов, как правило, крупные семена, низкий выход семян, трудности дисперсии, что делает их уязвимыми и переводит в категорию редких при антропогенной трансформации лесных экосистем (Verheyen, 2003).

В целом, согласно полученным данным для редких видов наиболее характерны следующие особенности:

- а) низкое локальное обилие;
- б) узкая область распространения при выраженной экологической специализации с узкой синтаксономической приуроченностью;
- в) древность таксона;
- г) явная угроза вымирания;
- д) низкое генетическое разнообразие;
- е) особый поток генов;
- ж) таксономическая редкость;
- з) низкое репродуктивное усилие и слабая способность к эффективному разносу семян;
- и) плохая способность заселять новые местообитания.

Действительно, редкие виды растений имеют много общих черт и свойств. Но между ними существует и глубокое различие: одни из них явно имеют тенденцию к сокращению ареалов, деградации и вымиранию, а другие на протяжении длительного периода времени сохраняют в фитоценозах устойчивую позицию. Многие виды редких растений могут долгое время существовать в виде небольших популяций

при условии стабильного сохранения фитоценозов, к которым они адаптированы. М.В. Ракова исследовала 12 редких видов на юге Дальнего Востока и пришла к выводу, что «сокращение численности популяций редких видов не вызывается внутренними биологическими особенностями растений или их неприспособленностью к среде обитания, а является результатом необратимой деградации первичных фитоценозов» (М.В. Ракова, 1992 : 153).

Устойчивость редких видов растений зависит и от их способности к адаптации. Некоторые редкие виды в стрессовых условиях меняют тип жизненной стратегии, жизненную форму или реализуют другие адаптационные механизмы (Парнікоза, 2001). Есть виды редких растений, адаптированные к лугам с регулярным сенокосением (Лоя, 2008). К сожалению, эти свойства редких видов растений остаются малоизученными, хотя они очень важны для оценки устойчивости их популяций.

Вид может быть редким, но не исчезающим, и в таком случае он не нуждается в особой охране. Два понятия – редкий вид и исчезающий вид, нуждающийся в охране, – не являются синонимами (Стойко, 1992). Редкость и устойчивость существования далеко не всегда однозначно сопряженные явления.

### 1.3. Истоки возникновения редкости растений

Причины, по которым тот или иной вид растения становится редким и ему начинает угрожать полное исчезновение, могут быть разными. Их подразделяют на прямые и косвенные. К *прямым* относят случаи непосредственного уничтожения растений человеком или животными в связи с их определенными потребительскими качествами. Они достаточно многообразны: это выпас домашних животных, сбор лекарственных и декоративных растений и т.п. (Крылова, 1982; Шалак, 1988; Вахрамеева, 1998; Игошева, 2006; Ильина, 2009 и др.). Столь же разнообразны и косвенные угрозы существованию редких видов растений. К косвенным воздействиям на редкие растения относятся переэксплуатация природных ресурсов, распашка лугов и степей, вырубка лесов, лесные и степные пожары. По сути, это изменение или полное уничтожение среды обитания, включая ее загрязнение ксенобиотиками и заселение заносными видами (Нещетаев, 2000; Примак, 2002). В последние десятилетия определенные угрозы редким видам исходят от глобального изменения климата (Plant Conserv. Rep., 2008).

П. Фидлер (Fidler, 2001) на основе процессов флоро- и сингенеза выделяет две предпосылки возникновения редкости видов растений:

- 1) *антропогенную* – связанную с деятельностью человека;
- 2) *естественную* – вызванную автономными свойствами редких растений.

Антропогенез и инвазии чужеродных видов являются главными механизмами гомогенизации экосистем. В таких экосистемах более однородным становится видовой состав, утрачиваются уникальные адаптации на видовом и популяционном уровне (Павлов, 2009). По расчетам Л.В. Денисовой и С.В. Никитиной (1988), для 71% редких видов Красной книги СССР главным фактором возможного исчезновения являются разные формы антропогенных воздействий.

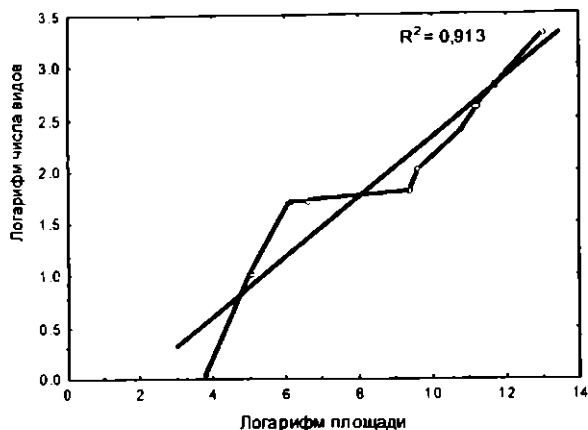
Антропогенно обусловленная редкость может вызываться прямой или косвенной деятельностью человека. В первом случае это непосредственное уничтожение определенных видов растений в связи с их потребительскими качествами (лекарственные, декоративные и т.п.). В литературе приведено много случаев, когда разные формы антропогенного изменения естественных экосистем приводят к утрате и даже к полному выпадению редких видов растений из них. В обзорной работе О. Хоннаи и соавторов. (Ноппау, 2005) показано, что для лесных травянистых растений серьезную угрозу их существованию создает фрагментация лесных массивов. Так, в южнотаежных лесах Нижегородской области России количество видов орхидных резко снижалось в нарушенных экосистемах (рис. 1.2) (Глыбина, 2011).

В Украине С.В. Измествьева и И.М. Данилик (2012) после детального изучения 10 видов редких охраняемых растений в Ровенском заповеднике установили, что состояние их популяций стабильно и единственной угрозой их существования являются такие антропогенные факторы, как рекреация, выгальтывание и выпас.

Определенную угрозу редким видам растений создают инвазии в растительный покров заносных видов. В последние десятилетия этот процесс становится массовым, что даже вызвало необходимость издания «Черных книг», содержащих списки таких растений (Виноградова, 2009).

Механизмы формирования естественной редкости еще более разнообразны. Они связаны со специфическими биолого-экологическими свойствами вида. Существуют и эволюционные истоки редкости видов. Часто редкими являются эндемики, которые приурочены только к узкой, ограниченной территории с особой геологической историей





**Рис. 1.2.** Зависимость количества редких видов растений от площади участка малонарушенных южнотаежных лесов в логарифмических координатах (по М.А. Глыбиной, 2011)

и особым рельефом. Эндемиками являются как молодые полиплоидные виды (неоэндемики), так и реликты (палеоэндемики) (Stebbins, 1980). Подавляющее их большинство – истинно редкие виды, которые требуют охраны в первую очередь. Однако следует учитывать, что эндемизм сам по себе еще не означает редкость. Главная эколого-биологическая черта эндемиков – узкая специализация с приспособленностью к специфическим эколого-фитоценотическим условиям (Печуркин, 1988). Эндемики иногда классифицируют и по их экологическим связям. Например, П. Фидлер (Fiedler, 2001) выделяет эдафический эндемизм, вызванный тем, что некоторые виды растений могут расти только на определенном типе почвы, который сам по себе является редким. Согласно теории «экваториальной помпы» Ф. Дарлингтона происходит выдавливание реликтовых видов животных к северу и югу от экватора. Есть основания считать, что эта теория справедлива и для растений (Дидух, 1988).

## 1.4. Редкие виды и редкие фитоценозы

У каждого вида растений в ходе эволюции сформировались свои специфические экосистемные связи, и поэтому устойчивое существование редкого вида возможно только в той эколого-ценотической среде, к которой он адаптирован. В зависимости от эколого-ценотической обстановки и аутоэкологических свойств редкие виды могут находиться в трех основных состояниях:

- 1) нормы – с устойчивым сохранением численности особей;
- 2) стресса – особи редких видов растений имеют сниженное жизненное состояние и низкий репродуктивный выход;
- 3) деградации – возобновление практически прекращается и растения необратимо деградируют.

Важным фактором сохранения редких видов растений является характер ценотической среды их обитания. Можно представить три возможных варианта ценотической приуроченности редких видов растений:

- 1) широко распространенные зональные фитоценозы;
- 2) редкие фитоценозы;
- 3) антропогенно преобразованные или искусственные фитоценозы.

Синтаксономическая привязка редких видов растений очень мало изучена. Специалисты, работающие с редкими растениями, обычно ограничиваются указаниями: «на остепненных лугах», «в сосняках зеленомошных» и т.п.

Для выявления ценотических связей редких видов большое значение имеет инвентаризация редких сообществ, так как именно с ними во многих случаях связаны редкие виды. Редкие сообщества имеют своеобразную структуру и состав. Идея их охраны как самостоятельная задача и как метод охраны редких видов была высказана впервые в начале 1980-х годов рядом авторов (Стойко, 1982, 1986; Денисова, 1982; Голубев, 1983). Ее реализация привела к изданию Зеленых книг (Зеленая Книга Украины, 2009) и специальных региональных монографий (Крестов, 2003).

Природная среда достаточно быстро изменяется, поэтому ключевой проблемой для редких видов является адаптация к ее изменениям. Решающий фактор при этом – соотношение двух скоростей: скорости изменения антропогенной среды, которая резко возросла в период глобального антропогенеза, и скорости адаптации растений, которая требует смены многих поколений, и поэтому она, как правило, ниже.

Адаптируемость и пластичность растений – феномены достаточно сложные. В пределах вида происходит естественный отбор, в результате которого отдельные группы его особей становятся более приспособленными к локальной среде обитания, и одновременно наблюдается поток генов, нивелирующий межпопуляционные различия. Особой категорией является кросс-потомственная пластичность, наблюдаемая в стрессовых условиях произрастания, когда в ответ на неблагоприятные условия признаки потомства у родительских растений изменяются так, что от поколения к поколению уменьшается качество потомства, однако при этом увеличивается его адаптированность к данным условиям произрастания (Sultan, 2004). Наибольшей устойчивостью редкие виды обладают в условиях экологического и ценотического оптимума (Будников, 1998).

Описаны случаи, когда редкость вида обусловлена отсутствием в экосистеме ниш возобновления, и тогда до 97% и более семян, продуцируемых редким видом растения, не имеют возможности прорасти (García, 2003; Блинова, 2006). Причиной редкости может быть недостаток опылителей или деятельность фитофагов. Фитофаги приурочены к местам скопления особей растения-хозяина (Kupin, 1997; Тогвік, 1998), а поскольку редкие виды представлены небольшими популяциями, для них эта особенность фитофагов оказывается существенной.

У редких видов растений их рост и развитие в природных условиях могут существенно ограничиваться общим уровнем диффузной конкуренции. О малой конкурентной устойчивости редких видов растений свидетельствуют опыты О.Г. Барановой и др. (2009) по пересадке особей пяти видов редких растений в питомник. Уже через два года наблюдалась выраженная тенденция к более быстрому переходу растений из одного онтогенетического состояния в другое и формированию более мощных особей с повышенной способностью к цветению и плодоношению.

Низкая конкурентная способность редких видов приводит к тому, что они вытесняются из оптимальных для них экологических и ценологических условий в экотонные местообитания. Поэтому для некоторых видов растений оптимальными оказались условия искусственных лесов и лесополос (Мельник, 1992). Режим полного заповедования оказывается губительным для ряда эндемиков Урала (Горчаковский, 1988). Известны и другие подобные случаи – они, как правило, объясняются устранением конкуренции со стороны дерновинных злаков или других мощных эдификаторов.

Устойчивое существование редких видов в значительной степени зависит от реализуемой ими стратегии жизни. Оно выше у *r*-стратегов, которые способны заселять вторичные, антропогенно нарушенные местообитания. Такая способность отмечена у ряда видов орхидных (Adamovski, 2006; Есик, 2008). Вероятность вымирания выше у редких видов с *K*-стратегией, которые могут устойчиво существовать только в стабильно сохраняющейся природной среде.

У ряда видов редких растений установлена способность в неблагоприятных условиях менять тип стратегии. Так, у реликтового вида *Coronilla coronata* она может быть то стресс-толерантной, то рудеральной (Паньків, 2006). Некоторые редкие виды растений за счет смены жизненной стратегии сохраняют устойчивость при рекреациях и вытаптывании (Парнікоза, 2001). Редкий вид *Epipactis helleborine* оказался устойчивым даже к урбанизированным местообитаниям в г. Тюмени, где его популяции длительное время сохраняются как дефинитивные, нормальные (Казанцева, 2011). Описано уже несколько подобных случаев.

Существуют определенные «резерваты» – скопления редких видов, не связанные с редкими фитоценозами. Это стыки флористических царств, стыки зон растительности, а также старые заповедники и другие территории, которые по тем или иным причинам оказались мало подверженными антропогенной трансформации (например, Беловежская пушта в Беларуси, Аскания-Нова, междуречье рек Остер и Удай в Украине и т.п.).

Достоверность оценок устойчивости существования редких видов во многом определяется качеством и объемом информации об их биологии и экологии, широте экологических и ценотических амплитуд и способности адаптироваться к новым условиям (Soulé, Orians, 2001). Несмотря на большое число публикаций редких видов растений, конкретных данных об их биолого-экологических особенностях не так много. Остаются малоизученными экологические и синтаксономические амплитуды редких видов растений, хотя именно от них во многом зависит сама редкость вида и степень его устойчивости.

В целом необходимо констатировать скудность научной информации об экологических и ценотических связях редких растений, а также желательность активизации исследований в этих направлениях. В настоящее время такие материалы рассеяны по различным изданиям и редко обобщаются. Программы изучения биологии и экологии редких видов реализуются больше в порядке личной инициативы отдельными специалистами, а не научными организациями.

## 1.5. Популяционная структура редких видов растений

Поскольку виды растений существуют в форме популяций (Злобин, 1992), то принципиально важным является определение понятия «популяция». Таких определений предлагалось много. Это обусловлено узловым положением популяций как реально существующих совокупностей особей одного таксономического вида в биолого-экологических комплексах биосферы. Поэтому популяция является одновременно генетико-эволюционирующей биосистемой, биолого-демографической самоподдерживающейся целостностью и эколого-фитоценотической структурной единицей. Генетики, биологи и экологи в этой связи воспринимают популяции растений каждый «по-своему». Но каким бы ни был подход к популяции, она является природно-исторической биологической целостностью с особой структурой и свойствами (Шарик, 2011).

Работа с редкими видами растений часто связана с регистрацией их локалитетов, т.е. мест нахождения. Фактически локалитеты могут быть разной природы: одна элементарная популяция, их комплекс, метапопуляция и т.п. Для устойчивости такого «локалитета» и определения способов охраны последнее обстоятельство имеет решающее значение. Очевидно, что охрана редкого вида – это охрана системы локальных популяций, в форме которых он существует. Важность популяционного подхода к редким видам растений отмечалась рядом специалистов (Злобин, 1992; Малиновский, 1998; Кагало, 2010). Еще А. Пэрвис и А. Гектор подчеркивали: «Сохранение одной популяции вида больше похоже на сохранение одной ноты из концерта Моцарта» (Purvis, 2000). Изучать и охранять нужно популяционные комплексы.

Для оценки статуса популяций редких видов и прогнозирования популяционных процессов необходим достаточно большой объем информации. Последняя включает размер популяционного поля, численность особей, характер их размещения, структуру популяции (гендерная, виталитетная, онтогенетическая и др.), а также такой важнейший показатель состояния популяции, как соотношение в популяции процесса пополнения ее новыми особями и процесса отмирания особей.

Форме популяционного поля обычно уделяется мало внимания. К.А. Малиновским и др. (2002) предложено выделять по этому критерию только две категории – *континуальные* популяции и *изолированные*. В последней категории выделяют подкатегорию «линейных» популяций.

Важнейшим показателем при оценке устойчивости редких видов является размер популяции. Р. Лейму и др. (Leimu, 2006) проанализи-

зировали публикации в 20 основных ботанических журналах с 1987 по 2005 год и, обобщив их данные, показали, что между размером популяции и ее устойчивостью существует положительная корреляция. Для редких видов такая корреляция оказалась даже более сильной, чем для массовых. Уязвимость малых популяций демонстрировалась нередко. В них меньше выражен генетический полиморфизм, снижены показатели репродукции, в частности, у энтомофильных видов растений ухудшены условия опыления, ниже выходы жизнеспособных семян (Knight, 2005; Dauber, 2010).

Под влиянием неблагоприятных условий произрастания у редких видов наблюдается переход популяций в критическое состояние. Это состояние характеризуется такой численностью особей в популяции, ниже которой начинается необратимая деградация и исчезновение популяции. Высказывалось мнение, что критический пороговый размер популяции, ведущий к ее исчезновению на протяжении столетнего периода с вероятностью 95%, определяется величиной порядка 50, 100, 500 особей при генеративном размножении и только 25 особей для растений с вегетативным размножением (Matthies, 2004). По Н.П. Стецук (2006), у орхидных критическая пороговая численность популяции составляет величину менее 30 особей, в т.ч. ювенильных растений меньше 5%, а имматурных – меньше 10%. Но такие оценки нельзя применять к популяциям растений разных жизненных форм и разных стратегий жизни. Снижает универсальность таких оценок получение их на основании разовых однократных учетов состояния популяций, когда оказываются неучтенными естественные волновые погодичные колебания численности, при которых чередуются периоды подъема и спада количества особей в популяции, каждый из которых может охватывать период 3–10 и более лет. У многолетних травянистых растений иногда наблюдаются следующие друг за другом один, два или три года, когда растения в популяции как бы полностью отсутствуют. Они в эти периоды представлены только подземными покоящимися органами. Поэтому для выявления средней численности популяции, ее жизнеспособности и тем более критического порога численности нужны многолетние наблюдения на постоянных площадях.

В соответствии с традициями популяционной экологии России, Украины и Беларуси наиболее изученными оказались закономерности прохождения редкими видами растений этапов онтогенеза и онтогенетическая структура их популяций (Жукова, 1995; Малиновский, 1998; Любинец, 2006; Парнікоза, 2008; Клименко, 2011а и многие др.). Результаты этих исследований достаточно однотипны и позволяют

сделать вывод, что у редких растений онтогенетическая структура популяций может варьировать, и эти вариации мало сопряжены с устойчивостью вида. Популяции редких видов независимо от угрозы их выпадения оказываются полночленными или неполночленными, моно- или бимодальными, левосторонними или правосторонними. У некоторых видов редких растений нормальный тип онтогенетической структуры может сохраняться даже при крайне низкой численности особей в популяции (Зибенко, 2006).

Тем не менее у редких видов под действием стрессовых факторов регистрируются и определенные типичные изменения онтогенетических спектров популяций: происходит повышение доли догенеративных и особенно иматурных растений, что отражает растянутость сроков прохождения ими этого этапа онтогенеза или отсутствие условий для перехода в генеративное состояние. При выраженных антропогенных изменениях в фитоценозах, с которыми связаны редкие виды растений, их онтогенетический спектр иногда становится правосторонним, неполночленным, и популяции приобретают характер регрессивных. У лесных редких растений выявлены подобные негативные изменения онтогенетических спектров популяций при увеличении полноты и возраста древостоев. Онтогенетическая структура популяций подвержена волновым изменениям, и у редких видов растений, особенно в неблагоприятных условиях, она более выражена, чем у широко распространенных (Вернигор, 1998; Клименко, 2011б).

Более надежную оценку устойчивости популяции дает оценка их виталитетной структуры (Злобин, 2006, 2008). Концепция виталитета основана на том, что под влиянием стрессовых факторов изменяется жизненное состояние особей растений и в популяции в результате этого процесса снижается доля растений с высоким уровнем продукционного и репродуктивного процессов. Это дает возможность по соотношению в популяции доли растений, разного класса жизнеспособности оценить ее общий виталитетный статус. На многих примерах показано, что у редких растений разных жизненных форм и разного ценотического статуса при ухудшении условий виталитетная структура популяций трансформируется с переходом из категории процветающих в категорию депрессивных (Злобин, 2009). На современном уровне развития популяционной экологии растений Г.Г. Жилаев (2012) расценивает концепцию жизнеспособности популяций как одну из наиболее перспективных.

Серьезной проблемой выживаемости популяций редких видов растений является фрагментация популяционных полей либо вследствие

естественных механизмов, либо вследствие антропогенных факторов, как это происходит сегодня. Популяцию, расчлененную на несколько фрагментов, рассматривают как метапопуляцию. Фрагментация может вызываться двумя факторами:

- 1) сокращением площади данного типа местообитания;
- 2) расчленением данного типа местообитания на несколько частей.

По оценкам многих специалистов, фрагментация является наибольшей угрозой для существования редких видов растений (Meffe, 1994).

Особой проблемой является изучение периферийных популяций редких растений. Их неоднократно сравнивали с центральными. Наиболее изученными в этом плане оказались виды семейства *Orchidaceae*. И. В. Блинова (2009) изучила 40 популяций 16 видов этого семейства и показала, что в северных частях ареалов континуальные популяции превращались в локальные с сокращением численности особей, но у 48% популяций за период с 1992 по 2006 год наблюдался рост численности особей. Популяции четырех изученных ею видов находились на грани исчезновения.

В свете современных данных для оценки статуса редких видов растений необходим комплексный популяционный анализ, включающий оценку состояния особей в популяции (особенности морфогенеза и репродукции в первую очередь), оценку онтогенетической, виталитетной, гендерной и генетической структуры популяции в их динамике (Злобин, 1993, 1996; Кияк, 2002). Он должен завершаться разработкой определенных моделей и стандартов параметров популяций, которые находятся в устойчивом или в деградирующем состоянии соответственно.

В целом, популяционный анализ – это основной инструмент при изучении редких видов растений. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова пришли к заключению, что «популяционные исследования важны при решении проблем охраны редких и исчезающих видов, так как для того, чтобы определить необходимые мероприятия охраны, нужно располагать информацией о том, насколько устойчива и велика популяция охраняемого вида» (Б.М. Миркин, 2012 : 68).



## 1.6. Научная информация и фитосоциологическая практика

Само по себе документальное присвоение виду растения статуса охраняемого не гарантирует ему устойчивого существования. Необходим активный режим охраны, основанный на комплексе данных о биолого-экологических особенностях вида, статусе и динамике его популяций, а также необходимы организационные и правовые действия по обеспечению сохранности редких видов.

Принимать решения об охране редких видов приходится в условиях недостатка информации о стратегиях их жизни, особенностях структуры и динамики популяций, их экологическом и ценоцическом оптимуме. Поэтому в современной фитосоциологической практике основная стратегия охраны редких видов сводится к охране их местообитаний. Исходят при этом из простого и не всегда верного положения: если популяция редкого вида обнаружена в данных условиях, значит, именно эти условия для нее благоприятны.

Специалистами неоднократно предлагалась общая типовая стратегия сохранения редких видов растений, включающая биологические, экологические и правовые элементы (Palmer, 1996; Коровин, 2001; Ишбирдин, 2009; Комплексное использование, 2009). В 2002 году была принята Глобальная стратегия сохранения растений, включающая 16 целевых задач (Plant Conserv. Rep., 2008). При всей полезности таких разработок приходится учитывать, что для сохранения редких видов не может быть общих единых рецептов. Для каждого вида и для каждого региона нужно искать оригинальные местные решения. И, конечно, охрана может быть эффективной только, если подходить к растительному покрову как единой целостности: нельзя сохранить часть, не сохраняя целое (Шеляг-Сосонко, 1992).

В итоге, несмотря на усилия ботаников и фитосоциологов, число редких видов, которые находятся в условиях, угрожающих их существованию, растет. В Красной книге Украины 2009 года издания из 611 видов сосудистых растений, включенных в эту книгу, исчезнувшими признаны два вида, исчезнувшими в Украине – 12, вымирающими – 145, уязвимыми – 215, редкими – 145 (Дідух, 2010).

В результате фитоинвентаризационных работ была получена достаточная информация об общем количестве редких видов растений, но исследования состояния популяций, и в первую очередь их онтогенетического и виталитетного состава, размера и динамики, разроз-

ненны и охватывают лишь малое число видов растений, включенных в Красные книги (Клименко, 2011а). Системный мониторинг состояния популяций редких видов растений вообще отсутствует.

В целом, феномен редкости в мире растений – явление сложное и многоуровневое. Его решение связано с целым комплексом проблем: научно-исследовательских, научно-организационных, правовых и социальных. За последние десятилетия достигнут значительный прогресс в установлении перечней редких видов и локалитетов их популяций. Актуальными задачами предстоящих исследований является изучение биологии и экологии редких видов растений, структуры и динамики их популяций, организация мониторинга и действенного сбережения (Андрієнко, 2010, 2011).

## Охраняемые виды растений. Красные книги, Красные списки и кадастры охраняемых природных территорий

---

Украина расположена в центральной части Европы, и ее экосистемы играют роль ключевых элементов в сохранении природной среды всего Европейского континента и западной части Азии. От общей площади Украины леса составляют – 14,5%, луга – 11%, природные удаленные от моря водные объекты – 2%, болота – 1%, засоленные земли – 1,5% и степь – 0,5%. Географическое расположение Украины, климат и биогеографические особенности определяют разнообразие ее флоры и фауны. В Украине наблюдается уникальное сочетание разных типов ландшафтов и экосистем. Это горы Карпат и Крыма, много болот и пойменных лугов, плавневые комплексы больших рек, лиственные и хвойные леса. Такое разнообразие само по себе предопределяет повышенную концентрацию в Украине редких видов растений.

Занимая менее 6% площади Европы, Украина владеет приблизительно 35% ее биоразнообразия. В Украине зарегистрировано 5,1 тыс. видов сосудистых растений, а с учетом экзотов, выращиваемых в ботанических садах, – свыше 7,5 тыс. видов (Конвенция, 2010).

Первоочередной задачей ботаников и специалистов по фитосоциологии является выявление редких видов растений на охраняемых природных территориях разного ранга и уровня охраны, так как они являются важными центрами сохранения редких видов растений. Подсчитано, что в отдельных регионах России на таких территориях находится до 72% видов Красной книги России (Баранова, 2007). Параллельно проводятся такие работы и на смежных территориях, прилегающих к охраняемому объекту. Этот этап работы называют *фитоинвентаризацией*. Фитоинвентаризация редких видов растений предполагает проведение полного их учета на определенной территории.

Она является частью общей инвентаризации и классификации биоразнообразия (Парфенов, 1999). Завершается фитоинвентаризация подготовкой и изданием Красных книг разного ранга и региональных списков редких видов растений, которым угрожает исчезновение.

На следующем этапе проводится глубокое комплексное изучение редких видов растений с установлением типа редкости и устойчивости их популяций с присвоением этим видам определенного статуса. На основе материалов стартовой фитоинвентаризации и результатов изучения популяций редких видов возможно проведение мониторинга их состояния с целью принятия обоснованных решений по организации охраны.

## 2.1. Красные книги

Подготовка к изданию Красных книг и региональных списков редких видов растений является для ботаников одной из наиболее актуальных и важных задач, в реализации которой участвуют лучшие специалисты. В последние десятилетия опубликовано много статей, обосновывающих включение в Красные книги видов растений, которые являются редкими в том или ином районе. Лидирующую позицию в обобщении таких материалов занимают страны Европейского Союза, издающие Красный список сосудистых растений Европы (European Red list, 2011), в последнее издание которого занесены 467 видов редких растений, которым угрожает исчезновение.

С правовой точки зрения редкие виды – это виды, включенные в Красные книги или аналогичные правовые документы. Охраной природы, рациональным использованием природных ресурсов и составлением списков растений, которым угрожает исчезновение, занимаются многие международные организации. В определенной степени их деятельность координируется ЮНЕСКО (United Educational, Scientific and Cultural Organization) – Организацией Объединенных Наций по вопросам образования, науки и культуры. По инициативе ЮНЕСКО был создан Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) со штаб-квартирой в г. Глан (Швейцария). Именно МСОП стал инициатором создания первой международной Красной книги (1965). Она состояла из пяти томов с перечнем видов, которым угрожает исчезновение. Книга была издана на листах красного цвета (цвет опасности). Затем Красные книги стали издавать в различных странах. Их текст

печатаются теперь на белых страницах, и лишь обложки книг по традиции обычно красного цвета.

На основе списка видов, занесенных в Красные книги, организуют охрану редких видов, запрещая сбор красиво цветущих редких растений, заготовку тех лекарственных трав, популяции которых ослаблены чрезмерной эксплуатацией, предотвращают уничтожение тех природных экосистем, в которых произрастают редкие виды растений.

Практически только группе редких видов, которые занесены в Красные книги, в настоящее время гарантируется охрана и защита. По состоянию на 2008 год в Красный список МСОП занесено 12 055 видов растений, что составляет около 4% от 298 506 зарегистрированных на земном шаре растительных организмов, но при этом нужно иметь в виду, что оценено пока только менее половины всех видов растений.

Количество редких видов, включаемых в Красные книги, зависит от реального числа таких видов в региональной флоре, от уровня ее изученности, от объективности критериев отнесения видов растений к категории «редкий» и, конечно, от уровня профессиональной подготовки специалистов, привлекаемых к составлению Красных книг. В совокупности эти факторы обуславливают значительные расхождения при определении числа охраняемых видов растений.

Как видно из табл. 2.1, в разных государствах доля охраняемых видов в расчете от общего флористического богатства варьирует от 4,5 до 20,7%, а по числу охраняемых видов на единицу территории от 0,03 до 6,85. Приведенные данные выявляют общую субъективность и несогласованность в формировании списков редких охраняемых растений. В итоге Красные книги и региональные списки редких видов растений не отражают того, что они должны отражать: повышения числа охраняемых видов в зонах повышенного биологического разнообразия в местах концентрации эндемиков, на стыках биогеографических областей (Мартынов, 1998).

В отдельных случаях количество охраняемых видов явно завышено, например, А.Р. Баранский (2005) приводит данные, согласно которым в Вольнском Полесье (Украина) имеется 395 редких видов, что составляет 33% всего флористического разнообразия этого региона. Немало таких случаев и в других государствах. В России в Тюменской области (лесостепная часть) редких видов 247, т.е. 26,3% общей численности флоры сосудистых растений (Глазунов, 2007), а в Орловской области из 1200 видов сосудистых растений редкими признаны 500 видов (Радыгина, 1998), что явно не соответствует общей концепции о редких и нуждающихся в охране видах растений.

**Таблица 2.1.** Редкие охраняемые сосудистые растения в некоторых странах СНГ и сопредельных государствах (по данным Красных книг) (по Ю.А. Злобину, 2010)

Страны	Количество охраняемых видов растений, шт.	Доля охраняемых видов от общего их количества, %	Количество охраняемых видов на 1000 км <sup>2</sup>
Украина	611	11,9	1,01
Российская Федерация	517	4,5	0,03
Республика Беларусь	173	4,9	0,83
Республика Казахстан	370	6,2	0,14
Эстонская Республика	309	20,7	6,85
Латвийская Республика	318	16,4	4,92
Республика Польша	418	16,9	1,33
Республика Болгария	589	14,7	5,31

Как правило, редкой оказывается встречаемость видов на границе их ареалов. Такие виды имеются почти во всех региональных списках редких растений и в Красных книгах. В определенной степени это оправдано, так как в силу изоляции периферийные популяции отличаются от центральных генетически и фенотипически, в них сильнее выражены инбридинг и явление дивергенции признаков. Их охрана, по существу, является охраной эволюционного процесса (Милютин, 1988; Lesica, 1995).

Большая несогласованность имеет место в шкалах, по которым оценивается редкость вида и необходимость его охраны. В европейских странах чаще всего используется шкала МСОП. Красный список видов живых организмов МСОП, которым угрожает вымирание, ведется с 1994 года, он переиздается, уточняются критерии. В настоящее время шкалой МСОП предусмотрены следующие категории, учитывающие результаты количественного учета особей и их соотношение с пространственными и временными характеристиками – в первую очередь, с данными о тенденции к сокращению ареала вида (IUCN Red List Categories, 1994, 1998):

**0 (Ex – Extinct)** – вероятно, исчезнувшие в природе таксоны;

**1 (E – Endangered)** – таксоны, находящиеся под угрозой исчезновения, сохранение которых маловероятно, если воздействие факторов, вызвавших сокращение их численности, будет продолжаться. Сюда относятся таксоны, численность которых уменьшилась до

критического уровня или число местонахождений которых сильно сократилось;

2 (*V – Vulnerable*) – уязвимые (или сокращающиеся в численности) таксоны, численность особей во всех или в большей части популяций которых уменьшается вследствие изменений среды;

3 (*R – Rare*) – редкие таксоны, представленные небольшими популяциями, как правило, распространенные на ограниченной территории или имеющие узкую экологическую амплитуду либо распространенные прерывисто;

4 (*I – Indeterminated*) – таксоны с неопределенным статусом, которые, очевидно, относятся к одной из предыдущих категорий, но нет достаточных сведений об их состоянии в настоящее время.

Дополнительно учитываются следующие подкатегории:

- *EW* – таксон считается исчезнувшим в природе (*Extinct in the Wild*), если известно, что он сохранился только в условиях культуры, интродукции или в виде акклиматизированных популяций за пределами естественного ареала. При этом наличие его в природе не подтверждается исследованиями в известных и вероятных местонахождениях за определенный период времени в пределах всего исторического ареала. Исследования должны охватывать весь период жизненного цикла таксона;
- *Cr* – таксон является критически исчезающим (*Critically endangered*), если степень риска исчезновения его в природе в ближайшее время чрезвычайно высока, что определяется наблюдаемым (или предполагаемым) сокращением численности, по крайней мере, на 80% за последние (или в ближайшие) 10 лет независимо от давности существования, либо площадь занимаемого ареала составляет менее 10 км<sup>2</sup>;
- *En* – таксон является исчезающим (*Endangered*), если он имеет высокую степень риска исчезновения в природе в ближайшее время, что определяется наблюдаемым (или предполагаемым) сокращением численности популяций или особей минимум на 50% за последние (или в ближайшие) 10 лет, либо площадь занимаемого ареала менее 500 км<sup>2</sup>;
- *Vu* – таксон является уязвимым (*Vulnerable*), если существует риск его исчезновения в природе в недалеком будущем, что определяется наблюдаемым (или предполагаемым) сокращением численности, по крайней мере, на 20% за последние (или в ближайшие) 10 лет, либо площадь занимаемого ареала составляет менее 2000 км<sup>2</sup>;

- **LR** – таксоны с пониженным риском (*Lower Risk*), при оценке не удовлетворяют критериям ни одной из перечисленных категорий. Здесь выделяются три подкатегории:
  - 1) **cd** (*conservation dependent*) – находящиеся под охраной, по отношению к которым осуществляются продолжительные программы по увеличению численности и сохранению мест обитания;
  - 2) **nt** (*near threatened*) – находящиеся почти под угрозой исчезновения (почти угрожаемые) и таксоны, которые близки к отнесению их к уязвимым;
  - 3) **lc** (*least concern*) – относительно благополучные (вызывающие наименьшую обеспокоенность) – таксоны, не относящиеся к подкатегориям *cd* и *nt*;
- **DD** – таксон, для оценки которого недостаточно данных (*Data Deficient*), т. е. недостаточно информации для непосредственной или косвенной оценки угрозы его существованию на основе распространения и (или) численности популяций. Принадлежность таксона к данной категории означает, что признается возможность отнесения его в будущем к какой-либо категории видов находящихся под угрозой, но для этого требуется дополнительная информация. Сама по себе данная категория не является категорией угрозы или риска – перевод таксона в статус находящегося под угрозой может быть достаточно обоснован, если прошел значительный период времени с даты его последней регистрации, а ареал его хорошо обследован;
- **NE** – таксон является неоцененным (*Non Evaluated*), если его оценка по критериям еще не проводилась.

По состоянию на 2008 год в Красный список МСОП были включены виды следующих категорий:

- **EX** (0) – вероятно, вымершие (к 2008 году) – 87 видов живых организмов;
- **EW** – вероятно, вымершие в глобальном масштабе – 28 видов;
- **CR** – критические, находящиеся в опасности – 1575 видов;
- **EN** – находящиеся в опасности – 2280 видов;
- **VU** – уязвимые – 4602 вида.

В Красных книгах различных государств СНГ критерии МСОП часто модифицируются, а в региональных списках охраняемых видов растений областей данного государства эти критерии могут быть еще раз упрощены.



В Красной книге Украины (Червона книга України, 2009) виды подразделены на семь категорий:

- 1) исчезающие;
- 2) исчезающие в природе, но, возможно, сохранившиеся в культуре или в других регионах;
- 3) исчезающие;
- 4) уязвимые;
- 5) редкие;
- 6) не оцененные;
- 7) недостаточно изученные.

В Красной книге России (2008) принято следующее подразделение:

- **0 (Ex)** – вероятно, исчезнувшие виды (подвиды);
- **1 (E)** – виды, находящиеся под угрозой исчезновения. К этой категории относятся таксоны, численность особей которых уменьшилась до критического уровня или число местонахождений которых сильно сократилось;
- **2 (V)** – уязвимые виды. К этой категории относятся таксоны, у которых численность особей всех или большей части популяций уменьшается вследствие чрезмерного использования, значительных нарушений местообитаний или других изменений среды;
- **3 (R)** – редкие виды, обычно распространенные на ограниченной территории или имеющие узкую экологическую амплитуду либо рассеянно распространенные на значительной территории;
- **4 (I)** – виды с неопределенным статусом: таксоны, которые, очевидно, относятся к одной из предыдущих категорий, но достаточных сведений об их состоянии в настоящее время нет. При характеристике статуса обращалось также внимание на эндемизм таксонов и особенности их ареала.

Отдельные административные области чаще всего используют еще более упрощенные критерии. Например, в Полтавской области (Украина) редкие виды подразделены на четыре категории: исчезающие, исчезающие, уязвимые и редкие (Байрак, 2009), в Республике Башкортостан (Россия) их подразделяют только на три группы: редкие, уязвимые и находящиеся под угрозой исчезновения (Галева, 2006).

Оригинальную систему классификации редких видов растений предложили К.А. Малиновский и др. (2002). В ней редкие виды подразделяются на категории по признакам структуры их популяций:

- 0 – виды, которые ранее наблюдались на данной территории, но последние 10–50 лет их не находили;
- 1 – виды с нарушенной популяционной структурой, с неполночленным онтогенетическим спектром, с отсутствующими или малочисленными генеративными растениями;
- 2 – виды с нормальной популяционной структурой, полночленными или неполночленными онтогенетическими спектрами, с наличием вегетативного и генеративного размножения, представленные одной или двумя популяциями;
- 3 – виды с полночленными онтогенетическими спектрами, генеративным и вегетативным размножением, представленные более чем двумя популяциями;
- 4 – виды с ненарушенной популяционной структурой, встречаются на больших площадях, размножаются генеративно и вегетативно.

К сожалению, эта разумная система не нашла применения, главным образом из-за отсутствия информации о состоянии популяций редких видов.

В связи с тем, что популяционные критерии оценки редкости видов мало работоспособны из-за отсутствия информации, Е. И. Соколова (2012) предлагает относить к категории «редкий вид» такие виды, для которых в Украине известно менее чем 100 местонахождений.

Даже несмотря на плохую согласованность критериев, Красные книги и региональные списки охраняемых видов растений дают важную информацию: они показывают динамику редкости в генезисе флоры мира и регионов. Так, в Красную книгу Украины в 1996 г. был включен 541 вид, а в 2009 г. – 611 видов.

Для повышения эффективности фитоинвентаризационной работы и действенности Красных книг нужны как единый и постоянный международный научно-координационный центр по редким и исчезающим видам растений, так и региональные центры такого типа. Необходима также единая методика оценки редкости и уровня устойчивости видов растений. В Украине для повышения эффективности сохранения редких видов растений, особенно на региональном уровне, О. В. Василюк и Н. И. Шпег (2012) совершенно справедливо предлагают усовершенствовать законодательную базу.

Определенный интерес представляет методика генетической паспортизации и штрих-кодирования популяций редких видов растений, что может повысить точность определения редких видов растений и

способствовать в дальнейшем созданию единой базы редких видов растений на уровне их локальных популяций (Боронникова, 2009).

В заключение следует отметить, что при подготовке и издании Красных книг во всех странах имеет место неприятный «эффект динозавра»: от издания к изданию они разбухают по объему за счет попыток составителей включить в них информацию о биолого-экологических и других особенностях охраняемых видов растений. По существу, это стремление соединить официальный фитоинвентаризационный документ с кратким справочником по редким видам растений. Но такие дополнения все равно по необходимости имеют концептивный характер. На наш взгляд, Красные книги и региональные списки редких растений – это официальные фитоинвентаризационные документы, которые должны только констатировать виды, находящиеся под угрозой исчезновения, и присваивать им определенный статус. Для публикации научной информации по редким охраняемым видам растений необходимо издание другого типа, например, подобное книге «Экологическая флора Украины», инициатором создания которой выступил Я. П. Дидух. Это должно быть подробное, продолжающееся издание с условным названием «Биология и экология редких охраняемых видов растений Украины», авторами которого должны быть специалисты, работающие с определенными редкими видами растений.

## **2.2. Региональный уровень в охране редких видов растений**

Охрана редких видов растений может быть успешной лишь при должном учете географических закономерностей размещения популяций охраняемых видов, их места и роли в биогеоценозах. Многие особенности охраны фитогенофонда определяются размером территории и административным уровнем природоохранной работы. Поэтому региональный уровень в охране редких растений следует оценивать как наиболее важный и ответственный.

На уровне областей или других автономных образований в странах СНГ списки нуждающихся в охране видов растений, как правило, готовят специалисты-ботаники, работающие в данном регионе, а утверждаются они соответствующими административными структурами. В Украине списки редких видов растений, подлежа-

щих охране, разработаны для всех регионов и регулярно обновляются. Т.Л. Андриенко и М.М. Перегрим (2012) подготовлен и опубликован список охраняемых растений для областей Украины по состоянию на 2012 год.

Например, в Киевской области охраняется 146 видов регионально редких покрытосеменных растений. Подразделение видов на категории в этом списке отсутствует. В Харьковской области под охраной находится 182 вида редких растений. В Ровенской области охраняются 64 вида сосудистых растений, находящихся под угрозой исчезновения. В Волынской области охраняется 43 вида сосудистых растений. В Херсонской области 42 вида редких растений, включенных в «красный» список, подразделяют на четыре категории:

- 1) исчезающие;
- 2) уязвимые;
- 3) редкие;
- 4) недостаточно изученные.

В Сумской области под охраной находится 123 вида редких сосудистых растений. Анализ региональных списков охраняемых видов растений и по остальным областям Украины показывает, что расхождения в количестве охраняемых видов растений значительны, а принципы их выделения и подразделения на категории не везде одинаковы.

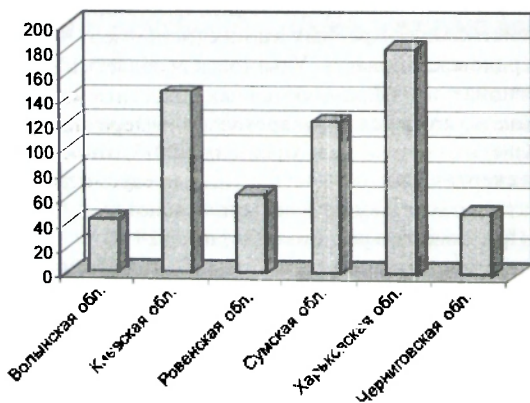
Аналогично состояние охраны редких растений на региональном уровне и в других государствах. Так, в России в отдельных регионах (области, автономные республики) виды растений, требующих охраны, приводятся в региональных Красных книгах (например, Челябинская область, Свердловская область, Ульяновская область и др.), тогда как в других регионах они оформляются как областные «красные» списки. Украина не является государством с федеративным устройством (кроме Крыма), поэтому Т.Л. Андриенко (2012) относится к изданию таких книг скептически, поскольку они не предусмотрены украинским законодательством. Тем не менее они издаются, например, «Красная книга Приазовского региона» (Остапко, 2012).

Деление видов, внесенных в такие документы, на категории часто не согласовано с Красной книгой данного государства и с категориями других, даже соседних, административных регионов. Так, в Новгородской области (Россия) растения, подлежащие охране, утверждаются как областной список. В нем отдельно выделены категории: виды, занесенные в Красную книгу России, список неприкосновенных видов и список видов, запрещенных (или ограниченных) для сбора, а

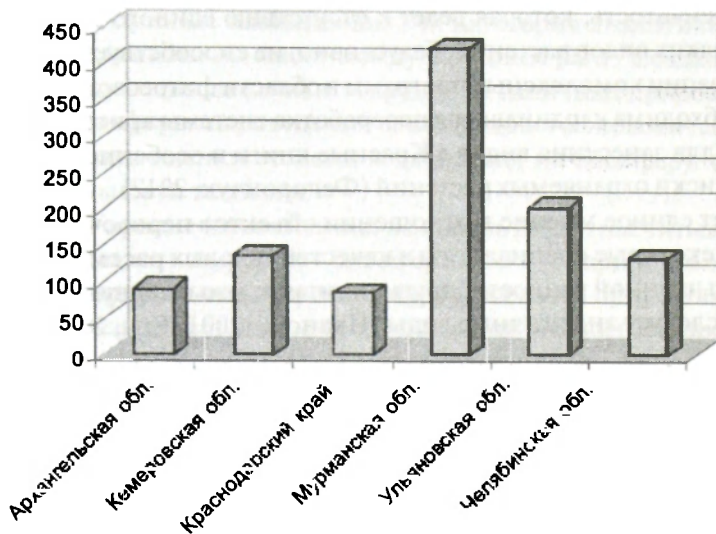
также список видов, редких на границе своего ареала, ценных в научном отношении. В других областях России подразделение списка видов на категории нередко иное. Красная книга Архангельской области делит редкие виды на семь категорий. В «Красной книге Приазовского региона» (Остапко, 2012) использованы шесть критериев, которые не полностью совпадают с критериями «Красной книги Украины» (Червона книга України, 2009).

Достаточно дискуссионным остается вопрос об охране на региональном уровне видов растений, находящихся на периферии ареала. Например, в Красную книгу Челябинской области России (2005) включены 133 вида покрытосеменных растений. Из них 78 видов – это виды с периферийным типом редкости. Их изучение является необходимым, но ряд авторов считает, что такие виды в принципе не должны включаться в Красные книги (Снитко, 2009).

На рис. 2.1 и 2.2 представлены небольшие выборки некоторых областей Украины и регионов России, в которых приведено количество видов растений, статус которых определяется как «подлежащие охране». Видно, что как в Украине, так и в России расхождения в количестве охраняемых видов между административными областями составляют примерно 3 и 7 раз соответственно. Эти различия связаны не только с разным положением областей относительно природных зон и физико-географических районов или разной изученностью тер-



**Рис. 2.1.** Количество видов растений (шт.), занесенных в «красные» списки отдельных областей Украины



**Рис. 2.2.** Количество видов растений (шт.), занесенных в «красные» списки отдельных областей России

риторий. В основе их лежит несовпадение критериев, которые используют специалисты разных областей при внесении того или иного вида растения в региональную Красную книгу или «красный» список.

Как и в отношении Красных книг отдельных государств, в этом случае также необходима серьезная работа по созданию единых методических руководств в области подготовки природоохранных документов государственного и региональных уровней.

Определенную проблему создает разнородность в охране редких видов растений. Анализ этой проблемы был выполнен Т.Л. Андриенко (2008) на примере редких видов Украинского Полесья. Оказалось, что фактически они распределены по четырем созологическим группам:

- 1) межгосударственная охрана;
- 2) государственная охрана;
- 3) региональная охрана, охватывающая физико-географический, ландшафтный или геоботанический округ;
- 4) охрана на уровне территориально-административных единиц (область, район).

Такая ступенчатость, которая ведет к отсутствию единого списка охраняемых редких видов растений, безусловно, не способствует принятию и реализации комплексных программ в области фитосоциологии. Здесь явно необходима кардинальная переработка системы критериев, используемых для занесения видов в Красные книги и особенно в региональные списки охраняемых растений (Федорончук, 2012).

Отсутствует единое мнение в отношении объектов первоочередной охраны. Некоторые специалисты в качестве таковых рассматривают виды повышенной редкости, другие считают, что в первую очередь охранять следует эндемичные виды (Иванова, 2001, Ена, 2010).

### **2.3. Редкие виды растений на охраняемых природных территориях**

В местах концентрации редких видов растений, которым угрожает вымирание, создаются охраняемые природные территории разного ранга. Закон Украины «О природно-заповедном фонде Украины» (1992) определяет разнообразие их категорий. Среди природно-заповедных территорий важнейшую роль в системе охраны редких видов играют природные заповедники, биосферные заповедники, национальные природные парки, региональные ландшафтные парки, заказники и заповедные урочища. На охраняемых природных территориях Украины зарегистрировано около 2/3 видов, занесенных в Красный список МСОП, Европейский Красный список и Приложение к Бернской конвенции (Андрієнко, 1999; Андрієнко, 2004).

**Природные заповедники.** Природные заповедники являются научно-исследовательскими организациями природоохранного назначения с общегосударственным подчинением. Они создаются для того, чтобы сохранить типичные или уникальные природные комплексы со всей совокупностью их компонентов. В природных заповедниках проводится научная работа по изучению всех процессов, протекающих на территориях строгой охраны, и разработке мер по эффективной охране природной среды. Какая-либо хозяйственная деятельность в природных заповедниках полностью запрещена. В Украине начата работа по формированию особой стратегии и тактики природоохранной деятельности в заповедниках. Одним из позитивных примеров этого направления работы является заповедник «Медоборы» (Бондаренко, 2006).

**Биосферные заповедники.** Эта категория аналогична природным заповедникам, но имеет международный ранг. Создаются биосферные заповедники с целью сохранения типичных природных комплексов биосферы и проведения в них фонового экологического мониторинга для оценки степени воздействия на биосферу хозяйственной деятельности человека.

В Украине по состоянию на январь 2011 г. насчитывалось 23 заповедника, из которых 4 – биосферных и 19 – природных.

**Национальные природные парки** являются природоохранными научно-исследовательскими организациями общегосударственного значения. Они создаются с целью сохранения, восстановления и эффективного использования типичных или уникальных природных комплексов. Наряду с природоохранными задачами национальные природные парки выполняют рекреационные, культурно-просветительные, эстетические и образовательные функции. На территории Украины насчитывается 47 национальных парков.

**Региональные ландшафтные парки** – это природоохранные территории местного значения, имеющие в том числе и рекреационное назначение. Они создаются в местах с уникальными ландшафтными особенностями и хорошо сохранившимися природными экосистемами. В качестве примера может быть назван региональный ландшафтный парк «Надсанский» общей площадью 19 428 га. Парк расположен между двумя горными хребтами по обе стороны Главного европейского водораздела. Он был создан в украинско-польской приграничной зоне на территории Львовской области в 1997 году. В нем пять природных комплексов, в которых охраняются коренные буковые, пихтово-буковые и ольховые леса. Более 30 видов растений, встречающихся в парке, включены в Красную книгу Украины.

**Заказники.** Ранг заказника присваивается участку природной территории с целью сохранения определенных природных комплексов или отдельных их компонентов. В этой связи заказники обычно подразделяют на ботанические, зоологические и т.п. Один из известных заказников – это Банний Яр, ботанический заказник государственного значения. Расположен он на востоке Сумской области у села Могрица. Площадь – 236 га. Заказник был создан в 1974 году с целью охраны редких видов растений. В заказнике преобладают леса из дуба, ясеня, клена, липы. Травяной покров формируют *Carex pilosa*, *Galium odoratum*, встречаются редкие виды *Matteuccia struthiopteris*, а также растения, занесенные в Красную книгу Украины: *Lunaria rediviva*, *Allium ursinum*.



**Памятники природы.** Согласно классификации Международного союза охраны природы памятник природы относится к III категории. Это охраняемые территории, выделенные в целях сохранения специфических природных или природно-культурных особенностей и представляющие исключительную, а иногда уникальную ценность ввиду присущей им редкости, репрезентативности эстетических качеств и культурной значимости. В Украине одним из примеров памятников природы может служить Смотровый каньон – памятник природы общегосударственного значения в городе Каменец-Подольский (Хмельницкая область) и его окрестностях. Общая площадь – 80 га. Охраняются геологические силурийские известняковые отложения, реликтовые и редкие растительные сообщества с *Carex humilis*, *Sesleria heufleriana*, *Stipa pennata*. Известняковые стенки достигают 50 м. Имеются постоянные и сезонные водопады. Здесь произрастают редкие растения международного и европейского значения: *Schivereckia podolica*, *Chamaecytisus blockianus*, *Pulsatilla grandis*.

**Ботанические памятники** являются подкатегорией памятников природы. Это места произрастания ценных, реликтовых, редких и исчезающих или типичных для данной местности видов растений, лесные массивы и участки леса, особо ценные по своим характеристикам (породный состав, продуктивность, генетические качества, строение насаждений и т.п.), а также образцы выдающихся достижений лесохозяйственной науки и практики, отдельные объекты живой природы (деревья-долгожители и деревья, имеющие историко-мемориальное значение, растения причудливых форм, единичные экземпляры экзотов и реликтов).

Памятники природы с точки зрения охраны редких видов растений можно разделить на три основных категории:

- 1) видовые памятники природы (охраняется ботанический объект, например, дерево);
- 2) искусственные насаждения рекреационного назначения;
- 3) природные комплексы с естественными растительными сообществами.

В Украине в 2010 году ранг «Национальное дерево Украины» был присвоен семнадцати наиболее древним и примечательным деревьям Украины. К ним были отнесены: Маслина (ее возраст около 2000 лет) в Никитском ботаническом саду, которая является самым старым деревом Украины, Липа Богдана Хмельницкого (возраст – 800 лет) возле шоссе Сасов – Колтов в Золочевском районе Львовской области,

Запорожский дуб (возраст – 700 лет) в правобережной части г. Запорожье, символ казацкой славы, Яблоня-колония (Княжеская яблоня) (возраст – 250 лет) в г. Кролевец Сумской области, имеющая примерно 10 «танцующих» стволов.

**Заповедные урочища.** Такой ранг присваивается лесным, степным, болотным или другим ландшафтным участкам, которые имеют важное научное, природоохранное и эстетическое значение. Целью создания заповедных урочищ является их сохранение в природном состоянии. В Украине в качестве примера заповедных урочищ можно привести Холодный Яр – урочище в Черкасской области, которое представляет собой реликтовый лесной массив площадью около 7000 га.

**Ботанические сады** создаются с целью сохранения, размножения, изучения и акклиматизации видов растений, редких или имеющих особую эстетическую или хозяйственную ценность, в специально созданных для этого условиях. Как пример активно развивающегося ботанического сада можно привести Донецкий ботанический сад Национальной академии наук Украины, основанный 25 июня 1964 года в восточной части Донецка. Это авторитетный центр по разработке фундаментальных и прикладных проблем биологии. Сад располагается вдоль Богодуховской балки. Здесь протянулась цепь из семи прудов. Площадь сада составляет 262,2 га (первое место по площади в Европе). На его территории произрастает около пяти с половиной тысяч видов растений. Коллекция Донецкого ботанического сада включает 71 вид растений, охраняемых на международном уровне, 97 видов растений, занесенных в Красную книгу Украины, и 88 видов растений, охраняемых на региональном уровне.

**Дендрологические парки** по назначению сходны с ботаническими садами, отличаясь целевым назначением. Их функция – выращивание и сохранение особенно ценных, редких, уникальных для данной природной зоны деревьев и кустарников. В дендрологических парках на основе деревьев и кустарников создаются специальные композиции растений, ориентированные на научное, культурное и рекреационное использование. В Украине наибольшую ценность и интерес с точки зрения сохранения редких видов растений представляет Национальный дендрологический парк «Софиевка». Это парк и одновременно научно-исследовательский институт НАН Украины, расположенный в северной части города Умань Черкасской области. Он расположен на берегах р. Каменка. «Софиевка» является памятником мирового садово-паркового искусства конца XVIII – первой половины XIX века. Площадь парка 179,2 га. В нем сохраняются свыше

3323 таксонов (видов, форм, сортов) деревьев и кустарников. Ежегодно «Софиевку» посещают около 500 тысяч человек.

**Парки** – памятники садово-паркового искусства создаются для сохранения уникальных фитокомпозиций в их единстве с архитектурными формами. В Украине известным памятником садово-паркового искусства являются Кипарисный парк, расположенный на территории международного детского центра «Артек». Этот памятник садово-паркового искусства был создан в начале XX века. Площадь парка 9 гектаров. На его территории собрано около 180 видов и декоративных форм деревьев и кустарников. Как следует из названия, больше всего в парке пирамидальных кипарисов.

Рассмотренным выше территориям и объектам природно-заповедного фонда согласно приказу № 67 от 2005 г. Министерства экологии и природных ресурсов Украины «Об утверждении инструкции о содержании и составлении документации государственного кадастра территорий и объектов природно-заповедного фонда Украины» присваивается разный уровень их ценности:

- *международная ценность* – присваивается территориям и объектам особой значимости и уникальности, имеющим мировую или европейскую значимость. Этот уровень имеют биосферные заповедники ЮНЕСКО, а также территории, на которых сохраняются виды растений или животных из Красной книги МСОП, Европейского красного списка;
- *национальная ценность* – присваивается территориям и объектам природно-заповедного фонда государственного значения с целью гарантирования их сохранности. Это территории и конкретные виды растений и животных, которые занесены в Красную или Зеленую книги данного государства;
- *региональная ценность* – присваивается территориям и объектам, которые имеют ценность для определенного административного региона в соответствии с Красными списками этих регионов (областей, автономных республик и др.);
- *местная ценность* – присваивается территориям и объектам, которые уникальны и особо охраняются на уровне административных районов или населенных пунктов.

Развитие заповедного дела является одним из важнейших приоритетов долгосрочной государственной политики Украины (Андриенко, 1993). Оптимизации развития природно-заповедного фонда, формированию единой сети охраняемых природных объектов

начиная с конца XX века посвящены многие важные исследования ведущих ботаников и фитосозологов Украины (Шеляг-Сосонко, 1987; Андриенко, 1991; Шеляг-Сосонко, 1994; Андриенко, 1998 и др.). Предусмотрено создание системы межгосударственных природно-заповедных территорий (Андриенко, 1996).

Объекты природно-заповедного фонда Украины являются основными центрами сохранения редких видов растений и углубленного комплексного изучения их локальных популяций. По подсчетам В.А. Онищенко и др. (2002), в Национальных природных парках Украины сохраняется 210 видов редких растений, а с заповедниками Украины – 400 видов. Уникальным источником информации о редких растениях на охраняемых природных территориях Украины является двухтомная монография, вышедшая под редакцией В.А. Онищенко и Т.Л. Андриенко «Фиторазнообразие заповедников и национальных природных парков Украины» (2012). В ней для каждого из 70 заповедников и национальных природных парков приведены полные списки редких и охраняемых растений. Для большинства из них указаны типичные местообитания, количество локальных популяций и иногда количество особей в популяциях. По каждому из описанных в монографии объектов приведены списки литературы, включающие, в частности, и публикации по биологии и экологии произрастающих там редких видов растений.

## 2.4. Экологическая сеть

В странах Европы начата активная работа по объединению охраняемых природных территорий в единую общеевропейскую экологическую сеть. Создание такой сети было инициировано на конференции «Сохранение европейского природного наследия: курс на европейскую экологическую сеть», которая состоялась в Маастрихте 9–12 ноября 1993 года. Тогда 267 участников из 31 европейского государства и 26 международных организаций пришли к заключению о глобальном ухудшении качества природной среды в Европе, уменьшении биологического и ландшафтного разнообразия при усиливающейся фрагментации природных местообитаний. На этой основе возникла идея формирования EECONET (Европейская экологическая сеть), или PEEN (Панъевропейская экологическая сеть).

В соответствии с Директивой Европейского Союза о средах обитания в 1992 г. было начато формирование сети европейских

природоохранных территорий «Натура 2000» (Nature 2000). Эта сеть включает охраняемые территории, на которых должно обеспечиваться сохранение более 180 видов и подвидов птиц, а также особые заповедники, ориентированные на сохранение более 200 видов животных и свыше 430 видов растений. «Натура 2000» на сегодня охватывает около 20% территории Европейского Союза.

Правовой основой для выделения природных ядер европейского значения являются программа «Натура 2000», Бернская, Бонская и Рамсарская конвенции. Фактически экосеть Европы создается на основе уже существующих охраняемых природных территорий с включением в нее необходимых компонентов. В целом она должна обеспечить сохранность на территории Европы 2000 объектов высокой природной ценности («Натура 2000»).

В 1996 году постоянный комитет Бернской конвенции принял резолюцию о создании Изумрудной сети (*Emerald Network*, сеть Эмеральд, Смарагдова сеть). Эта сеть должна включать территории специального природоохранного интереса, а также, по усмотрению стран – членов ЕС, специальные природоохранные территории, составляющие сеть «Натура-2000». В монографии О.Р. Болтачева и др. (2011) дан полный перечень территорий и объектов Изумрудной сети Украины. Изумрудная сеть основана на тех же принципах, что и «Натура 2000», и представляет собой ее распространение на все страны Европы. Изумрудная сеть и сеть «Натура 2000» полностью совместимы друг с другом и обеспечивают целостный подход к охране природных местобитаний на Европейском континенте (Науманн, 2008). Предполагается окончательно сформировать Сеть Эмеральд к 2020 году.

Любая экосеть – это единая территориальная система, которая включает участки природных ландшафтов, подлежащие особенной охране, территории и объекты природно-заповедного фонда, курортные и лечебно-оздоровительные, рекреационные, водозащитные, полезностные территории и объекты других типов, которые определяются законодательством стран Европы (Шеляг-Сосонко, 2004).

Основной задачей, которая должна решаться с помощью EECONET, «Натура 2000» и Изумрудной сети, является сохранение природных ценностей Европы путем выделения ключевых областей обитания растений и животных с формированием «коридоров» между ними, способных обеспечить целостность природных систем.

Одновременно решается и ряд других важных задач, среди которых – обеспечение условий для сохранения редких видов растений. По мнению Ю.Р. Шеляг-Сосонко и др. (2003), этой цели можно дос-

тичь только при соблюдении трех основных принципов: целостности территории, приоритетности выбора территорий для охраны на основе редкости и уникальности объектов и иерархической непрерывности, определяющей представленность на охраняемых природных территориях всех уровней организации живой материи.

В 1997 г. Кабинет Министров Украины одобрил специальную концепцию по сохранению биологического разнообразия. Она предполагала формирование национальной экологической сети как отдельного направления в работах по сохранению биоразнообразия. В этом же году Кабинет Министров Украины обязал Минэкоресурсов разработать проект программы формирования экологической сети. Принятие Закона «Об экологической сети Украины» завершило большую работу по созданию единой правовой базы формирования экологической сети Украины, а Закон Украины «Об основных принципах (стратегии) государственной экологической политики Украины на период до 2020 года», принятый в 2010 году, последовательно предусматривает как одно из направлений работы по предотвращению потери биологического разнообразия продолжение формирования экосети Украины.

Национальная экологическая сеть Украины является частью Всеевропейской экосети, которая соответствует Всеевропейской стратегии сохранения биотического и ландшафтного разнообразия в рамках процесса «Окружающая среда для Европы», а также Европейской ландшафтной конвенции, подписанной от лица Украины министром охраны окружающей природной среды в 2004 г. (Науманн, 2008). Современная экологическая сеть Украины является ее экологическим каркасом – системой участков природы, взаимосвязь которых на уровне экосистем создает предпосылки для формирования естественного экологического равновесия, способного противостоять антропогенным воздействиям (Мовчан, 1997; Шеляг-Сосонко, 2003; Парчук, 2004).

Помимо природных ядер (с учетом зональности, наличия редких видов и миграций животных) в экологической сети Украины планируется создать семь коридоров первого порядка. Широкие коридоры – это Полесский (лесной), Галицко-Слобожанский (лесостепной) и Южноукраинский (Приморско-степной). Долготные коридоры – это Днестровский, Бутский, Днепровский и Северскодонецкий. Поскольку около 40% территории Украины расположено в степной зоне, отдельные специалисты настаивают на создании еще одного экологического коридора – степного (Василюк, 2011).

Картосхема основных ландшафтных экокоридоров Украины приведена на рис. 2.3.

## Национальная экологическая сеть Украины



Рис. 2.3. Схема основных экокори́доров Украины (по В. Пашенко, 1999 и другим источникам)

Активно ведется разработка экологических сетей и в соседних с Украиной государствах: Польше, Беларуси и др. На рис. 2.4 приведена картосхема экологической сети Беларуси.

Процесс формирования экосети Украины и связанная с ним проблема изучения и эффективной охраны редких видов растений сопровождаются некоторыми сложностями и рисками (Шеляг-Сосонко, 1999). Многие заповедники состоят из двух и более участков, а в большинстве национальных природных парков доля абсолютно заповедных зон, изъятых у прежних землепользователей, составляет менее половины общей площади охраняемых природных территорий. Не всегда местное население правильно понимает необходимость запрета на выпас скота и рубки леса, сенокосения, охоту, сбор или ограничения сбора грибов, ягод и дикорастущих трав на территории экосети. Природные комплексы многих охраняемых природных территорий оказываются в зоне воздействия пыли и газов шахт Донбасса, выбросов Приднепровской и других промышленных агломераций. На их территории выпадают кислотные осадки, в почве и в эпифитных лишайниках накапливаются соли тяжелых металлов. К этому следует

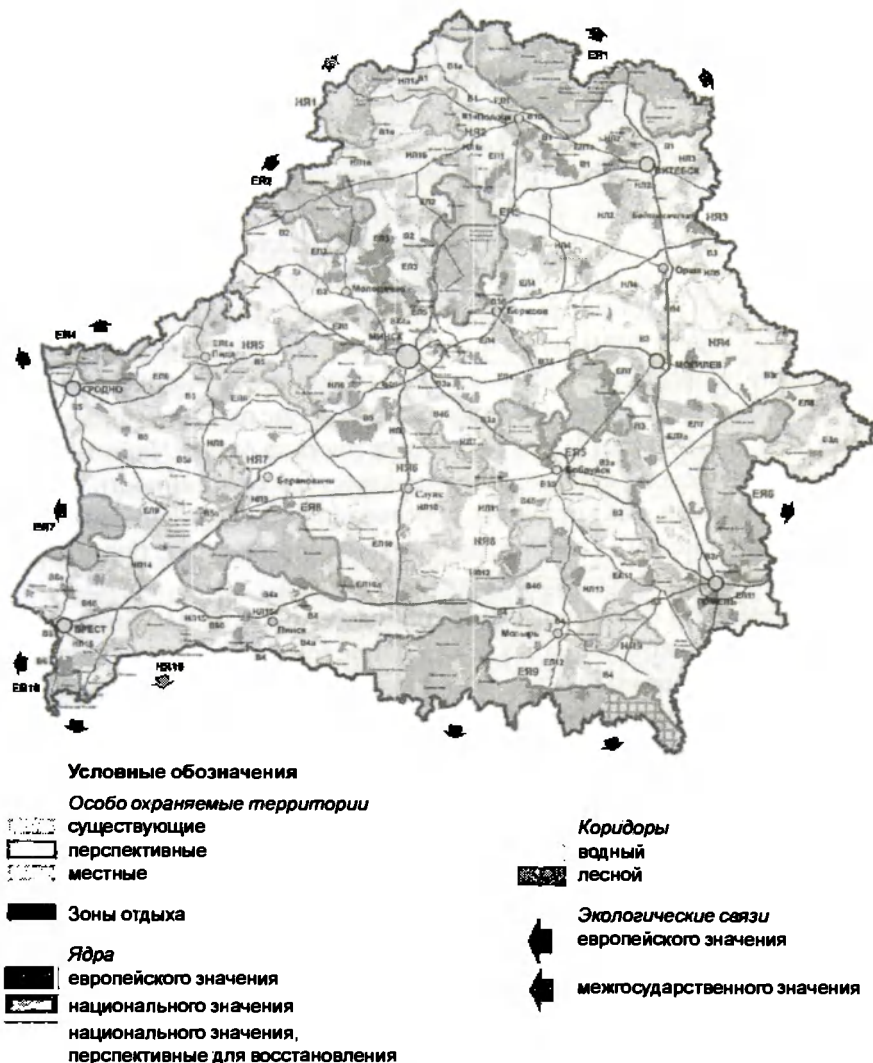


Рис. 2.4. Схема экологической сети Республики Беларусь

добавить трудности, связанные с фрагментацией природных территорий Украины, не всегда точно проработанное до деталей законодательство и недостаточное финансирование природоохранных мероприятий.



В ряде работ специалистов показано, что фрагментация охраняемых природных территорий как в Украине, так и в Европе действительно очень высокая, и это резко снижает эффективность охраны редких растений и особенно редких видов животных (Злобін, 1999, Злобін, 2001). В.Г. Скляр и Ю.Л. Скляр (2003), используя индексы  $P/A$  и  $A/P$ , показывающие отношение площади охраняемой территории ( $A$ ) к длине ее границ ( $P$ ) и наоборот, на примере Сумской области показали, что эти отношения в большинстве случаев далеки от желаемого. Дело в том, что при небольшом значении отношения площадь/периметр расстояние от любой внутренней точки до границы охраняемой территории небольшое, а следовательно, такая территория больше подвержена любым внешним влияниям (Филонов, 1996).

Имеет значение и экосистемное разнообразие охраняемой территории. Д.В. Дубына (2012) при разработке проекта Азово-Черноморского экологического коридора подчеркнул, что устойчивость таких элементов экосети, как коридоры, обусловлена включением в них разного типа экосистем – лесных, луговых, кустарниковых, болотных, водных и других с обеспечением их взаимосвязи.

В целом, хотя формирование экологической сети Украины осуществляется только с конца XX века и сопровождается определенными трудностями, реальные достижения весьма значительны. Основа экологической сети уже заложена, и она начала функционировать, что существенно снижает риски вымирания редких видов растений. На ближайший период остается уточнить лишь частные проблемы развития экосети. Например, на северо-востоке Украины в Сумской области из почти 100 заказников 30 являются гидрологическими, а в целом преобладающее количество природных охраняемых территорий интразональны, тогда как типичные лесостепные и степные экосистемы охвачены охраной явно недостаточно (Скляр, 2002). По мнению А. Василюк и др. (2011), региональные экосети должны формироваться «снизу вверх», основываясь не на формально заданных схемах более высокого ранга, а на реально существующих ландшафтных элементах. Этот подход в ряде случаев активно реализуется. Т.Л. Андриенко-Малюк и др. (2004) подготовлены специальные методические рекомендации по формированию региональных схем экосети Украины.

## 2.5. Кадастр охраняемых природных территорий

Кадастры ведутся по отдельным видам природных ресурсов и по территориям. Данные кадастров необходимы для обеспечения рационального использования природных ресурсов и охраны окружающей среды от вредных воздействий (Микула, 2006). Государственный кадастр природно-заповедного фонда является одним из видов кадастра. Он включает в себя сведения о статусе охраняемых территорий, их географическом положении и границах, режиме охраны, природопользователях, эколого-просветительской, научной, рекреационной, исторической и культурной ценности (Скляр, 2007). Государственный кадастр территорий и объектов природно-заповедного фонда ведется органами исполнительной власти в сфере охраны окружающей природной среды. Формами кадастровой документации являются специальные карточки первичного учета. Основными задачами кадастра являются следующие:

- 1) установление полного перечня существующих и перспективных охраняемых природных территорий и объектов, а также их систематизация по определенным категориям;
- 2) анализ фактического состояния разных категорий охраняемых природных территорий и объектов;
- 3) обеспечение специалистов и официальных организаций необходимой информацией о функционировании объектов.

При разработке кадастра в него включаются сведения об официальном статусе каждого из объектов кадастра, административной и ведомственной подчиненности. Для каждой охраняемой природной территории или объекта формулируются возложенные на него задачи и дается оценка уровня их реализации, включая и состояние охранных зон.

Материалы кадастра в обязательном порядке должны содержать информацию о качественных и количественных характеристиках природных комплексов, в частности фитобиоте. Обязательными являются также и сведения о факторах, которые угрожают каждому из объектов кадастра, в первую очередь об антропогенном воздействии.

В связи с динамичностью природных экосистем кадастровые материалы должны обязательно периодически обновляться – не реже чем через каждые 10 лет. Желательно в «межкадастровые» периоды ежегодно проводить мониторинг состояния популяций редких растений.

Кадастр природно-заповедного фонда является основой для всех форм охраны природных комплексов и в том числе охраны редких

видов растений (Скляр, 2010; Скляр, 2011). Эффективность кадастровых работ зависит от выполнения ряда обязательных условий. К ним относятся:

- а) привлечение к кадастровым работам профессионально подготовленных исполнителей;
- б) взаимодействие составителей кадастров с предприятиями и организациями, в подчинении которых находятся объекты природно-заповедного фонда;
- в) четкое следование требованиям украинского законодательства в сфере охраны природы.

В настоящее время кадастры разработаны для ряда областей Украины. Разрабатываются они и для отдельных регионов России (Малецкий, 1999). Важной задачей является унификация методики кадастровых работ (Федорончук, 2004; Скляр, 2010).

В целом, система охраняемых природных территорий разного ранга, объединенных в единую экологическую сеть, учет их состояния на основе кадастровых данных, включение видов растений, находящихся под угрозой исчезновения, в Красные книги и региональные списки растений, которые нуждаются в охране, являются фундаментальной основой для сохранения биоразнообразия и предотвращения утраты редких видов растений.

# Основные направления в изучении редких видов растений

---

В изучении редких видов растений существует три основных, и в определенной степени самостоятельных направления:

1. *Фитоинвентаризационные работы* – регистрация видов растений, находящихся под угрозой исчезновения. По итогам этих работ вносятся предложения о включении того или иного вида как нуждающегося в охране в списки охраняемых растений разного уровня. Выявлением редких видов растений чаще всего занимаются геоботаники во время полевых исследований на определенной территории. В некоторых случаях эту работу выполняют специалисты по фитосозологии, цель которых – выявление редких видов растений в местах, перспективных для создания охраняемых природных территорий того или иного ранга.

2. *Углубленное эколого-биологическое изучение локальных популяций редких видов растений* с помощью специальных методов популяционной экологии. По результатам таких исследований устанавливается число локалитетов редких видов, оценивается состояние популяций и состояние особей в них и, как итог, делается заключение об устойчивости популяции или популяционной системы. Основной вклад в разработку второго направления вносят ботаники, научные интересы которых лежат в области популяционной биологии и экологии растений.

3. *Мониторинг популяций редких видов*, который предполагает долгосрочные и краткосрочные повторные наблюдения за тенденциями в изменениях состояния популяций и в состоянии местообитаний, с которыми связаны данные популяции. Обязанности по его проведению возлагаются в основном на штатных сотрудников заповедников, национальных парков и других типов особо охраняемых природных территорий.

### 3.1. Выявление редких видов растений при изучении растительного покрова

Редкие виды обычно выявляются при геоботаническом обследовании территории ботаниками разного профиля. После подтверждения правильности определения вида рекомендуется более тщательно обследовать территорию для установления примерной численности особей этого вида и выполнить дополнительные геоботанические описания для оценки синтаксономической принадлежности этого вида растения. Завершается этот этап описанием локалитета и формированием перечня возможных угроз, которые могут привести к исчезновению выявленной популяции.

Для первичного изучения редких и исчезающих видов растений при полевых маршрутных и стационарных исследованиях некоторые авторы предлагают вместо традиционных использовать несколько измененные геоботанические описания. Они позволяют более полно учитывать специфику распространения и количественного участия таких видов в составе растительных сообществ (Голубев, 1977). В случае выявления редких видов, которые нуждаются в охране как включенные в Красную книгу или в региональный список охраняемых видов растений, дополнительно заполняются два специальных бланка (приложение I). Эти бланки в дальнейшем предоставляют в соответствующие организации.

Для оценки статуса выявленных редких видов используются специальные критерии, которые были рассмотрены в гл. 2. Как указывалось, единый подход к этим критериям пока еще не выработан. В Украине для оценки состояния редкого вида можно рекомендовать критерии, разработанные МСОП, а также критерии, использованные при составлении последнего издания Красной книги Украины.

Обычно по итогам находок редких видов растений в новых для них местонахождениях оформляется публикация в «Украинском ботаническом журнале» или другом профессиональном издании. К сожалению, этот принцип выдерживается не всегда, и информация о новых локалитетах редких видов часто публикуется в малотиражных региональных изданиях.

### 3.2. Основные параметры состояния редких видов растений

При популяционном изучении редких видов растений прежде всего определяется конкретный вид или виды редких растений как объекты детального комплексного популяционного анализа. Выбор редких видов для изучения полностью определяется интересами исследователя и основной научной тематикой, над реализацией которой он работает. Часто это изучение популяций редких видов растений на определенной охраняемой территории – в заповеднике, заказнике, национальном парке и т.п.

Всестороннее изучение состояния особей и популяций редких видов растений осуществляется поэтапно:

- 1) подготовительный этап;
- 2) полевые исследования;
- 3) камеральная обработка материала.

Все три этапа работы являются одинаково важными и в равной степени определяют ее успешность.

*На подготовительном этапе* исследователь изучает ботаническую литературу, посвященную региону исследования, устанавливает характерную для него флору, знакомится с гербарными образцами, выявляет особенности флоры и растительности региона будущих исследований и на этой основе составляет план работы. После выбора вида растения для детального популяционного изучения первым камеральным этапом работы является библиографический поиск и детальное изучение научной литературы, посвященной непосредственно изучаемому редкому виду. Уже на этом этапе устанавливаются характерные для вида общие биологические и экологические особенности, ареал, иногда особенности локальных популяций и другие важные данные. Поиск литературы облегчают специальные библиографические списки. Так, для России по состоянию на 2006 год издан библиографический список основных работ по редким растениям, животным и грибам, включающий 7500 публикаций (Горбатовский, 2007). Ценные библиографические списки по редким видам растений в Украине, помимо Красной книги Украины, имеются в монографиях В.А. Онищенко и Т.Л. Андриенко (2012), А.В. Лукаша и Т.Д. Андриенко (2011).

Важной составляющей подготовительного этапа является получение картографических материалов для района работы, планов лесоустройства и других необходимых сведений, на основании которых

устанавливается фактическое или предполагаемое присутствие редких видов растений в данном районе.

*На этапе полевых исследований* осуществляется общее ознакомление с территорией, ее рельефом, геоморфологией и основными типами растительности. В типичных фитоценозах выполняются полные геоботанические описания. На обоих этих этапах выявляется наличие редких видов растений и устанавливается положение и количество их локальных популяций. Точное положение популяций устанавливается методом GPS-координат и наносится на картосхему. В местах произрастания редких видов растений дополнительно выполняется несколько геоботанических описаний с целью установления синтаксономического ранга фитоценозов, в которых выявлены редкие виды растений. Для более детального изучения популяций редких видов растений проводятся специальные исследования, предусмотренные планом работы. Изучение особей редких видов растений выполняется только с помощью неразрушающих методов морфометрии (Segetad, 1997; Панченко, 2007а). Для гербария берется не более 1–2 растений изучаемого редкого вида. Если работа проводится на охраняемой природной территории того или иного ранга, то для этого предварительно необходимо получить официальное разрешение.

*Камеральная обработка данных* проводится в лабораторных условиях. В настоящее время она осуществляется с использованием компьютерных технологий. На основе собранных полевых материалов составляются компьютерные базы данных, подбираются необходимые компьютерные программы. В случае необходимости проводятся консультации со специалистами по синтаксономии, флористике, компьютерным технологиям и др. Завершается этот этап подготовкой полного текстового отчета, на базе которого впоследствии готовятся публикации.

## Методический блок

### **Определение обилия и проективного покрытия**

Обычным приемом изучения растительного покрова является закладка пробных геоботанических площадок. В границах изучаемого выдела растительного покрова они размещаются в случайном порядке и в количестве, достаточном для отражения всех особенностей фитоценоза. Размеры пробных площадок подбирают в зависимости от типа растительности. Чаще всего используют пробные площадки размером 10 x 10 м или 50 x 50 м. Для древесно-кустарниковых растений численность особей,

обилие и проективное покрытие обычно рекомендуют определять на пробных площадках размером 400 м<sup>2</sup>.

Оборудование для проведения геоботанических описаний очень простое: бланки описаний, сеточка Раменского, гербарная папка, копалка, карандаш или ручка, две рулетки, колышки с закрепленным на них шпагатом. При закладке пробных площадок размером 10 x 10 м желательно иметь пять колышек и куски шпагата длиной по 10 м (рис. 3.1).

При выполнении геоботанического описания используются стандартные бланки. Они несколько различаются между собой, так как исследователи модифицируют их с учетом специфики объектов: луговых, степных, болотных или лесных сообществ, а также в зависимости от целей исследования. Образцы стандартных бланков описания растительности приведены в приложениях 2, 3 и 4.

Существуют определенные отличия в технике описания пробных площадок у исследователей различных ботанических школ. Учитываемые параметры растительного покрова в основном являются одинаковыми, отличия же в большей степени состоят только в полноте регистрации особенностей растительности и в шкалах, по которым оценивается обилие и покрытие видов растений.

В табл. 3.1 приведено соотношение баллов обилия растений по шкале Друде и по шкале Браун-Бланке. Эти две шкалы в настоящее время используются ботаниками наиболее часто.

Проективное покрытие рекомендуется оценивать, используя сеточку Раменского (рис. 3.2). Она изготавливается из кусочка плотного картона или пластика, в котором делается прямоугольный вырез размером 2 x 5 см. Через каждый 1 см в этом вырезе по горизонтали и по вертикали протягивается белая нитка. Общий вырез оказывается при этом равным

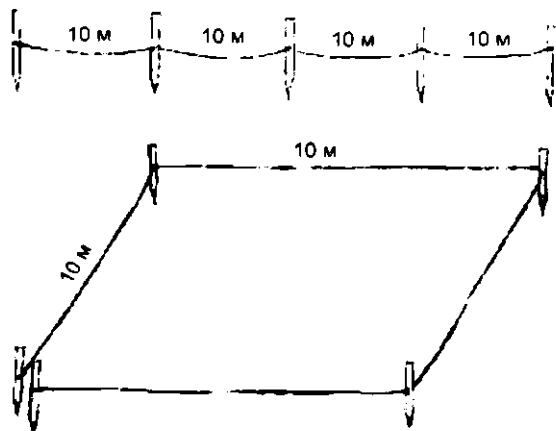


Рис. 3.1. Полевое оборудование для закладки пробных геоботанических площадок



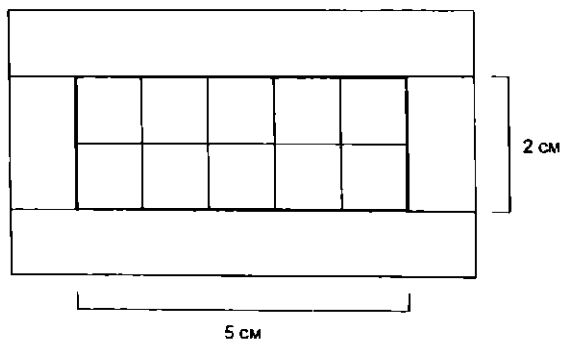
**Таблица 3.1.** Соотношение баллов обилия растений по шкалам О. Друде, Л.Г. Раменского и Й. Браун-Бланке

Шкала О. Друде	Шкала Й. Браун-Бланке	Шкала проективных покрытий Л.Г. Раменского, %
Soc – растения смыкаются надземными частями	5 – покрывает более 1/2 поверхности	>75 (85)
Sop3 – очень обильно	4 – покрывает от 3/4 до 1/2 поверхности	50–75 (65)
Sop2 – обильно	3 – покрывает от 1/2 до 1/4 поверхности	25–50 (35)
Sop1 – довольно обильно	2 – многочисленно, но покрытие меньше 1/20 поверхности	5–25 (15)
Sp – редко	1 – часто с небольшим покрытием или редко, но с ббльшим покрытием	2–5 (3)
So1 – единично	r – редко с небольшим покрытием	1 (1)
Up – в единственном экземпляре	л – крайне редко с небольшим покрытием	<1 (-)

*Примечание.* Для шкалы Раменского в скобках указаны значения проективного покрытия, используемые при переводе из шкал Друде и Браун-Бланке.

100% покрытия, а отдельное окошечко – 10%. Проективное покрытие определяют, держа сеточку Раменского на уровне груди.

Для более тщательного описания растительного покрова в ряде случаев в пределах основной пробной площадки закладывают площадки



**Рис. 3.2.** Сеточка Раменского

размером 1 x 1 м или 0,5 x 0,5 м. На таких площадках ведут подсчеты числа особей, на них берут, при необходимости, отдельные особи растений для дальнейшего морфологического анализа.

При обнаружении на пробных площадках или за их пределами редких видов растений в описания вносят необходимые дополнения и специально регистрируют эти факты для последующей передачи информации ботаникам – специалистам по фитосоциологии.

Фактически все виды редких растений отличаются индивидуальными особенностями. Они имеют разную жизненную форму, разные способы адаптации к эколого-фитоценотическим условиям, выполняют разную функциональную роль в экосистеме. Поэтому подбор признаков, которые лежат в основе биолого-экологических характеристик разных видов растений, всегда индивидуален. Редкие виды имеют один основной общий признак – редкость. Два других важных признака – низкая численность особей в популяции и ее негативная динамика. О.В. Лукаш (2008) считал последний признак одним из важнейших для включения вида в число охраняемых.

Как особи растений являются многопризнаковыми биологическими единицами, так и популяции при их комплексном изучении характеризуются широким набором признаков, которые определяют их статус в фитоценозах, устойчивость и динамику. При этом смысловая «весомость» признаков особей и популяций неодинакова. Некоторые признаки являются в буквальном смысле ключевыми для оценки состояния особей и популяций, другие – сравнительно малоинформативны. Рассмотрим основные признаки, которые целесообразно учитывать при изучении редких видов растений на уровне особей и на уровне популяций.

**Признаки особей.** При полевых исследованиях редких видов растений, особенно в популяциях, состоящих из небольшого числа растений, уничтожение особей недопустимо. Исключаются обламывание растений, гербаризация, раскапывание подземных органов или другие формы повреждения особей редкого вида в малочисленной популяции. В этих случаях для оценки общего статуса растений, их онтогенетического и виталитетного состояний приходится использовать признаки надземной части растения, а измерения и оценки проводить без повреждения растений. Это обстоятельство существенно изменяет набор морфометрических методов, используемых при изучении популяций редких растений, в итоге он оказывается существенно суженным.

Основными признаками особей, которые необходимо учитывать при изучении популяций редких видов растений являются следующие:

1. Жизненная форма растения (по Раункиеру и по Серебрякову), жизненная стратегия и принадлежность к определенному функциональному типу.
2. Размер общей или наземной фитомассы особей растений, который оценивается по их выборке из популяции и допустим только при наличии соответствующего разрешения.
3. Характеристика фотосинтетического аппарата, включающая общий размер листовой поверхности особи, число листьев, средние размеры отдельного листа, высоту прикрепления основной массы листьев в отношении к аналогичному показателю других видов растений фитоценоза. Иногда к этим признакам добавляют особенности анатомии листьев: соотношение столбчатой и губчатой паренхимы, число хлоропластов в клетке и др.
4. Особенности морфологической структуры особей: высота растений, разветвленность, число боковых ветвей и др.
5. Характеристика структур генеративного размножения: тип соцветий, число соцветий, число цветков, способ опыления, плодозавязываемость, число плодов и семян, репродуктивное усилие, способ дисперсии диаспор.
6. Наличие вегетативного размножения и способы его реализации.
7. Критерии подразделения особей по онтогенетическому состоянию.
8. Критерии подразделения особей по виталитетному состоянию.
9. Морфологическая вариабельность особей.
10. Оценка морфологической целостности особей на основе связности корреляционных матриц.
11. Уровень фенотипического разнообразия особей в популяции.

**Признаки популяций.** При изучении популяций редких видов растений необходимо учитывать следующие их характерные особенности:

1. Потенциальная и реализованная экологическая ниша и их соотношение.
2. Фитоценотический «адрес», т.е. синтаксон или синтаксоны, в которых находятся популяции изучаемого вида растения.
3. Пространственная организация популяции.
4. Целостность популяционных полей и наличие метапопуляций.
5. Численность особей в популяции и связанная с ней популяционная плотность, желательна в их динамике по годам с учетом пополнения популяции новыми особями.

6. Гендерная структура популяции для однополых видов растений.
7. Онтогенетическая структура популяции и индексы ее интегральной оценки.
8. Виталитетная структура популяции и индекс виталитета  $Q$ .
9. Возрастная структура популяции для случаев, когда можно установить календарный возраст особей.

Разовые однократные учеты позволяют оценивать состояние особей растений и популяций в статике, т.е. в момент регистрации признаков. Повторные учеты – на протяжении вегетационного периода или в течение нескольких лет – дают возможность получить информацию о динамике учитываемых показателей.

Некоторые исследователи, подразделяя популяционные признаки на статические и динамические, относят к первым численность особей в популяции и популяционную плотность (Ручин, 2006). Но это не вполне правильный подход. Следует подчеркнуть, что, как и все другие признаки, численность и плотность популяции изменяются не только по годам, но даже на протяжении вегетационного сезона. Различие между «статикой» и «динамикой» состоит в другом. При однократном изучении популяции исследователь получает информацию обо всех ее признаках «на момент учета». Повторные регистрации позволяют проследивать изменения тех же структурных признаков особей и популяций «во времени», т.е. оценивать их динамику. Нужно иметь в виду, что существуют признаки особей и популяций, которые можно оценить только на основании нескольких последовательных учетов. К таким, например, относятся абсолютная и относительная скорость роста растений ( $AGR$  и  $RGR$ ), скорость роста популяции ( $PRG$ ) и некоторые другие.

При детальном анализе популяций оценивается их роль как структурообразующего компонента фитоценоза, устанавливаются фитоценотические связи, выявляются основные конкурирующие виды.

Существуют различные методики итоговой оценки состояния популяций редких растений. Л.Б. Заугольной и др. (1992) на основе изучения особенностей популяций редких растений были выделены три типа редкости популяций. Более распространена пятибалльная шкала, разработанная Л. Мастер (Master, 1991), в которой редкий вид растения оценивается по количеству существующих локальных популяций. В этой шкале G1 означает представленность вида всего 1–5 популяциями, G2 – 6–20 популяциями, G3 – 21–100 популяциями, G4 и G5 – более чем 100 популяциями.

### 3.3. Статистическая достоверность количественных данных

При изучении редких видов растений сложной проблемой часто является получение статистически достоверных данных, необходимых для правильной биолого-экологической интерпретации полученного научного материала. Это вызвано двумя причинами. Первая – представленность редкого вида в его локальной популяции или в локальных популяциях лишь очень небольшим количеством особей. Вторая – недопустимость уничтожения растений изучаемого редкого вида.

Если популяция представлена небольшим количеством особей, то тогда у исследователя появляется возможность учесть состояние всех особей популяции, сделав необходимые количественные измерения. В таком случае проблема статистической достоверности отпадает, так как исследователь имеет дело не с выборкой, а со всей генеральной совокупностью.

В больших популяциях, когда выполнить морфометрию всех особей локальной популяции невозможно, берется выборка в случайном порядке, и измерения выполняются на особях, которые включены в эту выборку. Обычно в популяционной экологии растений принято считать, что для получения статистически достоверного материала необходима выборка не менее чем 20–30 особей (генетов или раметов). Фактически объем выборки зависит от уровня изменчивости растений по тем признакам, которые интересуют исследователя. При высокой изменчивости выборка должна быть больше, а если признак мало варьирует, то можно ограничиться выборкой меньшего размера.

В математической статистике объем выборки для получения достоверных результатов рекомендуется вычислять по формуле:

$$n = \frac{t_{0,05}^2 \cdot v^2}{\epsilon^2},$$

где  $n$  – необходимый объем выборки;

$t$  – значение коэффициента Стьюдента, которое при 95% доверительном интервале равно 1,96;

$v$  – коэффициент вариации в процентах;

$\epsilon$  – допустимая погрешность, которую обычно принимают равной 5%.

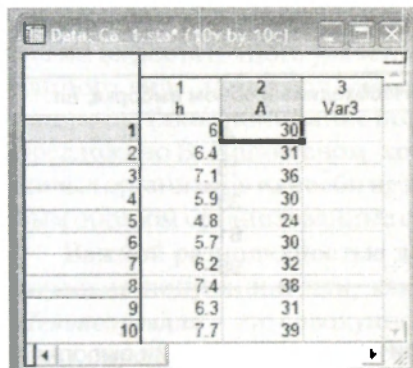
Растения – многопризнаковые биологические системы, поэтому объем выборки должен вычисляться по тому признаку морфоструктуры, который имеет наибольшую дисперсию и, соответственно, наибольший коэффициент вариации.

Методический блок**Установление размера выборки особей растений для анализа**

Для нахождения размера выборки у растений *Circaea alpina* для достоверной оценки высоты растений ( $h$ ) и размера листовой поверхности ( $A$ ) были измерены 10 особей (рис. 3.3). Для этой пробной выборки были рассчитаны основные статистические показатели: среднее арифметическое, дисперсия, коэффициент вариации и стандартная ошибка среднего (рис. 3.4). По приведенной выше формуле был определен необходимый размер выборки – сначала на основе данных по высоте растений, потом по размеру листовой поверхности.

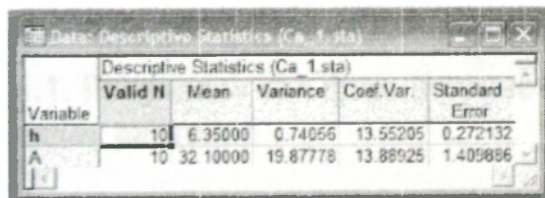
При использовании данных о высоте растений были получены следующие результаты:

$$\frac{1,96^2 \cdot 13,6^2}{5^2} \approx 29$$



	1 h	2 A	3 Var3
1	6	30	
2	6.4	31	
3	7.1	36	
4	5.9	30	
5	4.8	24	
6	5.7	30	
7	6.2	32	
8	7.4	38	
9	6.3	31	
10	7.7	39	

**Рис. 3.3.** Высота ( $h$ , см) и размер листовой поверхности ( $A$ , см<sup>2</sup>) у десяти особей *Circaea alpina*



Variable	Valid N	Mean	Variance	Coef. Var.	Standard Error
h	10	6.35000	6.74056	13.95205	0.272132
A	10	32.10000	19.87778	13.88925	1.409686

**Рис. 3.4.** Статистические параметры для выборки в десять особей *Circaea alpina*: количество особей (Valid N), среднее арифметическое (Mean), дисперсия (Variance), коэффициент вариации в процентах (Coef. Var.), стандартная ошибка среднего (Standard Error)

Для параметра «размер листовой поверхности» получен следующий результат:

$$\frac{1,96^2 \cdot 13,9^2}{5^2} \approx 29.$$

На основе выполненных расчетов можно заключить, что для получения статистически достоверных данных о морфологической структуре особей *Circaea alpina* достаточна выборка в 30 растений, выбираемых для измерений из популяции в случайном порядке.

В тех случаях, когда в исследовании как постоянные для данного цикла работы принимаются 95% уровень значения коэффициента Стьюдента и уровень погрешности не более 5%, для пробной выборки можно вычислять только значения коэффициента вариации и определять необходимый размер основной выборки по специальной таблице (табл. 3.2).

**Таблица 3.2.** Необходимые объемы выборок для получения статистически достоверных данных при разных значениях коэффициента вариации

Значения коэффициента вариации, %	Необходимый объем выборки, шт.
5	4
10	15
15	35
20	61
25	96

При небольшом числе особей и малой площади популяции выполняется их полный пересчет с оценкой регистрируемых признаков. В таком случае необходимость в приведенных выше расчетах отпадает, поскольку объектом исследования выступает не выборка из популяции, а генеральная совокупность, т.е. все особи, которые имеются в популяции.

Аналогичным методом оценивают объемы выборок и при решении других задач популяционной экологии растений.

# Редкие виды растений в географическом, экологическом и фитоценотическом пространстве

---

В пределах ареала любого вида растения его особи не растут сплошным массивом, а приурочены к определенным участкам территории – локусам, эколого-ценотические условия в которых отвечают экологическим требованиям данного вида растения. Такие локусы при условии их достаточного удаления от других локусов, занятых особями данного вида, называют *локальными популяциями*, или просто популяциями. Такое понимание популяций еще в 1903 году впервые было предложено В. Иогансенем, который подчеркивал, что у любого вида живых организмов их особи не живут изолированно, а составляют особым образом организованные совокупности.

Важной разновидностью локальных популяций являются цено-тические популяции, или, как их чаще называют, ценопопуляции. *Ценопопуляция* – это совокупность растений одного вида, приуроченная к определенному синтаксону. Если синтаксономическая привязка популяции не определена, то первая часть «цено-» в термине «популяция» не имеет смысла, так как любая популяция как природно-историческая целостность не существует вне растительного покрова планеты.

### 4.1. Популяция как форма существования редких видов растений

Локальные популяции являются единственной реальной формой существования в природе любого вида растения (Злобин, 1992). В пределах популяций происходят основные адаптации и микроэволюционные процессы, здесь зарождается биоразнообразие, формируются



межвидовые и внутривидовые взаимодействия, начинаются любые процессы изменения растительности и т.п.

Локальная популяция рассматривается как самостоятельная единица в том случае, когда скрещивание между особями возможно только в пределах данной популяции, но маловероятно или практически невозможно с особями других локальных популяций данного вида. С. Зейболд (Seybold, 1980) считал, что у травянистых растений отдельную популяцию можно рассматривать как самостоятельную только в том случае, если расстояние от нее до других популяций данного вида больше чем 1 км.

Только на основе понимания закономерностей организации и функционирования популяций возможно их длительное и устойчивое использование в тех или иных хозяйственных процессах, прогнозирование динамики фитоценозов, а также охрана редких видов растений от деградации и вымирания.

Для популяций растений характерны следующие основные особенности:

1. Каждая локальная популяция формируется особями растений одной таксономической принадлежности.
2. Растения, из которых состоит популяция, сходны между собой по основным морфобиологическим особенностям и характеру использования ресурсов местообитания.
3. Генофонд любой самостоятельной популяции является специфическим, поскольку при длительном существовании на определенной территории в условиях отсутствия перекрестного опыления и заноса семян из других популяций, в каждой популяции идет отбор аллелей, которые определяют ее приспособленность к конкретным условиям существования и, следовательно, генетическую самобытность.
4. Внутреннее разнообразие, проявляющееся в качественном несхождении между собой особей, которые ее составляют. Это несходство проявляется в разном размере, календарном возрасте особей, онтогенетическом состоянии, жизнеспособности и некоторых других их свойствах.

Работа с редкими видами растений часто связана с регистрацией их локалитетов, т.е. мест нахождения популяций. Локальные популяции одного и того же вида растения могут существенно отличаться друг от друга по многим признакам и свойствам. Численность особей в отдельной популяции варьирует в очень широких пределах – от не-

скольких штук до нескольких тысяч. Для редких видов растений характерны популяции с низкой численностью. Различной может быть и их устойчивость. Очевидно, что охрана редкого вида – это охрана системы локальных популяций, в форме которых он существует.

Достаточно полную предварительную характеристику локальных популяций редкого вида растения можно получить путем изучения их географического распространения (ареала локальных популяций в географическом пространстве), установления их экологической приуроченности (ареала локальных популяций в экологическом пространстве) и выявления их фитоценологических предпочтений (ареала локальных популяций в фитоценологическом пространстве).

## 4.2. Локальные популяции в географическом пространстве

При изучении редких видов растений важное значение имеет установление их ареалов в географическом пространстве, поскольку все основные биолого-экологические свойства данного вида растения определяются центром его происхождения, климатом и характером почвенных условий на основной территории его распространения. Поэтому картография ареала редких и исчезающих видов является начальным этапом их изучения и затем планирования природоохранных мероприятий.

В ареалогии – науке об ареалах живых организмов – *ареал* определяют как часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид растения (Толмачев, 1974). В географическом смысле популяционная структура ареала может быть разной. Ареал может состоять из одной локальной популяции, складываться из многих обширных по территории или небольших популяций.

При изучении ареалов растений следует четко различать два понятия – *местонахождение* и *местообитание*. Первое понятие имеет чисто географический смысл и указывает на места нахождения растений данного вида, второе – экологический смысл, определяя те условия, в которых произрастает этот вид. При этом предполагается, что растения изучаемого вида присутствуют в границах ареала только в тех местообитаниях, которые соответствуют его экологическим требованиям.

Первичный ареал вида обычно представляет собой единое, целостное пространство. В дальнейшем оно может расширяться. Такому

расширению способствуют свойства вида, а ограничивают расширение разнообразными преграды: климатические, экологические, топографические, биологические и др. На протяжении длительного процесса эволюции и трансформации природной среды у растений складываются вполне определенные ареалы.

Границы ареала у редких видов растений, как и у широко распространенных, определяются различными причинами. Главными из них являются климатические, геоморфологические, эдафические и биотические.

Общая классификация типов распространения организмов в настоящее время не разработана. Обычно в зависимости от размера и конфигурации ареала выделяют несколько их основных категорий. По размеру ареалы подразделяют на несколько типов – от космополитических до узколокальных. По конфигурации ареалы могут быть сплошными – в случае отсутствия разрывов на территории распространения вида, или дизъюнктивными – состоящими из нескольких изолированных участков. С учетом положения ареала относительно континентов их подразделяют на космополитические, европейские, евроазиатские, циркумполярные, арктоальпийские и т.п. Реликтовые ареалы характерны для реликтовых видов растений, особенно для палеоэндемиков.

Для редких видов растений (кроме случаев периферийной редкости) характерны небольшие ареалы часто с тенденцией к сокращению. Установление факта сокращения ареала вида указывает на наличие регрессивных процессов и может привести к полному вымиранию данного вида. Особенно это свойственно молодым видам (неоэндемики) и реликтовым (палеоэндемики). Характерной для редких видов растений является также дизъюнкция ареала, а при сплошном ареале его спорадическое заселение. Этот эффект объясняется тем, что большинство редких видов являются стенотопеми, т. е. стенобионтными растениями с узкими экологическими амплитудами.

Анализ ареалов редких видов растений является одной из составляющих фитомониторинга в общей системе их охраны. На основании анализа ареалов выявляются центры сосредоточения редких видов растений. Например, в Северной Азии такими рефугиумами для редких видов растений оказались мезофитные флороценотические комплексы (Крестов, 2009).

Изучение географического ареала – это всегда один из первых шагов при проведении исследований в области фитосозологии.

Методический блок**Установление географического ареала**

В начале изучения того или иного редкого вида растения необходимо установить его географический ареал. Это делается в основном путем поиска соответствующих литературных источников. Если их нет или недостаточно, то проводится работа в гербарных центрах научных ботанических учреждений. В настоящее время наиболее крупные из них имеют компьютерные базы данных гербарных фондов, и тогда информацию о местонахождениях изучаемого редкого вида можно получить «дистанционно» через Интернет.

Ареалы растений устанавливаются путем нанесения их местонахождений на карту. Этот так называемый точечный метод, при котором внешние границы ареала на карте не отображаются. При другом методе – контурном – территория ареала покрывается сплошной штриховкой, что маскирует реальные местонахождения растений данного вида на территории географического ареала, но зато дает представление о его размере и внешних границах.

Рассмотрим методику установления географического ареала на примере редкого вида *Listera ovata*.

По данным литературы, ареал этого вида достаточно широкий. Он охватывает Европу, Кавказ, Западную Сибирь, Среднюю и Малую Азию. Как заносный вид известен в Северной Америке. В Украине *Listera ovata* встречается в Карпатах, Расточье, Полесье, в горной части Крыма и изредка в степной части Украины. Географический ареал *Listera ovata* в Украине, построенный точечным методом, представлен на рис. 4.1, а контурным методом в сочетании с точечным – на рис. 4.2.



**Рис. 4.1.** Ареал *Listera ovata* в Украине, построенный точечным методом (по: Червона книга України, 2009)

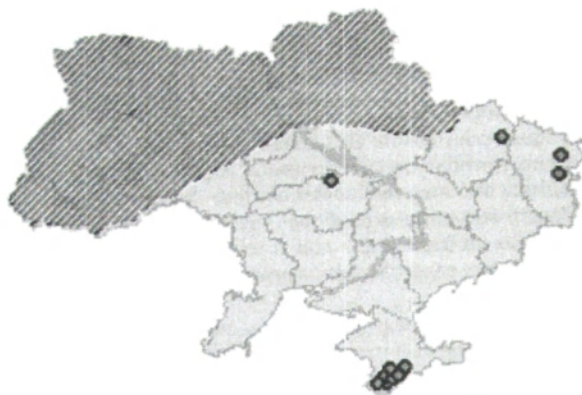


Рис. 4.2. Ареал *Listera ovata* в Украине, составленный контурным методом в сочетании с точечным (по Nature land, 2010)

Фактические ареалы растений постоянно уточняются в связи с находками новых местонахождений изучаемого вида. Так, после составления приведенных выше карт было обнаружено еще одно, самое южное для Центральной Украины, местонахождение *Listera ovata* на Приднепровской возвышенности (Мельник и др., 2010).

На основании полученных карт ареала и сведений о местонахождении популяций можно подобрать для детального изучения конкретные локальные популяции *Listera ovata*, являющиеся типичными для данного вида в Украине (это северо-запад Украины и Карпаты), или популяции, находящиеся в состоянии повышенного риска (центральная часть и северо-восток Украины, Крым).

### 4.3. Локальные популяции в экологическом пространстве

Согласно концепции Глисона – Раменского у каждого вида растения свой индивидуальный экологический ареал, который отличается размером и положением в пространстве экологических факторов. Т.А. Работнов (1974) предложил понятие аутоэкологического, или экологического, ареала как максимального пространства, которое вид может занимать в экологической среде. Современные авторы (Селедец,

2010; Афонин, 2011) определяют экологический ареал как комплекс экоареалов ценопопуляций в пространстве географического ареала вида. Обобщая разные точки зрения на экологический ареал, его можно определить как зону в многомерном пространстве экологических факторов, которые могут занимать или реально занимают локальные популяции того или иного вида растения. Это своего рода набор экологических условий, в пределах которых существует вид.

В отношении специфического характера реагирования растений на отдельные экологические факторы и адаптации к этим факторам в экологии было предложено много понятий: зона толерантности, зона оптимума, экологическая амплитуда, экологическая валентность, бионтность, пластичность. Они частично перекрывают и дублируют друг друга. В конечном счете понятие «экологическая валентность» оказывается синонимом понятия «экологическая амплитуда», т.е. зоны экологической толерантности (Зверев, 2012). Квалифицированный сопоставительный анализ этих понятий выполнен В.И. Шанда и др. (2010).

Из этой группы понятий термин «экологическая валентность», предложенный впервые, по-видимому, Н.П. Наумовым (1963), наименее удачен, так как он заимствован из химии, где используется совсем в другом значении. Кроме того, разные исследователи вкладывают в него разный смысл: или понимают ее как способность адаптироваться к условиям обитания, или как размах всей зоны действия экологических факторов, или как диапазон толерантности. Л.А. Жукова (2004) экологическую валентность первоначально понимала как характеристику, раскрывающую степень приспособляемости вида к изменениям условий среды. Позже Л.А. Жукова и Ю.А. Дорогова (2009) стали рассматривать потенциальную экологическую валентность вида как меру приспособленности популяций конкретного вида к изменению только одного экологического фактора и предложили методику расчета потенциальной и реализованной экологической валентности.

Неудачен и термин «пластичность», поскольку в морфологии растений он используется для обозначения изменения формы и размера растений в результате влияния внешних факторов.

В сущности, для определения позиции вида и его локальных популяций в экологическом пространстве достаточно двух базовых понятий – экологический ареал и экологическая амплитуда. Первое понятие показывает положение вида по отношению ко всей совокупности экологических факторов (зона толерантности), а второе – по отношению к одному фактору. При этом экологическая амплитуда понимается как диапазон между минимальным и максимальным

значением отдельного экологического фактора, в пределах которого возможно существование особей данного вида растения. В границах экологической амплитуды следует выделять как биологически значимые три «точки» – минимума, оптимума и максимума (рис. 4.3). В зоне оптимума встречаются популяции с самой высокой численностью особей, с наибольшим постоянством, жизненностью и наилучшими показателями роста.

Следует иметь в виду, что зона оптимума далеко не всегда находится в середине экологической амплитуды, чаще она смещена либо в сторону минимума, либо в сторону максимума.

Теоретически сформулировать систему понятий, связанных с экологией популяций растений, гораздо легче, чем установить практически. Во-первых, экологический ареал, экологическая амплитуда и ее три кардинальные точки неодинаковы для растений в разных онтогенетических и жизненных состояниях. Хорошо известно, что у всех видов растений экологический ареал и точки оптимума у проростков и молодых ювенильных растений существенно отличаются от экологического ареала взрослых особей. Во-вторых, в онтогенезе растений существуют особые критические периоды, когда растения наиболее чувствительны к стрессовому воздействию той или иной природы (Яковец, 2009). На этих этапах онтогенеза экологическая амплитуда по отношению к определенному экологическому фактору у растений как бы резко сужается. Соответственно и экологический ареал в таком онтогенетическом состоянии у растений становится уже. И, наконец, в-третьих, экологическая амплитуда вида по отношению к простому экологическому фактору существенно изменяется в зависимости от того, при каком сочетании других факторов он воздействует на растение. Известно, например, что устойчивость растений к высокой температуре повышается в местообитаниях с достаточно высокой влажностью почвы, а устойчивость к затенению возрастает при лучшем обеспечении растений углекислым газом (Злобин, 2004).

С позицией анализа редких видов растений в отношении экологического пространства связано понятие об экологических нишах. Это достаточно общее понятие еще в 1914–1917 годах ввел Дж. Гриннелл (Grinnell, 1917). Под *экологической нишей* в настоящее время понимают «место», которое занимает вид в экосистеме, включая пространственное положение особей, их отношение к абиотическим и биотическим факторам, а также функциональную роль в этой экосистеме. Экологическая ниша является комбинацией всех факторов жизни, которая обеспечивает оптимальное существование растений данного

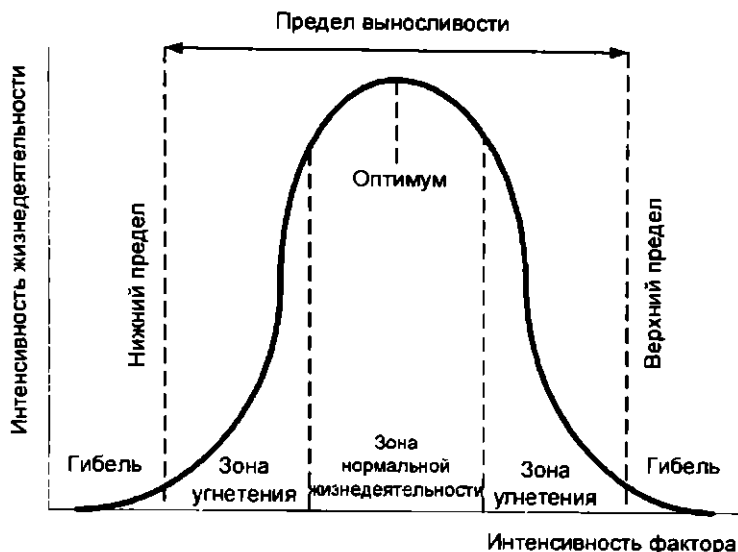


Рис. 4.3. Экологическая амплитуда, зона оптимума и зоны максимального и минимального действия экологического фактора

вида. В такой формулировке экологическую нишу следует понимать как фундаментальную. Фактически популяция, которой представлен вид в экосистеме, не всегда существует в оптимальной для нее среде. В таком случае используется понятие реализованной экологической ниши. Она чаще всего смещена по осям эколого-фитоценологических факторов и уже, чем фундаментальная. Обычно фундаментальную экологическую нишу экологи образно определяют как «профессию» вида, а реализованную – как его «адрес».

В связи с тем что локалитеты популяций вида растения могут располагаться в разных фитоценозах с разными условиями, понятие реализованной экологической ниши применимо не только к виду в целом, но и к каждой его популяции. При этом фундаментальная экологическая ниша – это видовая характеристика, а реализованная экологическая ниша должна рассматриваться по отношению к каждой конкретной локальной популяции и, по сути, является популяционной характеристикой.

Анализ экологии редких видов растений первоначально сводился к их делению на группы, выделяемые по «экологическим предпочтениям». По отношению к влаге растения подразделяют на ксерофиты,



мезофиты, гигрофиты, гидатофиты и гидрофиты; по отношению к режиму освещения – на гелиофиты и сциофиты; по отношению к плодородию почвы – на олиготрофы, мезотрофы и эвтрофы и т.п.

Для установления экологического ареала и экологической амплитуды редкого вида и его отдельных популяций необходимы более детализированные оценки, и в этих случаях используются экологические шкалы. Экологические шкалы представляют собой таблицы с экологическими характеристиками видов. Наиболее популярны у исследователей шкалы Л.Г. Раменского (1956), Г. Элленберга (Ellenberg, 1974), Э. Ландольта (Landolt, 1977), Д.Н. Цыганова (1983) и Я.П. Дикуха (Didukh, 2011). Все они построены по единому принципу: балл 1 всегда означает наименьшее, а последний балл шкалы – наибольшее значение фактора. Сравнительная характеристика этих шкал приведена в табл. 4.1.

Экологические шкалы Л.Г. Раменского амплитудные и содержат сведения более чем по 1,5 тыс. видов растений Европейской части бывшего СССР. В основном это луговые растения. Детализация экологических факторов не одинакова: шкала увлажнения почвы подразделена на 120 ступеней, переменной увлажнения – 20 ступеней, активного богатства и засоленности почвы – 30 ступеней, аллювиальности – 10 ступеней, пастбищной дигрессии – 10 ступеней. В отличие от других шкал экологическая амплитуда вида может корректироваться с учетом проективного покрытия растений данного вида в изучаемом фитоценозе.

Экологические шкалы Г. Элленберга, основанные на многолетних наблюдениях и экспериментах автора, были составлены для Центральной Европы. В них охарактеризована экология более 2700 видов растений по отношению к освещению, тепловому режиму, континентальности климата, увлажнению, кислотности почвы, засолению и обеспеченности доступным азотом. Отношение растений к соответствующим условиям характеризуется цифрами по 12-балльной шкале для фактора увлажнения и по 9-балльной шкале для всех остальных факторов. Шкалы эти точечные, т.е. они позволяют выявлять только точку экологического оптимума вида, но не его экологическую амплитуду.

Э. Ландольт разработал свои экологические шкалы в основном для предгорных и горных областей Швейцарии. Они включают почти 3,5 тысяч видов растений флоры Европы. Шкалы Э. Ландольта тоже точечные. Они содержат восемь экологических факторов: почвенные – увлажнения, кислотности, богатства элементами минерального питания, гумусированности, гранулометрического состава; климатичес-

кие – температурная, континентальности климата. В них на осях факторов среды выделяется только по пять градаций (степеней) фактора. Некоторые геоботаники полагают, что в связи с этим шкалы Ландольта «неточные». Однако специальная сравнительная оценка точности шкал Ландольта, Элленберга и Цыганова, выполненная П.С. Широких и В.Б. Мартыненко (2008), показала, что по способности устанавливать экологические режимы и дифференцировать их для разных фитоценозов из трех сопоставляемых шкал самой эффективной и точной является шкала Ландольта.

**Таблица 4.1.** Сравнительная таблица экологических шкал (по Л.Г. Ханиной, 2009 с дополнениями)

Признаки	Экологические шкалы				
	Раменский, 1956	Элленберг, 1974	Ландольт, 1977	Цыганов, 1983	Дидух, 2011
Общее число видов	1419	2700	3411	2304	3300
Число шкал	5	6	8	10	12
Тип шкалы	амплитудная	точечная	точечная	амплитудная	амплитудная
Число градаций в разных шкалах					
Увлажнение почвы	120	12	5	23	23
Богатство почвы азотом	–	9	5	11	11
Трофность почвы	30	–	5	19	19
Кислотность почвы	–	9	5	13	13
Степень гранулированности почвы	–	–	5	–	–
Переменность увлажнения почвы	20	–	–	11	11
Пастбищная дигрессия	10	–	–	–	–
Аллювиальность почвы	10	–	–	–	–
Режим освещенности	–	9	5	9	9
Термоклимат	–	9	5	17	17
Континентальность климата	–	9	5	15	17
Аридность/гумидность климата	–	–	–	15	23
Криоклимат	–	–	–	15	15
Аэрация почвы	–	–	–	–	15
Гумусированность почвы	–	–	–	–	11

Амплитудные шкалы Д.Н. Цыганова содержат информацию по 10 факторам для 2304 видов сосудистых растений. В основном это лесные виды. Шкалы содержат следующие экологические факторы: *Tm* – термоклиматический, *Kl* – континентальности климата, *Om* – омброклиматической аридности/гумидности, *Cr* – криоклиматический, *Nd* – увлажнения почвы, *Tr* – солевого режима почвы, *Nt* – богатства почвы азотом, *Rc* – кислотности почвы, *fH* – переменности увлажнения, *Lc* – освещенности/затенения.

Я.П. Дидух опубликовал амплитудные экологические шкалы, основанные главным образом на работах украинских ботаников. В этих шкалах представлены 13 основных экологических факторов для 3300 видов растений. Количество ступеней в шкалах Я.П. Дидуха для разных экологических факторов неодинаково и варьирует от 9 до 23 градаций.

Выбор шкалы определяется задачами исследования и районом работы. Согласно принципу регионализма (Королюк, 2007; Горин, 2008) следует пользоваться шкалами, разработанными для региона, в котором изучаются редкие виды растений. В идеале для установления экологического оптимума растения следует пользоваться точечными шкалами, но при их отсутствии для данного региона приходится прибегать к амплитудным шкалам. Как подчеркивал В.И. Василевич (1974), «разные виды имеют разную ширину экологической амплитуды и разную форму распределения обилия по одно- или многомерному градиенту условий среды», т.е. экологический оптимум, как было подчеркнуто выше, может быть смещен от центра к любому концу экологической амплитуды. Исследователи при использовании амплитудных шкал за оптимум обычно принимают середину амплитуды, что снижает возможную ошибку.

Для конкретизации и обобщения экологических особенностей видов растений и их популяций полезно вычисление потенциальной и реализованной экологической валентности, а также индексов толерантности по методике, разработанной Л.А. Жуковой.

При изучении экологической позиции видов растений может быть полезным понятие «эколого-ценотическая группа», предложенное А.А. Ниценко. *Эколого-ценотическую группу* определяют как группу видов растений, сходных по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченных к сообществам того или иного типа (Ханина, 2012). Выделяемых на основании такого подхода групп семь. Это группы неморальные, бореальные, нитрофильные, боровые, лугово-опушечные, водно-болотные, олиготрофные. О.В. Смирнова и

др. (2004) предлагают более детализированную систему, подразделяющую растения на 18 эколого-ценотических групп. Выделяют такие группы обычно на основе экологических шкал.

Экологические шкалы позволяют не только установить экологическую амплитуду и оптимальные для редкого вида растения сочетания экологических факторов, но и выявить уровень соответствия экологической среды конкретного фитоценоза, в котором размещена локальная популяция, требованиям этого вида, т.е. оценить соответствие «адреса» пребывания локальной популяции вида его «профессии». Например, М.А. Полянская (2011) у редкого вида *Galium triflorum* после анализа его экологической амплитуды по ряду факторов установила, что критическими для него являются эдафические условия, поскольку экологическая амплитуда по этому фактору наиболее узкая. А.А. Чистякова (2011) при изучении редких видов лесостепи выяснила, что ведущей причиной их угнетения и исчезновения является фактор освещенности. Дело в том, что основные резерваты редких лесостепных видов – это олуговевшие степи и опушки. При введении режима заповедности в таких резерватах идет разрастание деревьев и кустарников, создающее сильное затенение, неблагоприятное для охраняемых видов. Л.М. Петрова и др. (2007) при изучении редких видов западной части Украины установили, что виды, связанные с лиственными и сосновыми лесами, отличаются узкими экологическими амплитудами по основным экологическим факторам, а редкие виды, произрастающие в темнохвойных лесах, напротив, имеют широкие экологические амплитуды.

В целом, изучение экологических амплитуд редких видов растений и их позиций в экологическом пространстве является актуальным направлением. Идет накопление материала, поставлен вопрос о создании специальных фитоиндикационных компьютерных баз данных (Рогова, 2010).

#### Методический блок

#### **Установление экологической амплитуды, экологического оптимума и вычисление коэффициента дискомфорта для популяции редкого вида растения**

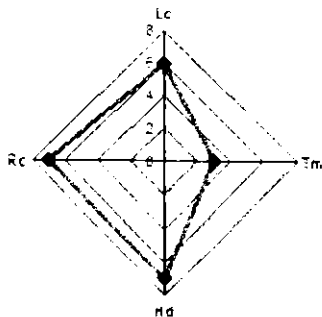
Экологические шкалы Я.П. Дидуха изданы отдельной книгой. Другие экологические шкалы, необходимые для анализа положения видов редких растений в экологическом пространстве, могут быть свободно скачаны с

сайта «Ценофонд лесов Европейской России» по адресу: <http://mfed.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>. В книге Л.А. Жуковой и др. (2010) приведены шкалы Цыганова с дополнениями.

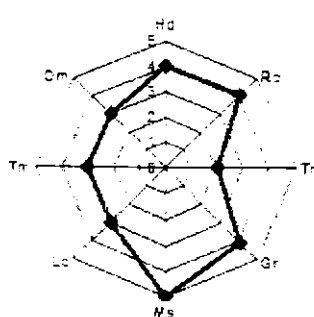
На примере *Platanthera chlorantha* рассмотрим методику установления экологического оптимума этого растения по точечным шкалам Элленберга и Ландольта. Для этого из экологических шкал выписываются значения для точек оптимума по каждому экологическому фактору отдельно. Результаты удобно представлять в виде звездчатых диаграмм – экограмм. Такие диаграммы представлены для *Platanthera chlorantha* по шкалам Элленберга на рис. 4.4 и по шкалам Ландольта на рис. 4.5.

Анализ экологической амплитуды *Platanthera chlorantha* по амплитудным шкалам Цыганова (рис. 4.6) и Дидуха (рис. 4.7) позволил установить зоны толерантности вида к основным экологическим факторам, ограниченные максимальным и минимальным значениями фактора. По шкалам Цыганова *Platanthera chlorantha* имеет широкую амплитуду по содержанию азота в почве, а наиболее узкими у этого вида являются интервалы освещенности и влажности почвы.

Региональные шкалы Дидуха позволяют уточнить эти оценки. Согласно экологическим шкалам Дидуха в условиях северо-востока Украины у *Platanthera chlorantha* наиболее узкими зонами толерантности яв-



**Рис. 4.4.** Экологический оптимум *Platanthera chlorantha* по точечной экологической шкале Элленберга. Обозначения осей: Lc – освещенность; Tm – континентальность климата; Hd – водный режим почвы; Rc – кислотность почвы



**Рис. 4.5.** Экологический оптимум *Platanthera chlorantha* по точечной экологической шкале Ландольта. Обозначения осей: Hd – водный режим почвы; Rc – кислотность почвы; Tr – плодородие почвы; Gr – гумусированность почвы; Ms – механический состав почвы; Lc – освещенность; Tm – температурный режим; Ot – континентальность климата

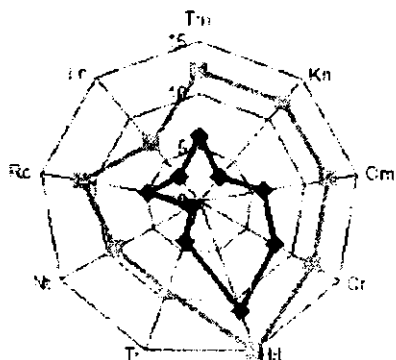


Рис. 4.6. Экологический диапазон *Platantthera chlorantha* по амплитудной экологической шкале Цыганова.

Обозначения осей:

*Tm* – термоклиматический режим;  
*Kn* – континентальность климата;  
*Om* – омброклиматической аридности-гумидности климата;  
*Cr* – криоклиматический режим;  
*Hd* – водный режим почвы; *Tr* – солевой режим почвы; *Nt* – содержание доступного азота в почве;  
*Rc* – кислотность почвы;  
*Lc* – освещенность

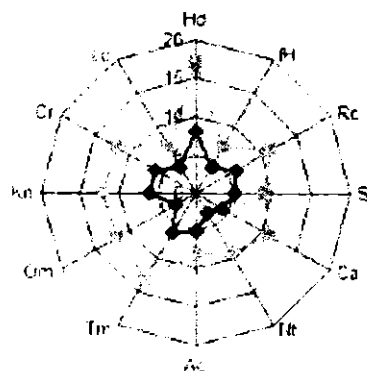


Рис. 4.7. Экологический диапазон *Platantthera chlorantha* по амплитудной экологической шкале Дидуха.

Обозначения осей: *Hd* – водный режим почвы; *fh* – переменности увлажнения почвы; *Rc* – кислотность почвы; *Sl* – солевой режим почвы; *Ca* – содержание карбонатов в почве; *Nt* – содержание азота в почве; *Ae* – аэрация почвы; *Tm* – терморезим; *Om* – гумидность климата; *Kn* – тип климата; *Cr* – криорезим; *Lc* – освещенность

ляются: освещенность, переменность увлажнения и аэрация почвы. В первую очередь именно эти факторы могут ограничивать распространение данного вида.

Имея репрезентативные геоботанические описания, можно методом фитоиндикации установить характер экологического режима в локалитете рассматриваемой популяции *Platantthera chlorantha*, который в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» находится в фитоценозе *Querceto-Pinetum coryloso (avellanae)-caricosum (ericetorum)*. Для Украины рекомендуется использовать шкалы Я.П. Дидуха как адаптированные к региональным экологическим режимам.

Оценка экологических факторов местообитаний редких видов растений проводится по А.Д. Булохову (1996) для каждого из факторов отдельно по формуле

$$L = \frac{k_i \cdot x_i + \dots + k_n \cdot x_n}{k_i + \dots + k_n},$$

где  $L$  – среднее значение экологического фактора по шкале;  
 $k$  – обилие вида по шкале Браун-Бланке;  
 $x$  – балл для данного фактора по экологической шкале.

Однако целесообразнее вычислять параметр  $L$  без учета обилия вида. По этому поводу А.Ю. Королюк обоснованно писал, что «флористический состав сообщества отражает среднесуточные экологические показатели местообитания, проективное же покрытие отдельных видов значительно изменяется от года к году и во время вегетационного периода» (Королюк, 2007 : с. 261).

Степень расхождения между экологическим оптимумом данного вида и экологическими условиями, реально существующими в конкретном локалитете, оценивается по каждой из шкал в отдельности и вычисляется по формуле

$$D_i = |L_i - O_i|,$$

где  $D_i$  – разница значений экологического фактора в анализируемом локалитете с оптимальным значением данного фактора;  
 $O$  – оптимальное значение фактора.

Для общей оценки А.А. Клименко (2012в; 2012г) рекомендует использовать средние значения  $D$  для изучаемых экологических факторов, т.е.

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n D_i}{n},$$

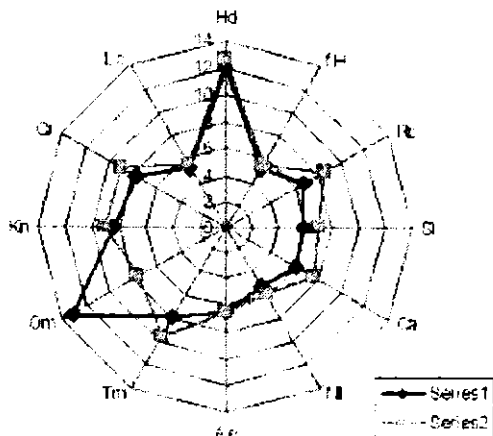
где  $n$  – число учитываемых экологических факторов. В рассматриваемом случае  $n = 12$ .

Коэффициент  $D$  по своему содержанию оценивает степень благоприятствования условий произрастания для того или иного вида и является мерой экологического дискомфорта популяции: чем выше значение этого коэффициента, тем в среднем условия местообитания менее соответствуют экологии изучаемого вида растения.

Аналогичный подход использовали О.И. Бузо и С.Г. Кушнырь (2007), обозначив этот коэффициент символом  $K$  и находя его для группы факторов не как среднее, а путем умножения коэффициентов  $D_i$ , что не дает преимуществ, а только затрудняет сравнение результатов работ, выполненных разными авторами.

На экограмме, приведенной на рис. 4.8, сопоставлен экологический оптимум *Platanthera chlorantha* с экологическими параметрами фитоценоза, в котором находится ее локальная популяция.

Проведенные вычисления показывают, что в фитоценозе *Querceto-Pinetum coryloso (avellanae)-caricosum (ericetorum)* среднее отклонение от оптимума по всем учитываемым экологическим факторам, т.е. коэффици-



**Рис. 4.8.** Экологический оптимум *Platanthera chlorantha* (ряд 2) по отношению к экологическим особенностям местообитания (ряд 1) в одном из локалитетов в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский». Обозначения осей: *Hd* – водный режим почвы; *fh* – изменчивости увлажнения почвы; *Rc* – кислотность почвы; *Sl* – солевой режим почвы; *Ca* – содержание карбонатов в почве; *Nt* – содержание азота в почве; *Ae* – аэрация почвы; *Tm* – терморегим; *Om* – гумидность; *Kп* – тип климата; *Cr* – криорежим; *Lc* – освещенность

ент экологического дискомфорта, для *Platanthera chlorantha* составляет 1,2936. Наибольшие отклонения от оптимума, которые могут быть близкими к критическому порогу для устойчивости данной популяции, отмечены для факторов «гумидность» (–5,818) и «кислотность почвы» (1,705).

### Методический блок

#### **Оценка экологической валентности и индекса толерантности**

Л.А. Жуковой (Жукова, 2004; Жукова, 2010) разработана оригинальная методика комплексной оценки экологических свойств растений, которая может быть полезной при изучении экологических ареалов редких видов. Кроме того, в публикации 2010 года приводятся экологические шкалы Цыганова для 2129 видов растений по 10 экологическим факторам. Они дополнены Т.И. Грохлиной и Л.Г. Ханиной коэффициентами потенциальной экологической валентности и климатическими и эдафическими индексами толерантности для каждого вида растений.

Основу методики Л.А. Жуковой составляют понятия о потенциальной и реализованной экологической валентности видов растений и их индексов



толерантности. В трактовке Л.А. Жуковой потенциальная экологическая валентность – это мера приспособленности популяций того или иного вида растения к определенному экологическому фактору, т.е. для разных факторов она разная. Это понятие по смыслу близко к понятию экологической амплитуды вида растения, только оно выражено в виде доли определенной экологической шкалы от всей протяженности шкалы безотносительно к ее положению на этой шкале. Таким образом, главная особенность методики Л.А. Жуковой состоит в том, что при ее использовании позиция видов растений по каждому экологическому фактору абстрагируется от фактического положения на оси фактора. Она показывает только долю пространства на этой оси, в пределах которой возможно существование вида.

**Потенциальная экологическая валентность (PEV)** вычисляется для каждого вида растения и каждого экологического фактора отдельно по формуле

$$PEV = \frac{(A_{\max} - A_{\min} + 1)}{n},$$

где  $A_{\max}$  и  $A_{\min}$  – максимальные и минимальные значения экологической шкалы;  
 $n$  – количество ступеней в шкале,  
 1 – корректирующий показатель.

**Реализованная экологическая валентность (REV)** определяет фактическое положение ценопопуляции данного вида растения в экологическом пространстве. В этом случае  $A_{\max}$  и  $A_{\min}$  означают максимальное и минимальное значения экологической шкалы, которые зарегистрированы для данной популяции. Она вычисляется по формуле

$$REV = \frac{(A_{\max} - A_{\min} + 0,01)}{n},$$

где 0,01 – корректирующий показатель.

Сопоставляя потенциальную и реализованную экологические валентности; можно вычислить по каждому экологическому фактору коэффициент экологической эффективности:

$$K_{\text{эф.}} = \frac{REV}{PEV} \cdot 100\%.$$

Таким образом, каждый вид обладает набором PEV, число которых равно числу рассматриваемых экологических факторов, а каждая локальная популяция обладает соответствующим набором REV.

При соотношении суммы потенциальных экологических валентностей с числом шкал (Scales), которые проанализированы, можно получить оценку индекса толерантности (IT) изучаемого вида:

$$IT = \frac{\sum PEV}{\sum Scales}$$

Рекомендуется экологически осмысленно вычислять индекс толерантности. Например, для эдафического индекса толерантности следует использовать по таблицам Цыганова пять шкал: *Hd* – увлажнение почвы, *Tr* – солевой режим, *Nt* – богатство почвы азотом, *fH* – переменность увлажнения почвы, *Rc* – кислотность почвы.

На основании индексов толерантности устанавливается широта экологических ниш изучаемого вида растения. Л.А. Жукова рекомендует следующую шкалу для установления групп толерантности видов по значениям их индексов толерантности:

- менее 0,33 – стенобионты;
- 0,34–0,45 – гемистенобионты;
- 0,46–0,56 – мезобионты;
- 0,57–0,66 – гемизврибионты;
- более 0,67 – эврибионты.

Чем выше значение индекса толерантности и, следовательно, шире возможная экологическая амплитуда у данного редкого вида растения, тем более высокие шансы у его популяций «найти» свое место в экологическом пространстве той или иной экосистемы и тем полнее использует он ресурсы этой экосистемы.

Рассмотрим эффективность предлагаемой методики для оценки экологии трех редких видов на примере установления эдафической экологической валентности с использованием экологических таблиц Цыганова с дополнениями указанных выше авторов (табл. 4.2). По аналогичной методике была вычислена климатическая экологическая валентность. На основе полученных данных установлены индексы эдафической и климатической толерантности для рассматриваемых трех редких видов растений и определены группы их толерантности (табл. 4.3).

Полученные результаты показывают, что для всех трех видов их климатическая толерантность была выше, чем эдафическая.

**Таблица 4.2.** Потенциальная эдафическая экологическая валентность для трех редких видов растений

Виды	Экологический режим				
	<i>Hd</i>	<i>Tr</i>	<i>Nt</i>	<i>fH</i>	<i>Rc</i>
<i>Epipactis helleborine</i>	0,30	0,26	0,64	0,00	0,54
<i>Listera ovata</i>	0,65	0,47	0,45	0,27	0,38
<i>Pyrola chlorantha</i>	0,30	0,32	0,45	0,00	0,54

Таблица 4.3. Индексы толерантности и группа экологической толерантности для трех редких видов растений

Виды	Индекс эдафической толерантности	Группа эдафической толерантности	Индекс климатической толерантности	Группа климатической толерантности
<i>Eupactis helleborine</i>	0,44	гемистенобионт	0,61	гемизэрибионт
<i>Listera ovata</i>	0,45	гемистенобионт	0,58	гемизэрибионт
<i>Pyrola chlorantha</i>	0,40	гемистенобионт	0,55	мезобионт

С учетом принципа региональности расчет был повторен с использованием экологических шкал Я.П. Дидуха (2011), разработанных для условий Украины. Эти данные для группы эдафических факторов приведены в табл. 4.4.

Таблица 4.4. Потенциальная эдафическая экологическая валентность, индексы толерантности и группа экологической толерантности (по шкалам Я.П. Дидуха, 2011)

Виды	Экологический режим					Индекс толерантности	Группа толерантности
	Hd	Tr = St	Nt	fl	Rc		
<i>Eupactis helleborine</i>	0,35	0,26	0,64	0,36	0,47	0,42	гемистенобионт
<i>Listera ovata</i>	0,30	0,21	0,64	0,36	0,47	0,40	гемистенобионт
<i>Pyrola chlorantha</i>	0,35	0,26	0,45	0,27	0,40	0,35	гемистенобионт

Сопоставление полученных результатов показывает, что изучаемые виды независимо от используемой шкалы относятся по эдафической экологической шкале к гемистенобионтным видам, т.е. растениям с достаточно узкими экологическими амплитудами по отношению к эдафическим факторам. По обеим шкалам в пределах гемистенобионтной группы у *Pyrola chlorantha* экологическая амплитуда самая узкая.

Реализованная экологическая валентность вычисляется в принципе аналогичным способом, но уже для конкретных локальных популяций изучаемых редких видов. При этом в качестве максимальных и минимальных показателей по рассматриваемым экологическим шкалам используются данные, полученные на основании полных геоботанических описаний, которые включают списки всех видов сосудистых растений в том фитоценозе, где находится популяция редкого вида растения.

По соотношению реализованной и потенциальной экологических валентностей может быть найден коэффициент эффективности использования изучаемым видом растения ресурсов местообитания. Л.А. Жукова (2004) обращает внимание, что значение индекса  $IT$ , превышающее 100%, свидетельствует о недостаточной изученности экологии видов.

Следует учитывать, что свойства экотопа в фитоценозе, с которым связана та или иная локальная популяция редкого вида растения, определяются в рамках методики фитоиндикации флористическим составом этого фитоценоза. При наличии в нем большого числа видов растений эврибионтов экологические амплитуды экотопа расширяются, а присутствие видов стенобионтов эти амплитуды сужает. Фактически в любом экотопе произрастают виды растений с широкими и узкими экологическими амплитудами. В последнем случае в отношении редких видов растений, которые, как правило, являются стенобионтными, действует закон минимума Либиха: устойчивость популяции редкого вида растения будет зависеть не от свойств экотопа как целого, а от его реакции на экологический фактор, находящийся в данном экотопе в минимуме.

При использовании экологических шкал следует учитывать, что получаемая по экологическим шкалам информация носит условно-приближенный характер. Все виды экологических шкал «расчленяют» среду обитания на отдельные факторы, тогда как особи растений в популяциях реагируют на экологический режим в его комплексном, интегральном действии. На каждом конкретном экологическом фоне в зависимости от взаимодействия факторов потребность в том или ином отдельном экологическом факторе у растений изменяется. В физиологии растений накоплен огромный материал, доказывающий эту закономерность (Злобин, 2004). Реальные связи популяций растений с экологической средой намного сложнее, чем это показывают экологические шкалы.

#### **4.4. Локальные популяции в фитоценоотическом пространстве**

Фитоценоотическое пространство любого региона земной поверхности составляет полную совокупность фитоценозов, которые на этом пространстве находятся. Изучаемый вид редкого растения, естественно, связан только с одним или с какой-то частью этих фитоценозов. Это ведет к понятию о фитоценоотическом ареале. Под *фитоценоотическим ареалом* вида растения обычно понимают его положение

в фитоценотическом пространстве, которое обусловлено взаимоотношениями данного вида растения с другими растениями. Ближким их смыслу является и понятие «ценоэлемент», под которым понимается «объединение видов с более или менее сходной фитоценотической приуроченностью» (Крылов, 1984 : 14).

С точки зрения изучения популяций редких видов растений набор фитоценозов разного синтаксономического ранга, в которых существуют локальные популяции одного и того же вида растения, можно рассматривать как его фитоценотический ареал. Он является частью потенциальной экологической ниши, реализуемой растением. Если методику изучения чисто экологической компоненты реализованной экологической ниши на основе экологических шкал можно считать достаточно отработанной, и здесь для многих видов растений просто не хватает фактических данных для обобщений, то методика установления ценотической компоненты ниш разработана хуже, а фактических материалов почти нет. На это обстоятельство обращает внимание Я.П. Дидух (2012), подчеркивая, что для видов, включенных в Красную книгу, их синтаксономическая принадлежность должна быть установлена, как минимум, до уровня *союза*.

В самом общем виде закономерности формирования фитоценологических ареалов очень простые: у эвритопов они широкие, охватывают несколько разных синтаксонов, а у стенопопов узкие, так что локальные популяции такого вида всегда связаны с одним и тем же синтаксоном. Даже для редких видов растений, которые последние два-три десятилетия изучаются наиболее активно, несмотря на все старания составителей Красных книг, из-за отсутствия фактического материала синтаксономические ареалы приведены лишь для малого числа видов. Только в последнее время положение несколько изменилось. М.М. Федорончук (2010), изучивший 64 вида редких растений из семейства гвоздичных, установил, что для подавляющего большинства из них характерны узкие фитоценотические ареалы. В работе А.В. Лукаша и Т.Л. Андриенко (2011) при анализе более чем 200 редких и охраняемых растений Полесья фитоценотические ареалы установлены практически для каждого вида.

В пределах фитоценотического ареала редкого вида растения, безусловно, существует зона оптимума. Оценка фитоценотического оптимума у редких видов растений является непростой задачей. Наиболее распространенная точка зрения состоит в том, что как фитоценотический оптимум следует принимать тот фитоценоз, в котором у изучаемого вида растения формируется наибольшая фитомасса в рас-

чете на единицу площади (Крылова, 1986). Но это не очень удачное решение, так как одна и та же величина фитомассы может достигаться как за счет небольшого количества хорошо развитых особей, так и за счет высокой численности мелких слаборазвитых растений. Поэтому разумнее фитоценотическим оптимумом считать тот фитоценоз, в котором основные показатели состояния особей и популяции (запас фитомассы, численность особей, полное прохождение ими онтогенетического цикла, высокий виталитет и др.) имеют в совокупности высшее значение. Для приблизительной оценки можно использовать два показателя – популяционную плотность и индекс виталитета популяции.

Фитоценотический оптимум формируется под влиянием всего комплекса взаимодействий в фитоценозе и выявляется в естественных сообществах, а из-за зависимости от конкурентной обстановки не является для вида стабильным. В разных зонах его общего ареала он может быть различным. По-видимому, редкие виды растений довольно часто приурочены к местообитаниям с ослабленной конкуренцией. Так, С. Панченко и О. Черноус (2009) установили, что у трех видов редких растений сосняков-зеленомошников *Pulsatilla patens*, *Dianthus pseudosquarrosus* и *Eremogone saxatilis* наивысшая плотность популяций, а у первых двух видов и доля генеративных особей, была самой высокой на опушках, где ослаблено эдификаторное действие соснового древостоя.

### Методический блок

#### **Установление положения локальной популяции в фитоценотическом пространстве**

Фитоценотический ареал популяции изучаемого редкого вида растения устанавливается на основе изучения литературных источников, массивов геоботанических описаний и гербарных фондов. Это достаточно трудоемкая работа. Например, для *Lilium martagon* в результате изучения распространения этого вида в Полесье Украины А.В. Лукаш и Т.Л. Андриенко (2011) установили, что его популяции приурочены к сообществам классов *Querc-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937, *Quercetea pubescenti-petraeae* Jakucs 1960 и *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. ex R. Tx. 1943, а также на опушках и открытых местах в сообществах *Trifolio-Geranieta* Th. Müller 1962.

На Урале *Lilium martagon* связана с фитоценозами порядка *Molinietalia* W. Koch 1926 класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 et R. Tx. 1970 и

порядка *Quercetalia pubescentis* Klika 1933 класса *Querc-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieget in Viger 1937 (Муллабаева, 2009).

Для сравнительно небольших регионов исследователь может выявить локалитеты популяций изучаемого вида и определить их фитоценотический ареал на основании собственных геоботанических описаний. Так, в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» А.А. Клименко изучила пять популяций *Lilium martagon*, которые оказались приуроченными к сосновым и ясеневым фитоценозам (табл. 4.5). На основании оценок популяционной плотности, индекса генеративности *Lilium martagon* и виталитета этих популяций можно утверждать, что фитоценотический оптимум указанного вида в условиях Национального парка «Деснянско-Старогутский» приходится на фитоценоз *Fraxinetum coryloso-convallariosum*, в котором сочетаются самые высокие значения этих популяционных параметров.

**Таблица 4.5.** Фитоценотическая приуроченность пяти популяций *Lilium martagon* на территории Национального природного парка «Деснянско-Старогутский»

№ популяции	Фитоценоз	Средняя популяционная плотность, шт. / м <sup>2</sup>	Индекс генеративности, %	Индекс виталитета и статус популяции
1	Экотон <i>Betuleta corylosa</i> – <i>Pineta coryloso-convallariosum</i>	0,03–0,1	0	0,23, равновесная
2	<i>Pineta coryloso-convallariosum</i>	1,1–1,6	0	0,10, депрессивная
3	<i>Pineta coryloso-sparsiherbosum</i>	0,04	0	0,26, равновесная
4	<i>Pineta coryloso-maianthemosum</i>	1,5–2,0	18,9	0,07, депрессивная
5	<i>Fraxinetum coryloso-convallariosum</i>	1,3–2,0	21,6	0,33, равновесная

Анализ встречаемости локальных популяций в разных синтаксонах растительности позволяет оценить так называемую фитоценотическую активность данного вида растения. По мнению автора этого понятия Я.П. Дидука (1980), фитоценотическая активность вида оценивается по четырем категориям:

- 1) *высокая* – локальные популяции изучаемого вида имеются в составе разных типов растительности;
- 2) *средняя* – локальные популяции регистрируются в разных формациях одного типа растительности;

- 3) *низкая* – локальные популяции встречаются в разных ассоциациях одной формации;
- 4) *очень низкая* – локальные популяции зарегистрированы только в одной ассоциации.

В совокупности материалы об особенностях географического ареала редкого охраняемого вида растений, его экологическом оптимуме и экологической амплитуде, а также связанности локальных популяций с определенными типами фитоценозов позволяют дать точную характеристику статусу редкого вида по избранным критериям.



### Популяционные поля

---

*Популяционное поле* – это участок территории, на котором размещены особи популяции. Термин был предложен Е.Л. Любарским (1973, 1976). Иногда встречается другой термин – «популяционный ареал», но он менее удачен, так как уже используется в качестве одной из характеристик видов растений. При описании популяций употребляют также термин «размер». К сожалению, его понимание неоднозначно. Отдельные специалисты понимают под размером величину территории, занятой популяцией, а другие – число особей в популяции.

Основными характеристиками популяционного поля являются следующие: размер площади поля, его конфигурация, характер размещения особей по популяционному полю, общая численность особей в популяции и средняя популяционная плотность.

При оценке устойчивости редких видов растений наиболее важным показателем является численность особей в популяции. Р. Лейму и соавторы (Leimu, 2006) рассмотрели публикации в 20 основных ботанических журналах за период с 1987 по 2005 год и, обобщив их, показали, что между числом особей в локальной популяции и ее устойчивостью существует положительная корреляция. Для редких видов такая корреляция оказалась даже более сильной, чем для массовых. Уязвимость малых популяций отмечалась и другими исследователями. В популяциях небольшого размера, т.е. с малой численностью особей, меньше выражен генетический полиморфизм, снижены показатели репродукции, в частности у энтомофильных видов растений ухудшены условия опыления, выходы жизнеспособных семян ниже (Knight, 2005; Dauber, 2010). С устойчивостью популяций редких видов растений связаны и другие особенности популяционных полей.

## 5.1. Размер и конфигурация популяционного поля

Оценка размера популяционного поля для редких видов растений имеет решающее значение, так как существует некоторый критический для данной популяции размер занимаемой площади, ниже которого популяция утрачивает жизнеспособность. Критический размер популяционного поля зависит от многих факторов, к числу которых относятся биология и экология вида растения, доступность ресурсов, возможность успешно конкурировать с другими видами растений и т.п.

Площадь популяционного поля вычисляется после установления его внешних границ. Границы популяционного поля у растений-доминантов часто определяются границами фитоценоза, с которыми эти растения связаны, иногда это ландшафтные или подобные границы. У редких видов растений положение границы популяционного поля чаще всего не совпадает с границами фитоценоза – они размещаются только в какой-то части или частях фитоценоза, где редкий вид оказывается конкурентоспособным. Конфигурация популяционного поля может быть очень разной. Она отражает ландшафтные и геоморфологические особенности местности. Например, в Карпатах у ряда видов растений популяционные поля имели линейную форму и простирались вдоль речных долин (Царик, 1995).

Некоторые исследователи рассматривают популяции редких растений как прочно «закрепленные» на определенных участках фитоценоза. В действительности этого нет. Согласно карусельной модели «популяции видов растений, составляющих сообщество, постепенно перемещаются по его площади» (Маслов, 2001 : 63). Такие перемещения могут охватывать территорию всего фитоценоза или осуществляться в рамках отдельных его локусов. Но если доминирующие эвритопные виды могут в этих случаях существовать почти во всех микросайтах данного сообщества, то у редких видов такой возможности нет. Это создает дополнительные угрозы их устойчивому существованию.

Размер и конфигурация популяционного поля редкого вида растения устанавливаются методом картирования. Эта проблема в популяционной экологии растений долгое время оставалась малоразработанной. Популяционные поля широко распространенных видов растений обычно имеют столь большие размеры, что их картирование нецелесообразно, так как территория, занимаемая популяцией, часто совпадает с площадью фитоценоза. Работы по изучению размера и конфигурации популяционных полей редких видов растений малочисленны (Кияк, 1984; Денисова, 1986). Современное и достаточно

исчерпывающее решение этой проблемы предлагается только в публикации С.М. Панченко (2011).

При популяционном картировании работа проводится в два этапа. Первый предполагает выявление локалитетов популяций и нанесение их на карту местности, масштаб которой не менее 1:10000 или 1:100000. Второй этап – собственно картирование популяционного поля с установлением положения особей растений в границах этого поля и определением его внешних пределов.

Картосхему положения локальных популяций целесообразно привязывать к крупномасштабной карте территории, на которой осуществляются популяционные исследования. Такая работа обычно проводится точечным методом. Сущность этого метода состоит в установлении местонахождений популяций редких видов растений и нанесении их на составляемую карту. Как подчеркивает С.М. Панченко (2011), в современных условиях эффективность и точность картирования могут быть выше благодаря использованию GPS-приборов. Безусловно, решающую роль играет и степень изученности растительного покрова ботаниками.

Картосхемы, построенные точечным методом, позволяют оценить фитоценологическую и геоморфологическую приуроченность локальных популяций редкого вида, установить их общее число и расстояние между ними.

Дополнением к точечному методу могут служить сеточное картирование и метод сплошного картирования. При использовании первого из этих методов территория делится на квадраты размером от 0,5 до 1 км<sup>2</sup>. В лесах используют лесные кварталы. Положение локальных популяций устанавливают по отношению к сторонам таких квадратов на основании серии параллельных пересечений каждого квадрата (параллельные ходы). Расстояние между ходками не должно превышать 25 м. На основании полученного материала на картосхему наносят местонахождения популяций редких видов растений, а иногда и границы популяционных полей.

Во втором случае, когда используется метод сплошного картирования, применяются квадраты (пробные площадки) размером от 0,5 x 0,5 м до 5 x 5 м при работе с травянистыми растениями и до 50 x 50 м при работе с кустарниками и деревьями. В пределах таких площадок устанавливается наличие особей редкого вида растения, и их положение наносится на картосхему. В зависимости от целей исследования, в частности для последующего мониторинга состояния популяции, найденные особи маркируют специальными постоянными этикетками.

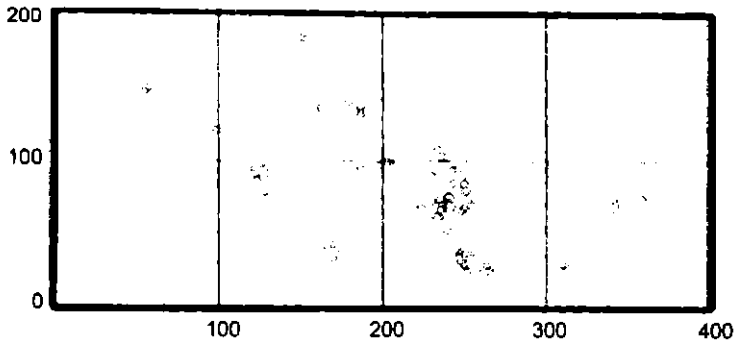


Рис. 5.1. Картосхема положения особей *Huperzia selago* в популяции, выполненная методом сплошного картирования по квадратам (расстояние – в сантиметрах) (по С.М. Панченко, 2011)

На рис. 5.1 приведена картосхема популяции *Huperzia selago*, выполненная методом сплошного картирования по квадратам.

Для маршрутных и полустационарных работ С.М. Панченко (2011) рекомендует использовать метод сплошного картирования от базиса. Используются разные варианты: либо линейный базис, либо одна базисная точка, либо две базисные точки. От линейного базиса с помощью рулетки определяют расстояние до каждой из особей и наносят на картосхему. При составлении картосхемы методом от базисных точек необходим угломерный инструмент, в качестве которого можно использовать угломер или компас. Точность результатов в этом случае зависит от точности измерения углов. Метод используется в основном для картирования положения отдельных особей. Границы популяции устанавливаются уже на картосхеме по положению периферийных особей.

С.М. Панченко (2011) предлагает выбирать нужный метод картирования в зависимости от решаемой задачи: установление местонахождения локальных популяций редкого вида, общего картирования популяционного поля отдельной локальной популяции с установлением его границ или картирования положения каждой особи в популяции (табл. 5.1).

При любом способе определения пространственного положения растений границы локальной популяции принято устанавливать по положению крайних особей. Следует учитывать, что это границы в год анализа популяции. В последующие годы их положение может

Таблица 5.1. Сравнительная характеристика разных методов картирования популяций (по С.М. Панченко, 2011)

Параметр	Картирование					
	точечное	сеточное	сплошное по квадратам	сплошное от базиса		
				линейный базис	одна базисная точка	две базисных точки
Точность	++	+++	++++	++	+	+
Размер территории	++++	+++	+	++	+	++
Возможность проведения сопутствующих исследований	+	++	+++	+	+	+
Затраты времени	++	+++	++++	+	+	+
Удобство использования в исследованиях:						
- маршрутных	++	+	+	+++	+++	+++
- попустационных	+++	++	++	+++	+++	+++
- стационарных	++	+++	+++	++	+	++

либо уменьшаться за счет отмирания некоторых периферийных растений, либо расширяться в результате появления новых растений за пределами установленного при картографировании популяционного поля. Таким образом, погодичная динамика положения границы популяционного поля является одним из параметров популяции, который должен регистрироваться при долговременном мониторинге популяций редких видов растений.

При анализе популяционных полей нельзя упускать из виду, что в пределах популяционного поля данной популяции размещаются не только особи этого вида растения, но и особи многих других видов. Поэтому на картосхемах популяционных полей в некоторых случаях необходимо отмечать и особи сопутствующих видов. Это существенно облегчает последующую биолого-экологическую интерпретацию особенностей популяционного поля и установление закономерностей формирования популяционных полей редких видов растений.

Методический блок**Установление местонахождения популяций редких растений, конфигурации популяционных полей и местонахождения особей**

Популяционное картографирование является частью общего картирования растительного покрова. Его принципы, формы и методы изложены в работе С.А. Грибовой и Т.И. Исаченко (1972).

Успешность популяционного картографирования требует определенной подготовительной работы. Она включает выбор картографической основы нужного масштаба и оборудования, применяемого при полевой работе. Из оборудования необходимы рулетка (удобнее две), шагомер, желательно GPS-прибор и угломер.

В настоящее время доступно несколько сотен моделей таких GPS-устройств. Для целей популяционного картирования наиболее пригодны так называемые туристические портативные GPS-навигаторы. Помимо основного предназначения – определения местоположения объектов и формирования оптимального маршрута – некоторые модели портативных GPS-навигаторов имеют встроенный высотомер, магнитный компас и т.д. Многие портативные GPS-навигаторы оснащены достаточно подробной картой Украины. Именно это помимо компактного размера, надежности и простоты эксплуатации делает портативные GPS-навигаторы столь незаменимыми для ботаников.

Из туристических навигаторов может быть рекомендован Garmin Dakota 20, который поставляется со встроенной базовой картой мира с затененными контурами рельефа и с лицензионной картой Украины. Удобен и Garmin GPS MAP 62. Он оснащен 2,6-дюймовым полноцветным дисплеем, имеет поддержку пользовательских карт, а также встроенную базовую карту с затененным рельефом и карту Украины.

Из угломеров могут быть рекомендованы модели маркшейдерских угломеров. Очень удобен электронный угломер S-Digit mini. Он имеет небольшие размеры, двойную градуировку шкалы (в градусах и в процентах) и функцию фиксации. Рабочий диапазон у этого угломера составляет 0–360° при точности  $\pm 0,1^\circ / 0,1\%$  в интервале 0–90° и точности  $\pm 0,2^\circ$  в других интервалах.

Имеется большой выбор и шагомеров разных моделей. Некоторые из них имеют автоматический перевод числа шагов в метры после предварительной оценки среднего размера шага пользователя.

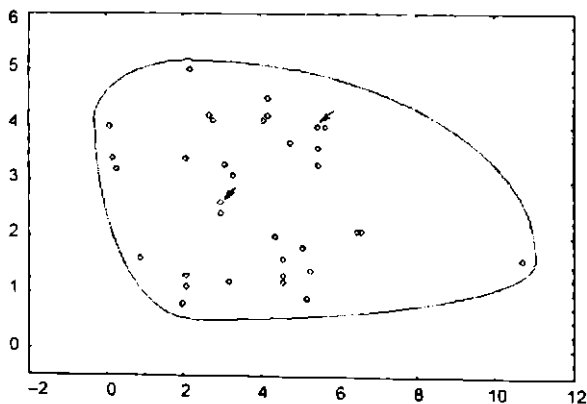
Нужный метод картографирования локалитетов популяций редких видов или положения особей в популяции подбирается в зависимости от целей исследования. Этому может помочь удобная таблица, разработанная С.М. Панченко (см. табл. 5.1). При некоторых видах картографических работ может быть полезной компьютерная программа MapInfo Professional 10.5.2 фирмы ESTIMap.

В начале работы по картированию положения особей в популяционном поле должен быть определен тип счетной единицы. В популяционной экологии, как правило, в качестве счетной единицы используется самостоятельный окоренный побег (Смирнова, 1976), но в зависимости от целей исследования генеты и раметы могут подсчитываться отдельно.

На рис. 5.2 приведены результаты картирования популяции *Pulsatilla patens* в фитоценозе *Querceto-Pinetum coryloso-luzulosum*, выполненного от линейного базиса. На основании результатов этого картографирования точно определены положения всех особей с подразделением на вегетативные и генеративные, установлены границы популяционного поля, вычислены общее число особей в популяции и популяционная плотность. Эти данные не только позволяют дать оценку статусу популяции, но и являются основой для дальнейшего мониторинга состояния данной популяции.

За три года исследований количество особей в данной популяции снизилось на 18,2%. Плотность популяции не превышала одной особи на метр квадратный. На основании наблюдений за маркированными особями установили, что в 2009 году в генеративном состоянии находилось только два растения, а в 2010 году почти все растения формировали цветки.

При любом способе картирования популяционного поля и установления положения особей на его территории работа должна быть организована так, чтобы не допустить вытаптывания растений и их повреждения.



**Рис. 5.2.** Картограмма локальной популяции *Pulsatilla patens* в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» (по вертикальной и горизонтальной осям – расстояние в метрах; генеративные особи отмечены стрелкой (по А.А. Клименко, 2012а)

В случаях, когда картографическая основа отсутствует, может проводиться самостоятельная геодезическая съемка с использованием теодолита. Ее результаты удобно оформлять, используя современные компьютерные программы типа ГИС «Геопроект-5» или «Digitals». При картировании локальных популяций редких видов растений можно пользоваться компьютерной программой ArcView GIS, к которой имеются специальные руководства (Braid, 2000; Лопандя, 2011).

## 5.2. Численность особей и популяционная плотность

Международными документами по охране биосферы рекомендован анализ численности особей в популяциях редких видов растений (IUCN, 2001), поскольку это один из важнейших популяционных параметров, от которого во многом зависит судьба конкретного локалитета.

*Численность особей в популяции* – это их общее количество в локальной популяции. *Популяционная плотность* определяется количеством особей редкого вида растения в популяции в расчете на единицу площади. Она вычисляется по формуле

$$D = N/P,$$

где  $D$  – популяционная плотность;

$N$  – число особей;

$P$  – площадь.

Если оба эти параметра определяются на основании картосхемы локальной популяции, то они имеют абсолютную достоверность. В больших популяциях численность особей определяют методом учетных пробных площадок. В таком случае говорят о средней численности особей и указывают ошибку среднего и уровень достоверности оценки. На основании сопоставления числа особей с размером популяционного поля находят среднюю популяционную плотность.

Помимо численности особей и популяционной плотности популяцию характеризует размер фитомассы. *Фитомасса популяции (ее мощность)* – это суммарный вес всех особей, которые входят в данную популяцию. Она может вычисляться как произведение числа особей на среднюю фитомассу одной особи.

Определение фитомассы популяции представляет интерес в первую очередь при изучении сельскохозяйственных растений, особенно выращиваемых для получения зеленой массы, для дикорастущих сырьевых (главным образом лекарственных) – с целью оценки их запаса,



а также для деревьев в лесах. Для популяций малочисленных охраняемых видов растений этот показатель определяют редко, хотя, безусловно, с ним определенным образом связана устойчивость популяции.

Численность особей в отдельной локальной популяции варьирует в очень широких пределах – от нескольких десятков особей (микрораспространения) до миллионов (мегапопуляции). У многих видов растений имеют место изменения численности особей в популяции на протяжении одного вегетационного периода. Это зависит от того, что у некоторых видов всходы появляются только весной, у других в основном во вторую половину вегетационного сезона, а есть виды, у которых появление всходов растянуто на весь вегетационный период. Имеет свои специфические закономерности и процесс отмирания особей.

Как и численность, популяционная плотность у разных видов редких растений варьирует в широких пределах. К.А. Малиновский и др. (1998) в Украинских Карпатах установили, что у большой группы редких видов растений популяционная плотность колеблется в амплитуде от 0,2 шт./м<sup>2</sup> (*Adenosydes alliaria*) до 3000 шт./м<sup>2</sup> (*Primula minima*). В целом, популяционная плотность зависит от вида растения, местонахождения популяции и определяется совокупным действием локальных биотических и абиотических факторов.

В популяционной генетике используется еще одно дополнительное понятие – эффективная численность. *Эффективной численностью* популяции называют численность особей в идеальной популяции, в которой имеет место такой же уровень дрейфа генов (оцениваемый по выборочной дисперсии частот аллелей на поколение или по скорости уменьшения селективно нейтральной гетерозиготности), что и в реальной популяции.

За счет размножения численность особей в любой популяции, как правило, имеет тенденцию к непрерывному возрастанию. Это «стремление ко всеобщности», по образному выражению В.И. Вернадского, реально ограничивается двумя механизмами:

- а) количеством доступных ресурсов;
- б) уровнем конкуренции с сопутствующими видами.

В связи с динамичностью численности особей наиболее целесообразным является анализ численности особей изучаемых редких видов растений на протяжении ряда лет.

Для популяционной плотности существуют механизмы ее саморегуляции. Их два. Один механизм – это отмирание части растений в популяциях сверхвысокой плотности. Его называют зависимым от

смертности. Другой – это измельчание, миниатюризация особей с гибелью наименее жизнеспособных из них. При работе этих механизмов отмирание особей (как и миниатюризация) не случайно. В первую очередь этим процессам подвержены ослабленные растения низкого виталитета, всходы и проростки, на долю которых приходится, пожалуй, наибольшее количество смертей в мире растений, а также старые генеративные и субсенильные особи.

Между плотностью популяции и численностью особей в ней имеется определенное соотношение. При повышении численности особей популяционная плотность будет возрастать. Она останется прежней только в случае, когда новые особи поселяются за пределами границ данной популяции, и популяционное поле расширяется.

В.М. Остапко (2005) предложил оценивать популяции растений на основе соотношения размера популяционного поля и численности особей. Используя такой подход, он выделил три категории популяций:

- 1) плохое состояние популяции – популяционное поле меньше 1 га, а численность особей – менее  $10^3$  шт.;
- 2) удовлетворительное состояние – популяционное поле от 1 до 10 га, а численность особей  $10^3$ – $10^5$  шт.;
- 3) хорошее состояние популяции – популяционное поле более 3 га, а число особей – не менее  $5 \cdot 10^4$  шт.

Для редких видов растений такие критерии пока не разработаны. По мнению В.Г. Кияк (2011), критерием маленькой популяции является численность взрослых особей меньше 1000 шт. и площадь популяции меньше 1000 м<sup>2</sup>.

Для редких видов растений особенно важен мониторинг численности особей в локальных популяциях на протяжении достаточно длительного времени, чтобы установить, являются ли погодичные изменения флюктуациями вокруг некоторого среднего количества особей или имеют определенный (позитивный или негативный) тренд.

### Методический блок

#### **Определение численности особей в популяции и популяционной плотности**

Как и при работе по картированию популяций, до начала подсчета числа особей в популяции следует установить характер счетной единицы. Кроме того, для экономии времени и получения большего объема информации в ходе пересчета особей в некоторых случаях регистрируют отдельные

признаки растений: онтогенетическое состояние, фенофаза и т.п. В таких случаях для каждой группы качественно отличающихся особей подсчет должен производиться отдельно.

Могут быть использованы два способа подсчета численности особей в популяции редкого вида растения.

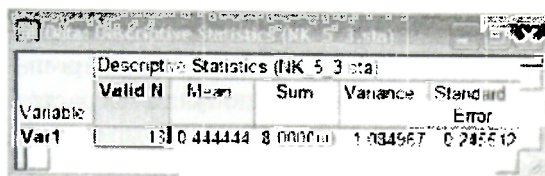
При первом способе на предварительно составленной картосхеме просто подсчитывается число особей и определяется площадь популяционного поля. Так, в приведенном в предыдущем методическом блоке численность особей *Pulsatilla patens* в популяции составила 34 штуки (32 вегетативных и 2 генеративных). Площадь популяционного поля была равна 29 м<sup>2</sup>, и, следовательно, популяционная плотность составила 1,2 шт./м<sup>2</sup>.

Второй способ применяется в случае отсутствия картосхемы популяционного поля и в более крупных популяциях, когда прямой пересчет особей занял бы слишком много времени. В этом случае используются учетные площадки размером от 25 x 25 см до 1 x 1 м в зависимости от размера особей данного вида редкого растения и их количества.

Этот способ был применен для подсчета числа особей и популяционной плотности в популяции *Pulsatilla patens* из фитоценоза *Pinetum callunoso-hylocomiosum*. Всего было заложено 18 учетных площадок размером 1 x 1 м. Их размещение по популяционному полю было случайным. Подсчет числа особей на них дал результат, приведенный на рис. 5.3. Результаты математико-статистической обработки этих данных представлены на рис. 5.4.

	1 Var1	2 Var2
1	0	
2	0	
3	0	
4	3	
5	0	
6	0	
7	0	
8	0	
9	0	
10	0	
11	0	
12	3	
13	2	
14	0	
15	0	
16	0	
17	0	
18	0	

Рис. 5.3. Число особей *Pulsatilla patens* на учетных пробных площадках



Descriptive Statistics (N=13 total)					
Variable	Valid N	Mean	Sum	Variance	Standard Error
Var1	13	0,444444	8,000000	1,034967	0,235510

Рис. 5.4. Основные параметры статистического ряда, приведенного на рис. 5.3: число растений, сумма, среднее арифметическое, дисперсия и ошибка среднего арифметического

Видно, что число особей на отдельной учетной площадке варьировало от 0 до 3 шт. Среднее количество особей на площадке в 1 кв. метр составило  $0,44 \pm 0,25$  шт. На 95% доверительном уровне популяционная плотность колебалась в амплитуде от 0,19 до 0,69 шт./м<sup>2</sup>. После определения внешней границы изучаемого популяционного поля его площадь была оценена в 231,26 м<sup>2</sup>. Средняя численность особей *Pulsatilla patens* в этой популяции была оценена по популяционной плотности и составляла 101,7 шт.

### 5.3. Характер размещения особей

Важной характеристикой популяции является ее *пространственная структура*, под которой понимается расположение на территории популяционного поля особей растений – генетов или раметов. Особи, составляющие популяцию, имеют различные типы пространственного размещения. Различают три основных типа размещения особей внутри популяции: равномерное, случайное и контактное (групповое). Ю. Одум (1986) подразделил последний тип на три подтипа: случайное групповое, равномерное групповое и групповое с образованием скоплений из групп.

В зависимости от факторов, воздействующих на формирование популяционного поля, К. Кершо (Kershaw, 1964) выделил три типа «узоров», возникающих при размещении особей:

- 1) морфологический узор – создается за счет биологических особенностей растений;
- 2) средовой узор – связан с мозаичностью среды обитания;
- 3) фитоценотический узор – зависит от наличия конкурирующих видов или видов растений, благоприятствующих развитию других растений.

Наибольшее количество работ по изучению размещения особей в пространстве было выполнено в середине и второй половине прошлого столетия. Было установлено, что чаще всего в популяциях растений встречается контагиозное размещение. Этому способствует дисперсия семян и плодов на небольшие расстояния от материнского растения, а у видов с вегетативным размножением – формирование раметов вблизи материнских особей (Грейг-Смит, 1967). Контагиозный характер размещения особей установлен и для ряда редких видов растений (Фардеева, 2007). Случайное и равномерное размещение особей чаще наблюдается у ценозообразователей – доминантов и эдификаторов сообществ (Ибатулина, 2007).

Для оценки характера размещения особей в популяции используются различные индексы (Крамаренко, 2010). Наиболее простой и достаточно точный был разработан Ю. Одумом (1986). Он основан на использовании распределения Пуассона, в котором среднее арифметическое ( $\bar{x}$ ) равно дисперсии ( $y^2$ ). Индекс Одума записывается как

$$I_{Od} = \frac{\sigma^2}{\bar{x}},$$

где  $\sigma^2$  – дисперсия;  
 $\bar{x}$  – среднее арифметическое.

Этот индекс в литературе иногда называют также коэффициентом агрегации, или коэффициентом дисперсии.

При  $I_{Od} < 1$  особи распределены в популяции равномерно; если  $I_{Od} > 1$  – контагиозно, при  $I_{Od} = 1$  особи распределены случайным образом.

Уровень значимости индекса Одума можно оценить, сравнивая рассчитанное значение  $I_{Od}$  с табличным значением  $F$ -критерия Фишера – Снедекора при числе степеней свободы  $df_1 = df_2 = n - 1$ . Таблица Фишера – Снедекора приведена в приложении 5. Если расчетное значение индекса превышает табличное, то оно статистически достоверно на уровне 95%.

В тех случаях, если  $\bar{x} > y^2$ , рассчитывается обратная величина  $\bar{x}/y^2$ , которая затем сравнивается с табличным значением  $F$ -критерия Фишера – Снедекора с числом степеней свободы  $df_1 = df_2 = n - 1$ . Если рассчитанное значение превышает табличное, то распределение носит равномерный характер.

При контагиозном размещении особей фактический узор пространственного положения растений может быть очень сложным. Характерные для контагиозного размещения скопления особей могут отличать-

ся площадью таких скоплений, количеством особей в них, спецификой размещения по популяционному полю. А.А. Уранов и др. (1974) в этой связи различают скопления моноцентрические, в которых имеется один центр максимальной сближенности особей, и полицентрические – с несколькими такими центрами. У разных видов растений популяционные поля по этим признакам могут существенно отличаться.

Сложность конфигураций узора пространственного размещения особей на примере трех редких видов растений видна из рис. 5.5. В этом примере популяционное поле сформировано особями со случайным пространственным размещением, но в пределах популяционного поля имеются зоны скоплений генеративных растений с контактным размещением и участки, где преимущественно происходит возобновительный процесс.

Е.М. Олейникова и О.В. Ильичева (2009) у *Chondrilla juncea* различают три уровня агрегированности особей в популяции в зависимости от числа особей в скоплении и количества скоплений на единицу территории. Подобную иерархию скоплений при контактно-агрегатном типе размещения парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* выявляли Я.Л. Пааль и др. (1989). В.Е. Гончаров (2003) в популяциях *Origanum vulgare* обнаружил два типа скоплений особей – крупные пятна и «микрoгруппы». Характер размещения особей в разных популяциях одного вида может быть различным. Например, *Fritillaria ruthenica* – весенний луковичный геоэфемероид в районе южных отрогов Приднeпровской возвышенности на облесенных участках имеет контактно-агрегатное размещение особей, которые растут скоплениями до 2 м в диаметре, а

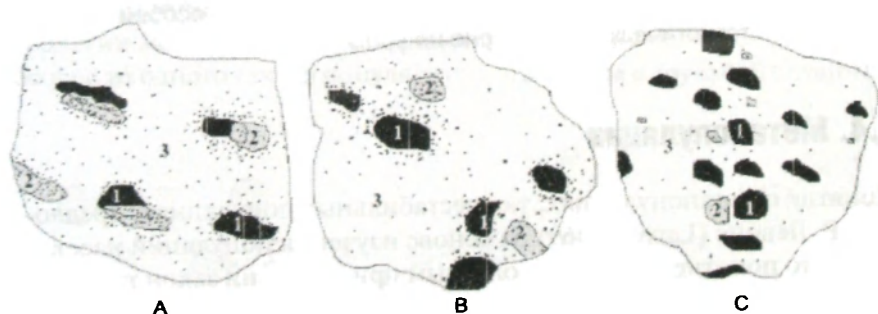


Рис. 5.5. Пространственное размещение особей в популяциях трех редких арктоальпийских видов:

А – *Bartsia alpina*, В – *Saussurea alpina*, С – *Cerastium lanatum*; 1 – популяционные ядра (особи  $g_1$ – $g_3$ ) с высокой плотностью; 2 – динамические локусы заселения территории (особи  $p \rightarrow v, g$ ); 3 – популяционное поле (по Р.М. Черепанину, 2012)

на открытых местах и в зарослях кустарников они респределены одиначно при случайном размещении (Щербаква, 2012а).

Малоизученной остается проблема воздействия эдификаторов сообщества (в лесных ценозах – деревьев) на характер размещения особей редких видов растений по популяционным полям. Может играть роль мозаика фитогенных полей и чисто экологическая пестротность территории фитоценоза (Ибагулина, 2007). Для редких видов растений эти факторы могут иметь очень важное значение.

### Методический блок

#### **Установление характера размещения особей в популяции**

Рассмотрим методику установления характера размещения особей в популяции *Pulsatilla patens* по данным, приведенным на рис. 5.4. В этом случае индекс Одумы будет равным

$$I_{Od} = \frac{1,084}{0,444} = 2,44.$$

Поскольку это значение больше 1, то тип распределения особей *Pulsatilla patens* в популяции является контагиозным.

Проверка уровня статистической значимости этой оценки выполняется с помощью таблицы *F*-критерия Фишера – Снедекора (табл. 5 приложения). Число степеней свободы для рассматриваемого случая равно:

$$df = N - 1 = 18 - 1 = 17.$$

В таблице этой величине *df* соответствует значение 2,27, которое меньше, чем 2,44. Таким образом, оценка типа распределения особей как контагиозного статистически достоверна на уровне 95%.

## **5.4. Метопопуляции**

Понятие о метопопуляциях, т.е. нестабильных популяциях, предложил Р. Левинс (Levins, 1969) на основе изучения популяций насекомых. Это понятие оказалось полезным при изучении закономерностей популяционной жизни растений, так как у них формированию подобных популяционных структур содействуют неподвижность особей, ограниченность реальных дистанций разнеса диаспор и лимитированность адаптационных возможностей (Husband, 1996; Velverde, 1997; Menges, 2000 и др.).

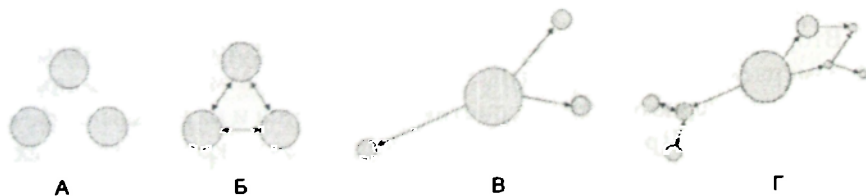
Если популяции редкого вида растения размещены в разных типах фитоценозов (ассоциациях, союзах и т.д.), то их рассматривают как самостоятельные ценопопуляции. Иногда имеет место другая ситуация, когда локальные популяции одного и того же вида растения находятся в пределах одного синтаксона, но размещены изолированно друг от друга. В этом случае возможны два варианта генезиса таких популяций:

- 1) они формируются самостоятельно из независимого центра и тогда логично рассматривать их как разные локальные популяции и пытаться установить фенотипическую и генетическую самобытность;
- 2) существующие в одном фитоценозе несмыкающиеся локальные популяции одного и того же вида растения представляют собой результат распада когда-то единой популяции на отдельные фрагменты, которые могут достаточно длительное время существовать самостоятельно или сливаться, а потом вновь разделяться. По отношению к ним, как отмечалось в гл. 1, используется понятие «метапопуляция».

Формирование метапопуляций является результатом процесса инсуляризации и свидетельствует о наличии неблагоприятных условий для существования популяций данного вида редкого растения (Данилик, 2009).

На рис. 5.6 представлены основные категории метапопуляций в их генезисе и взаимоотношениях.

Выявление метапопуляций у редких видов растений – один из малоразработанных разделов популяционной экологии растений. В зоологии метапопуляции опознают по признаку наличия миграции особей из одного такого популяционного локуса в другой. В ботанике



**Рис. 5.6.** Различные категории метапопуляций: А – три независимые популяции; Б – простая метапопуляция из трех взаимодействующих популяций; В – метапопуляция с большой ядерной и тремя спутниковыми популяциями; Г – метапопуляция со сложными взаимоотношениями (по Р.Б. Примаку, 2002)



используется другой подход: установление уровня фенотипического различия между особями таких популяционных докусов.

В этом случае базовым является понятие о фенотипе. *Фенотип* рассматривается как «совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма, которая может быть описана и изучена морфологическими, анатомическими и физиологическими методами» (Ригер, 1967 : 435). Если фенотипические различия существенны и фенотипические дистанции значительны, то исследователь рассматривает сопоставляемые популяции как самостоятельные и присваивает им ранг ценопопуляций, а в противном случае, когда фенотипические различия особей незначительны, – как метапопуляцию, т.е. некогда единую, а теперь фрагментированную популяцию.

Установление факта формирования метапопуляций у редких видов растений требует разработки особых специфических мероприятий по их охране (Шевкунова, 2006).

Анализ фенотипических различий между локально изолированными популяциями одного фитоценоза можно проводить на основе двух разных подходов.

Первый базируется на изучении *фенов* – качественных, дискретных и неделимых признаков растений, или, по-другому, устойчивых альтернативных состояний неметрических признаков (Яблоков, 1985; Яблоков, 1987; Васильев, 2007). Изучением фенов занимается особая наука – *фенетика*, ориентированная на анализ соотношения частот встречаемости фенов, т.е. неметрических признаков особей растений. В данной работе это направление рассматриваться не будет. Следует отметить, что в систематике нумерической (числовой) фенетикой иногда называют направление, основанное на придании равного значения любым признакам, используемым при классификации растений и животных количественными методами. Это в очередной раз иллюстрирует наличие определенного терминологического хаоса в биологии и экологии.

Второй подход опирается на анализ количественных признаков, т.е. измеряемых числом (счетные признаки) или размером. Эти признаки также являются характеристикам фенотипа и их называют *фенотипическими*. При сопоставлении наборов таких количественных признаков, свойственных особям двух или нескольких локально изолированных популяций одного вида растения и находящимся в одном или разных типах фитоценозов, оказывается возможным установить степень их самобытности и вычислить межпопуляционные дистанции, используя методы многомерной статистики. Обычно для этого

применяют дискриминантный анализ (в модификации – канонический дискриминантный анализ) как наиболее адекватный поставленной задаче метод многомерной статистики. Этому методу посвящено много общих работ (Ким, 1989; StatSoft, 2001; Давнис, 2005). Имеются публикации с результативным использованием дискриминантного анализа как для задач общей классификации, так и проблем популяционной экологии (Гашева, 2006; Смирнов, 2006; Овчинников, 2009; Бендарська, 2011).

Дискриминантный анализ разработан для целей классификации объектов, в качестве которых могут выступать отдельные растения, популяции или фитоценозы. Признаки объектов могут быть как количественными, так и качественными. Они заносятся в столбцы таблицы (*Variables*), а объекты – в строки с присвоением объекту очередного номера. Метод обеспечивает выявление максимальной однородности внутри выделяемых групп и минимальной – между группами, особенно полезен при классификации диффузных биосистем, различия между которыми носят плавный, размытый характер. В современных модификациях дискриминантного анализа его процедура позволяет осуществлять пошаговый алгоритм, когда сначала устанавливается наиболее важная переменная (признак) для начальной дивергенции объектов, а потом к ней присоединяются поочередно (по шагам) остальные. Возможна и обратная процедура, основанная на поочередном исключении малосущественных переменных из общего их комплекса.

Установление различий между сравниваемыми объектами достигается путем вычисления так называемых дискриминантных функций. Дискриминантная функция – это обычная линейная функция для всего комплекса признаков, которые могут быть как скоррелированы между собой, так и не скоррелированы. Дискриминантный анализ позволяет оценить евклидову дистанцию или расстояние Махаланобиса между объектами. Именно это расстояние часто интерпретируют как фенотипическую дистанцию между объектами. В отличие от евклидовой метрики расстояние Махаланобиса через матрицу дисперсий-ковариаций связано с корреляциями переменных и учитывает их. Когда корреляция между переменными равна нулю, *расстояние Махаланобиса* эквивалентно квадратичному евклидову расстоянию. Проверка «ошибок классификации» проводится с помощью критерия  $\lambda$  Уилкса. Этот показатель изменяется от нуля до единицы, причем 0 – абсолютно точная классификация, 1 – абсолютно ошибочная.

Для сопоставления уровня фенотипического сходства между объектами разных популяций далеко не все признаки одинаково полезны.

Например, подсчет количества тычинок в цветках растений в рассматриваемом ниже примере не дает никакой полезной информации, а только создает «информационный шум». Такие признаки не следует использовать, а, если они попали в массив данных, их нужно удалять. Для этого в дискриминантном анализе есть несколько критериев:

1. *Оценка так называемой толерантности*, которая отражает степень нескоррелированности признака с другими признаками. Толерантность (*Tolerance*) – находится по формуле  $1 - R^2$ , где  $R^2$  – коэффициент множественной корреляции данной переменной со всеми остальными переменными. Она является мерой избыточности данной переменной, так что толерантность, равная 0,1 означает, что данная переменная на 90% избыточна в отношении других переменных. Переменные с очень низкой толерантностью, включенные в модель, могут вызывать вычислительные трудности и сообщение об ошибке в расчете. Их лучше исключить из рассмотрения. Переменные с меньшим значением толерантности, чем указано в окне настройки, не включаются в расчеты. Это позволяет в ряде случаев избежать вычислительных трудностей. Толерантность должна лежать в диапазоне от  $1,0^{-10}$  до 0,6.
2. *Вычисление критерия  $\lambda$  Уилкса. Лямбда Уилкса (*Wilks lambda*)* характеризует общее качество дискриминации, ее амплитуда – от 0 до 1. Чем она меньше, тем выше качество дискриминации и надежнее выделенные группы. Лямбда Уилкса оценивается по критерию Фишера (арргох. *F*) с уровнем значимости *p*, которое в биологических исследованиях должно быть меньше 0,05.
3. *Определение вероятности нуль-гипотезы*, предполагающей, что при удалении признака точность классификации не изменится.
4. *Анализ канонических корней*. Канонические корни – скрытые параметры, лежащие в основе модели. Они позволяют графически представлять результаты дискриминации и визуально оценить качество получаемого решения.

С формально-математической точки зрения дискриминантный анализ требует, чтобы все статистические ряды признаков соответствовали нормальному распределению, а в случае корреляции связь между ними должна быть линейной. Но в практическом применении это требование не столь жесткое (McLachlan, 2005).

Как метод многомерной статистики дискриминантный анализ не дает простых однозначных решений, зато он позволяет всесторонне исследовать проблему, проверяя различные гипотезы. Особое преимуще-

щество этого метода состоит в том, что пользователь создает постоянно действующий компьютерный классификатор, в который можно вносить новые объекты и определять, к какой из первоначально выделенных групп они относятся.

### Методический блок

#### **Оценка фенотипического сходства/несходства особей в локальных популяциях**

В качестве примера, иллюстрирующего применение дискриминантного анализа для установления уровня сходства изолированных популяций, рассмотрим три популяции *Circaea alpina* из Национального природного парка «Деснянско-Старогутский», анализ которых выполнен А.А. Клименко: 1 – из фитоценоза *Pinetum coryloso-hylocomiosum* Старогутского лесного массива, 2 – из фитоценоза *Quercetum coryloso-dryopteriosum* в урочище Очкинская дача и 3 – из фитоценоза *Pinetum coryloso-caricoso-hylocomiosum* в Старогутском лесном массиве. Две популяции *Circaea alpina* (№ 1 и № 3) находятся в очень близких по характеру эколого-фитоценологических условиях и даже территориально недалеко друг от друга (расстояние между ними порядка 20–30 м).

Сопоставляемые популяции резко отличались по числу особей в них. В популяции № 1 число особей составляло 1571 шт., № 2 – 820 шт., № 3 – всего 26 шт.

Для установления уровня фенотипического сходства этих трех популяций у особей, находящихся в генеративном состоянии, были учтены следующие 11 морфометрических параметров:  $h$  – высота растения, см;  $Ll$  – длина листа, см;  $Ls$  – ширина листа, см;  $LLs$  – отношение длины листа к ширине;  $NL$  – количество листьев, шт.;  $Nm$  – количество мутовок, шт.;  $Lin$  – длина соцветия, см;  $Nfl$  – количество цветков в соцветии, шт.;  $Lch$  – длина черешка листа, см;  $Nbp$  – количество боковых генеративных побегов, шт.;  $A$  – общая площадь листовой поверхности особи, см<sup>2</sup>. Всего в трех популяциях были промерены 110 особей.

Иногда для выявления фенотипических особенностей сопоставляемых популяций используют только признаки вегетативных органов растений как наиболее пластичные, но в ряде последних работ (например, Vogel et al., 1999) показано, что выраженную пластичность в ответ на изменения среды обитания проявляют и репродуктивные структуры, поэтому их тоже следует учитывать. В нашем исследовании были учтены признаки как вегетативных, так и генеративных структур.

Описание процедур дискриминантного анализа приведено во многих пособиях. Рассмотрим основные этапы выполнения дискриминантного анализа для трех популяций *Circaea alpina* при использовании компьютерного пакета STATISTICA.

	1	2	3	4	5	6	7	8
	Popul	h	Hl	Lch	Ll	Ls	Lin	H
1	p1	1.1	10	0.7	2.2	2.6	4.8	19
2	p1	1.3	8	0.7	2.2	1.8	0.6	5
3	p1	3.4	9	0.9	2.2	2.3	0.6	6
4	p1	5.1	10	1.1	2.4	2.5	2.4	10
5	p1	4.6	8	0.4	1.9	1.6	3.4	7
6	p1	4.2	10	1.3	2	2.2	0.2	1
7	p1	3.7	6	0.8	2.2	2.1	0.7	6
8	p1	5.6	10	1.3	2.4	2.3	2.6	11
9	p1	4.3	6	0.7	2	1.6	0.5	6
10	p1	3.9	10	0.7	2.1	1.9	0.6	6
11	p1	3.7	8	0.9	1.6	1.5	0.5	6
12	p1	5	10	0.7	2.1	1.7	1.3	8
13	p1	3.6	10	1.5	1.9	1.8	0.8	6
14	p1	9.8	12	1.7	3.1	3.2	5.2	14
15	p1	9.1	19	0.7	2.6	2.3	4.6	11
16	p1	9.5	12	1.5	2.5	2.6	3.7	14
17	p1	7.4	10	0.6	2.5	2.3	4	14
18	p1	4.5	10	1.3	2	1.9	1.4	7

Рис. 5.7. Фрагмент электронной таблицы для морфометрических признаков особей *Circaea alpina*. p1–p3 – номера популяций, наименования признаков приведены в тексте (по материалам А.А. Клименко)

**Первый этап.** Создание электронной таблицы со значениями признаков. Небольшой фрагмент базы данных (электронной таблицы) этих параметров приведен на рис. 5.7.

**Второй этап** – собственно выполнение дискриминантного анализа.

**Третий этап** – биолого-экологическая интерпретация результатов.

Работа начинается с загрузки модуля дискриминантного анализа. Стартовая панель этого модуля приведена на рис. 5.8. При использовании клавиши *Variables* в качестве группирующей переменной выбирается номер популяции, независимых переменных – метрические признаки с их кодами (имена переменных). Группирующая переменная не должна входить в список независимых переменных.

На рис. 5.9 показаны настройки модуля «дискриминантный анализ». Опция «толерантность» по умолчанию имеет значение 0,010. Это значит, что переменные с толерантностью меньше этого значения в модель не включаются. При возникновении вычислительных трудностей толерантность может быть уменьшена до 0,001. В окне «Method» удобнее устанавливать пошаговое включение – «Forward stepwise».

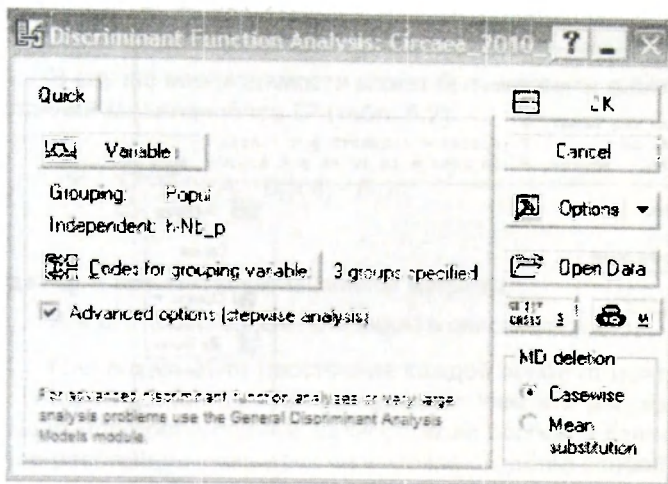


Рис. 5.8. Стартовая панель модуля «Дискриминантный анализ»

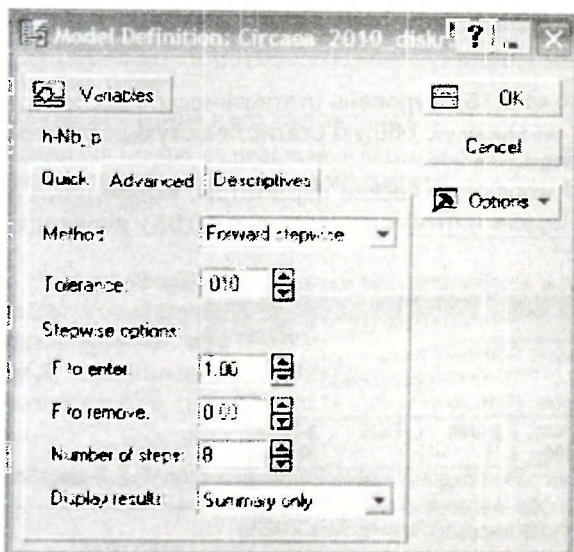


Рис. 5.9. Панель настроек опции Advanced

На рис. 5.10 выведены основные результаты для анализируемого примера. Видно, что из общего числа признаков в модель включены только восемь наиболее информативных. Здесь же показаны значения  $\lambda$  Уилкса и уровень достоверности модели, оцениваемый методом Фишера. Низ-

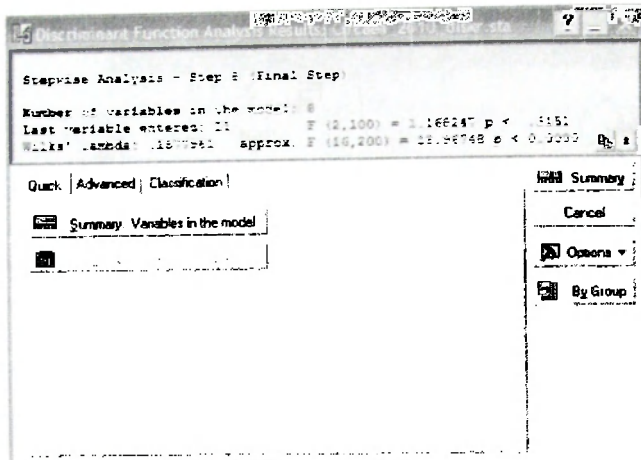


Рис. 5.10. Основные результаты дискриминации

кое значение  $\lambda$  Уилкса (только 0,15) и уровень статистической достоверности  $p < 0,000$  указывают на высокую общую статистическую достоверность полученных результатов.

На рис. 5.11 выведены морфологические параметры, включенные в модель. Их восемь. Из них первые пять имеют уровень  $p < 0,05$  и являются,

	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (2,100)	p-level	Toler	1-Toler (R-Sqr)
N=110						
h	0.20600	0.758825	15.90673	0.000001	0.214284	0.705716
Ls	0.220832	0.714392	19.98962	0.000000	0.241847	0.758153
Lch	0.177213	0.898431	6.15253	0.03020	0.463671	0.536329
Lf	0.170937	0.923129	4.16386	0.018321	0.283496	0.706504
Nb_p	0.176197	0.894812	6.12675	0.033697	0.190649	0.803441
NI	0.165515	0.953364	2.44588	0.091819	0.697532	0.402418
NI1	0.166920	0.945340	2.89105	0.060171	0.140036	0.859964
LI	0.161483	0.977169	1.16825	0.315119	0.261892	0.738108

Рис. 5.11. Панель результатов анализа морфометрических параметров, включенных и не включенных в модель

таким образом, основными для различия особей сопоставляемых популяций.

В случае необходимости может быть открыта таблица квадратов расстояний Махаланобиса  $D^2$  (табл. 5.2):

$$D^2 = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \xi_{ij} (A_i - B_i)(A_j - B_j),$$

где  $\xi_{ij}$  – элемент ковариационной матрицы;

$A_i$  и  $B_i$  – представленность вида  $i$  в описаниях  $A$  и  $B$ .

Они показывают расстояние каждой особи от центра той популяции, к которой данная особь принадлежит. Чем эти расстояния больше, тем выше морфоструктурное разнообразие особей в данной популяции. Малое расстояние указывает на высокое сходство особей в популяции между собой, на их морфологическую однородность.

**Таблица 5.2.** Результаты дискриминантного анализа для трех популяций *Circaea alpina*

Параметры	Значения
Лямбда Уилкса	0,16
Критерий Фишера и его достоверность	18,97 / $p < 0,00$
Значения квадратов расстояний Махаланобиса между популяциями и их статистическая достоверность	$P1 - P2 = 12,26 / p < 0,00$
	$P1 - P3 = 8,97 / p < 0,00$
	$P2 - P3 = 9,50 / p < 0,00$

На основании расстояний Махаланобиса можно оценить компактность выделенных групп, т.е. изучаемых популяций (табл. 5.3). В данном случае максимальное морфоструктурное разнообразие имеют особи популяции № 2, а минимальное – популяции № 1 (хотя именно в этой популяции число особей самое большое).

**Таблица 5.3.** Морфоструктурное разнообразие особей в популяциях *Circaea alpina*

Популяции	Средние расстояния особей от центра популяции – квадраты расстояний Махаланобиса, $\bar{x} \pm s_x$
Популяция 1	$5,13 \pm 0,455$
Популяция 2	$13,23 \pm 1,589$
Популяция 3	$7,68 \pm 1,423$

Визуализация дискриминантной модели представлена на рис. 5.12, где особи трех изучаемых популяций *Circaea alpina* представлены



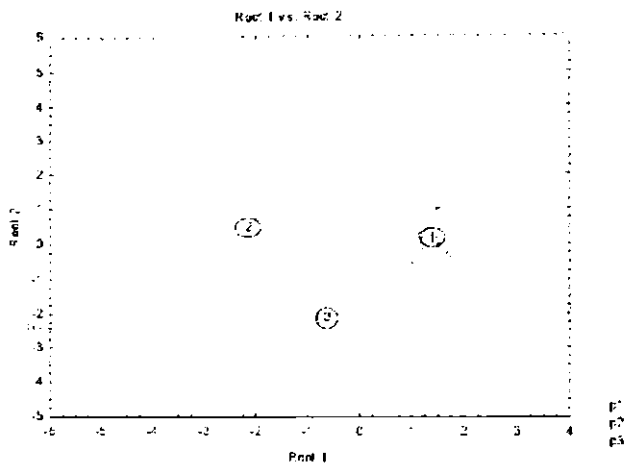


Рис. 5.12. Визуализация результатов дискриминантного анализа популяций *Circaea alpina* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней (1–3 – номера популяций; кружками отмечены центры центроидов популяций)

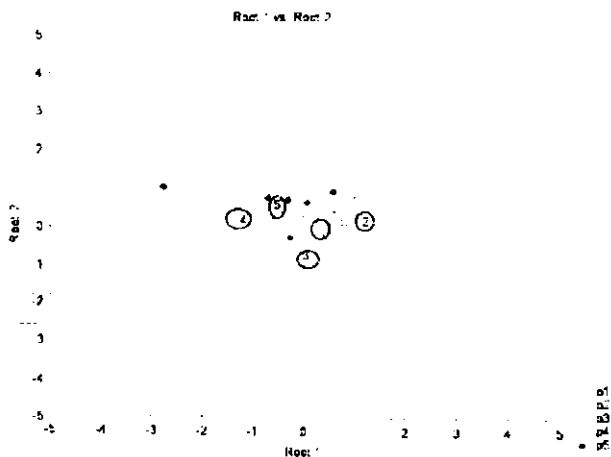


Рис. 5.13. Визуализация результатов дискриминантного анализа популяций *Pulsatilla patens* по совокупности морфометрических признаков особей в пространстве первого и второго канонических корней (кружками отмечены центры центроидов популяций, p1–p5 – номера популяций)

в пространстве первого и второго канонических корней. Видно, что по морфоструктуре особей популяции занимают каждая свою территорию в каноническом пространстве и перекрытие между ними незначительное.

В целом, на основе техники дискриминантного анализа, выполненного на базе пяти морфоструктурных признаков (высота растений, длина черешка, ширина листа, длина соцветия и количество боковых генеративных побегов), установлено, что три изучаемые популяции *Circaea alpina* достоверно отличаются между собой при  $\lambda$  Уилкса 0,26 и  $p = 0,000$ . Особи рассмотренных популяций отличались между собой как по структуре вегетативных (высота растений, размерные параметры листьев), так и генеративных органов (число боковых генеративных побегов).

Дискриминантный анализ позволяет выявлять и случаи практически полного фенотипического перекрытия особей локально разных популяций. Такой вариант представлен на рис. 5.13 для пяти популяций *Pulsatilla patens*. Видно, что особи растений во всех пяти популяциях морфоструктурно однотипны. Это позволяет сформулировать гипотезу о возможной фрагментации когда-то единой популяции *Pulsatilla patens* на изолированные покусы, которые следует рассматривать как метапопуляцию.

## 5.5. Клоны

В популяционной экологии у растений с вегетативным размножением в качестве счетных единиц растений используют **раметы** – самостоятельные укоренившиеся побеги. Такие побеги чаще всего формируются вблизи исходного растения – **генета**. Более или менее компактная совокупность из генета и развившихся на его основе раметов, которая занимает определенную территорию в фитоценозе, образует так называемый **клон**. Видов растений, образующих клоны, довольно много. В центральной Европе их 66,5% общего числа сосудистых растений (Klimeš, 1997).

Следует иметь в виду, что этот термин используется также в генетике и в селекции растений, но в другом смысле – как генетически идентичное потомство одного растения или даже одной клетки.

Теоретически клон может содержать один генет и совокупность раметов, которые формируются при вегетативном размножении. Но при реальном обследовании природных популяций это большая редкость. В пределах конкретного клона могут находиться дополнительные генеты, являющиеся результатом генеративного размножения особей данного клона или особей других, соседних клонов. Такая ситуация была, например, описана у *Circaea lutetiana* (Verburg, 2000).

Высказывалось мнение, что для устойчивости популяций клонообразующих растений в каждом клоне должно быть не менее 20–25 генет, что поддерживает необходимый полиморфизм в популяции (Damm, 1998).

Отличить генет от раметов в клонах в полевых условиях чаще всего невозможно (особенно при работе с редкими растениями, когда раскопка подземных частей недопустима), поэтому они все признаются равноценными структурообразователям клонов. У кустарников и кустарничков такие растения называют парциальными кустами. Используют этот термин и в отношении растений других жизненных форм, например, злаков.

При наличии у растения способности формировать клоны реальное популяционное поле формируется двумя типами биологических структур: отдельными изолированно расположенными особями (генеты, раметы) и клонами, в которых парциальные образования более или менее сгруппированы. Это существенно усложняет структуру популяционного поля у таких видов растений. Приходится также учитывать неравноценность раметов, которые различаются по своим свойствам. Так, О. Эрикссон (1988) на примере *Potentilla anserina* показал, что у этого клонообразующего растения раметы бывают:

- 1) неактивные, только вегетирующие;
- 2) только цветущие;
- 3) только образующие новые столоны;
- 4) формирующие и цветки, и новые столоны.

Размеры клонов, естественно, зависят от их возраста. Чем старше клон, тем большую территорию он занимает. Широко варьирует в клонах и плотность размещения генетов и раметов. Поскольку между долговечностью и длиной подземных структур, первоначально связывающих раметы с генетом или раметы друг с другом, существует отрицательная корреляция, то у клоновых растений проявляется две контрастные стратегии жизни: расширение и быстрая фрагментация или нарастающая компактность размещения раметов (Van Groenendael, 1996). Соответственно растения с этими стратегиями называют сплиттерами и интеграторами. Первая стратегия обеспечивает быстрое освоение территории, вторая – устойчивость клона. На схеме (рис. 5.14) показано различие этих двух типов клонов.

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

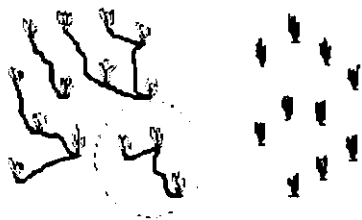


Рис. 5.14. Схема строения клонов у растений-интеграторов (слева) и растений-сплиттеров (по: А. Kun, 2003)

1. *Клон-особь*. В этом случае раметы формируются как результат особого типа ветвления, связанного с образованием не только побеговой структуры из боковых ветвей, но и корневой системы вместе с самостоятельными органами репродукции. Наличие собственной корневой системы является основным отличием рамета от ветви. У клонов-особей раметы концентрируются в непосредственной близости от материнской особи и физиологически составляют с ней одно целое.
2. *Клон-группа*. Формируется при вегетативном размножении материнской особи в случае размещения дочерних растений в непосредственной близости от нее. Клоны-группы характерны для рыхлокустовых злаков и короткокорневищных видов. В результате процессов партикуляции в таких клонах может наблюдаться полная самостоятельность раметов, наиболее характерная для поздних этапов их большого жизненного цикла.
3. *Клон-поле* – вершина выраженности клоновой полимеризации и дезинтеграции. В этом случае раметы образуются в ходе вегетативного размножения путем формирования длинных корневищ, корневых отпрысков, усов или других подобных структур, для которых в англоязычной литературе предложен особый термин *spacer* – «захватчик пространства», в русскоязычной – «побег расселения» (Злобин, 1961). Связь раметов с материнской особью в этом случае носит временный характер, они достаточно быстро приобретают полную самостоятельность.

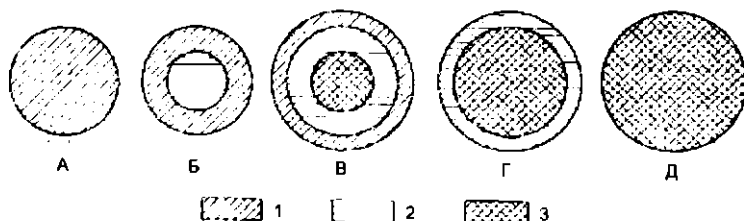
Клоны первого и второго типов свойственны растениям-интеграторам, а клоны третьего типа – сплиттерам.

Однако при любой структуре клоны остаются биологически целостными, высокоинтегрированными образованиями. Устойчивость раметов (особенно на первых этапах их онтогенеза) в клонах поддерживается за счет транспорта к ним продуктов метаболизма от генета и других раметов данного клона. Имеет место и сегрегация корней,

которая снижает конкуренцию раметов за воду и минеральные вещества почвы (Holzapfel, 2003). Наличие вегетативного размножения и клонообразующей способности у редкого вида растения в этой связи является фактором, повышающим устойчивость их популяций.

Форма клонов имеет тенденцию к округлости в связи с центробежным характером разрастания корневищ, корневых отпрысков или других морфологических структур, на основе которых образуются раметы. Но мозаика почвенной структуры, освещенности, фитогенных полей конкурентов существенно ограничивает эту тенденцию, и реальные клоны могут иметь самые причудливые очертания.

Структурные единицы клона – раметы или парциальные кусты – качественно отличаются друг от друга. Они имеют разный онтогенетический возраст, разный виталитет и другие особенности. Уже в первых работах по изучению структуры клонов (Злобин, 1961) было показано, что в центральной части клона находятся онтогенетически более старые особи, а на периферии – онтогенетически молодые. Это обуславливает концентрическую структуру строения клона. После отмирания самых старых парциальных кустов в центре клона может образовываться проплешина. На рис. 5.15 показана схема строения клонов, образованных сочетанием парциальных кустов разного онтогенетического состояния. Совсем молодые клоны сформированы в основном парциальными кустами предгенеративных онтогенетических состояний  $p - v$  (рис. 5.15, А), а старые – парциальными кустами  $ss - s$ , т.е. субсенильными и сенильными (рис. 5.15, Д). В клонах промежуточной структуры имеются более или менее концентрические зоны с преобладанием парциальных кустов того или иного онтогенетического состояния. Они формируют субпопуляции инвазионного, нормального или регрессивного типа соответственно.



**Рис. 5.15.** Схема строения клона на разных этапах развития (по Злобину, 1961):  
1 – субпопуляция инвазионного типа; 2 – субпопуляция нормального типа;  
3 – субпопуляция регрессивного типа

Общий возраст клонов может варьировать в широких пределах – от 1–3 лет до нескольких столетий, а, по мнению отдельных ученых, даже тысячелетий. В литературе нередко высказывались мнения об исключительно высокой длительности жизни отдельных клонов и даже об их «бессмертии». Но последний обзор фактических данных по этой проблеме, проведенный Де Вит (De Witt, 2010), привел этих авторов к выводу, что несовершенство методик оценки возраста клонов не позволяет делать такие заключения. Однако следует признать, что виды растений, формирующие клоны, гораздо устойчивее других видов и могут дольше удерживать свои позиции в фитоценозах.

Естественно, что, чем больше календарный возраст клона, тем большую территорию он обычно занимает.

Многие свойства растений клонов и формирующих их раметов зависят от возраста клона. Так, С.М. Панченко (2007б) установил, что у молодых клонов редкого вида растения *Huperzia selago* в основном продуцируются выводковые почки, а спорозоных ортотропных синталломов в них очень мало. В старых клонах, напротив, преобладают спорозоные синталломы, а продукция выводковых почек минимальна.

В отличие от расхожего мнения клоны растений не закреплены на определенных местах. По мере истощения ресурсов клоны, как «голодные амебы», переползают по территории фитоценозов (Cook, 1983; Любарский, 1988). Поэтому, как и другие популяционные образования, клоны растений – структуры динамической природы. Средние скорости разрастания клонов видоспецифичны. В среднем, по данным разных авторов, они составляют 6,2–13,5 см/год по радиусу клона.

Если у редкого вида растения выявлена способность образовывать клоны, то возникает задача изучения пространственной структуры клонов.

## Методический блок

### **Изучение строения клонов растений**

При изучении редкого вида растения прежде всего устанавливается способность данного вида образовывать клоны. Эта способность присуща согласно определению только видам, обладающие той или иной формой вегетативного размножения.

Дальнейшая работа по изучению клонов состоит в выявлении их количества и размещения по популяционному полю. Этот этап работы выполняется одним из способов картирования.

После этого выбираются типичные или чем-либо интересные клоны и проводится детальное их исследование. Внешние границы клона и численность в нем парциальных кустов или других элементарных счетных единиц проводится описанными выше картографическими методами. Это или полный пересчет (с картированием или без него), или подсчет на учетных площадках. Для изучения особенностей парциальных образований клона целесообразнее всего использовать метод трансект, которые закладываются от предполагаемого центра клона к его периферии. При этом на каждой площадке, набор которых составляет трансект, оцениваются онтогенетическое состояние раметов, их виталитет и другие интересующие исследователя особенности растений.

Основные трудности в изучении клонов состоят в том, что нередко они сливаются друг с другом, и тогда выявление центров таких клонов и зон наложения пространства одного клона на другой требует очень тщательного анализа онтогенетического состояния парциальных кустов.

Обычно в пределах клона имеются не только раметы данного редкого вида растения, но и особи других видов растений. Их регистрация может дать дополнительную информацию о состоянии изучаемого клона.

## **Жизненные формы и эколого-фитоценотические стратегии у редких видов растений**

---

Растения неподвижны, и этот факт оказывает огромное влияние на фундаментальные основы их морфологической организации и жизнедеятельности. Животные приспособляются к эколого-фитоценотическим условиям, перемещаясь в новые места обитания или изменяя поведение, а растения – только благодаря изменению формы организма и физиолого-биохимическими адаптациям. Поэтому жизненные формы, стратегии и тактики, функциональные типы и возможности их гибкой перестройки для выживания растений, и в первую очередь для их редких видов, имеют решающее значение (Злобин, 2012в).

Совершенно не случайно общей морфологической структуре растительных организмов и самым тонким деталям ее трансформации при изменении условий произрастания посвящено много научных исследований и специальных монографий (Серебряков, 1952; Жмылев, 1993; Федоров, 1956, 1962, 1975, 1979; Артюшенко, 1990). В них определяются понятия и термины морфологии растений, рассматривается все многообразие их морфологической организации.

### **6.1. Жизненные формы у растений**

Мир растений отличается исключительно высоким разнообразием структурных форм и функциональных адаптаций, которые обеспечивают выживание в изменчивой природной среде. Для их описания и классификации используются понятия «жизненная форма», «биоморфа», «экобиоморфа». Они имеют несколько разные оттенки, но практически являются синонимами (Прокопів, 2010). Термин «жизненная



форма растения» предложен датским ботаником Э. Вармингом (1884), понимавшим под жизненной формой ту форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни — от семени до отмирания.

Попытки каким-то образом свести многообразие форм растений к некоторым основным типам и вариантам известны еще со времен Теофраста. В процессе их классификации можно выделить три условных этапа.

На первом этапе (XVIII–XIX вв.) как основу классификации жизненных форм использовали такие признаки, как внешний вид, габитус растений. Популярностью пользовалась система, разработанная в 1806 году основоположником биогеографии и экологии А. Гумбольдом. Он выделял 19 «основных форм» растений, в том числе: форму пальм, форму бананов, форму хвойных деревьев, форму кактусовидных растений, форму лиан и др.

Интересная система жизненных форм была предложена в 1905 году Х. Раункиером, в которой деление растений на группы производилось в зависимости от положения меристематических тканей (рис. 6.1). Эта система базируется на одном из ключевых моментов адаптации расте-

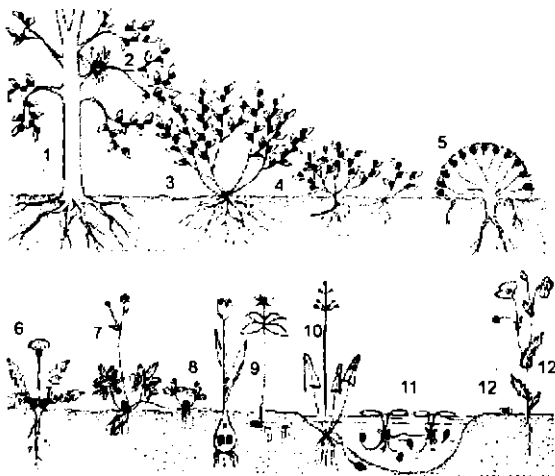


Рис. 6.1. Система жизненных форм по Раункиеру: 1–3 – фанерофиты; 4–5 – хамефиты; 6–7 – гемикриптофиты; 8–11 – криптофиты; 12 – терофиты (по Н.М. Черновой и А.М. Быловой, 2004)

ний к неблагоприятным условиям и поэтому имеет непреходящую ценность (Levalle, 1983). В системе Раункиера жизненные формы подразделяют на типы и подтипы следующим образом:

- **фанерофиты** – растения, у которых почки и побеги, обеспечивающие переживание неблагоприятного периода, расположены высоко над землей. Это деревья, кустарники и лианы. Деление этого типа на подтипы зависит от размера растений (мега-, мезо-, микро-, нанофанерофиты), типа почек (с защищенными и открытыми почками) и листопадности (вечнозеленые и листопадные);
- **хамефиты** – растения, у которых почки и побеги, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, лежат на поверхности земли (не выше 20–30 см). Среди них выделяют четыре подтипа;
- **гемикриптофиты** – растения, побеги которых в начале неблагоприятного периода отмирают до уровня почвы, поэтому в течение этого периода остаются живыми только нижние части растений, защищенные землей и отмершими листьями. В этой группе выделяются три подтипа;
- **криптофиты** – растения, у которых почки или окончания побегов, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, расположены под поверхностью почвы или на дне водоема. Среди криптофитов выделяют такие три подтипа: геофиты (корневищные, клубневые, луковичные, корневые геофиты), гелофиты и гидрофиты;
- **терофиты** – растения, переживающие неблагоприятный сезон исключительно в виде семян.

Система Раункиера часто используется исследователями и в настоящее время для построения спектров жизненных форм фитоценозов или территорий (Слугинова, 2009; Степанцова, 2010 и др.).

Особенно активизировались работы по поиску оптимальной классификации жизненных форм в XX веке. Таких систем, построенных на разной основе и для разных групп растений, в 1930–1970 годы было предложено очень много: для луговых злаков – В.Р. Вильяма и А.М. Дмитриева, сорных растений – А.И. Мальцева, степных растений – М.С. Шалыта и В.Н. Голубева и др. Важность изучения жизненных форм у редких видов растений подчеркивал Й.М. Берко (2004).

Высокой проработанностью отличается классификация жизненных форм растений И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Он предложил

называть жизненной формой габитус растений, возникающий в результате роста и развития в определенных условиях, как выражение приспособленности к этим условиям. В основу своей классификации И. Г. Серебряков положил как основной признак продолжительность жизни всего растения и его скелетных осей. Разработанная им классификация в достаточной степени детализирована и включает два самостоятельных критерия – эколого-физиологический и морфолого-биологический. На их основе было выделено 4 отдела и 8 типов жизненных форм (рис. 6.2). Каждый тип, в свою очередь, подразделялся на формы. В полном виде классификация жизненных форм И.Г. Серебрякова приведена в приложении 6. Для анализа жизненных форм флоры удачно использовали эту систему С.А. Айлеисова (2009), О.В. Лукаш (2009) и др. Часто анализ жизненных форм проводят одновременно и по системе Раункiera, и по системе Серебрякова. Эти две системы полезны и для классификации жизненных форм редких видов растений.

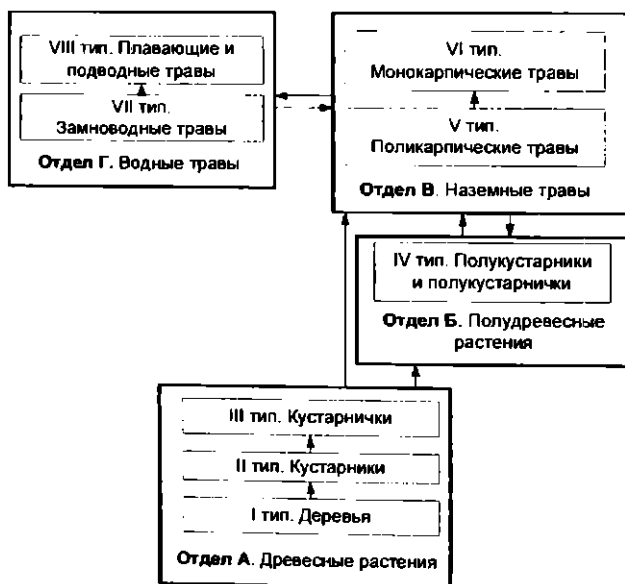


Рис. 6.2. Соотношение типов жизненных форм растений по системе И.Г. Серебрякова

Чрезмерная детализация в делении жизненных форм, которой увлекаются некоторые исследователи, нежелательна. Так, для Дальнего Востока России предлагалась система, подразделяющая растения по жизненной форме на 471 категорию (Безделев, 2006). А. Крумбигель (Krumbiegel, 1998) только для однолетних сосудистых растений Центральной Европы выделял 20 отдельных жизненных форм.

Несмотря на большое количество классификационных систем жизненных форм растений, все они отличаются общей чертой: в основу подразделения форм растений на группы положены автономные, мало варьирующие биолого-морфологические признаки растений. Даже самые современные системы жизненных форм растений остаются визуально-описательными (Безделев, Безделева, 2006; Олейникова, 2010). Использовались и могут использоваться такие системы главным образом только для анализа видового уровня биоразнообразия. Биоразнообразии популяций и особей растений они выявить не могут, за исключением более проработанной классификации И.Г. Серебрякова.

Многими исследователями давно установлено, что у ряда видов растений в зависимости от условий произрастания может реализовываться несколько разных жизненных форм (Вох, 1987 и др.). И.В. Шивцова (2008) при изучении *Fragaria vesca* установила, что в разных фитоценозах этот вид представлен разными биоморфами: моноцентрическими, неявно полицентрическими или явно полицентрическими. Был зарегистрирован и переходный тип биоморфы. С.А. Дубравная и Л.У. Мавлюдова (2011) у *Hypericum perforatum* в фитоценозах Татарстана выявили две жизненные формы этого растения – полукустарничковую и длиннокорневищную.

Поэтому полезно различать типичную для данного вида растения жизненную форму, которая формируется в оптимальных условиях произрастания, и производные жизненные формы, являющиеся результатом адаптации растения к нетипичным для него условиям произрастания.

## Методический блок

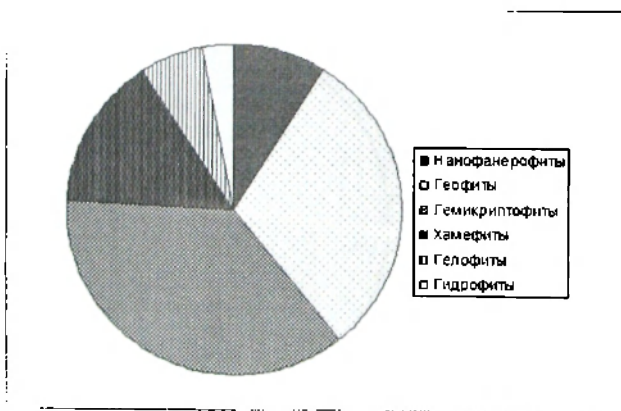
### **Анализ жизненных форм редких видов растений**

Анализ жизненных форм редких видов растений проводится путем оценки жизненной формы изучаемых особей во взрослом состоянии. Целесообразно это делать, используя классификации Раункиера и Серебрякова, которые взаимодополняют друг друга. При этом как справочный

материал используются описания жизненных форм Раункиера, которые приведены во многих пособиях по геоботанике и фитоценологии, например, в книге Н.М. Черновой и А.М. Быловой (2004). Таблица жизненных форм Серебрякова приведена в приложении 6. На основе анализа жизненных форм редких видов растений того или иного региона (заповедника, национального парка или другой как охраняемой, так и административной территории) могут быть составлены спектрограммы долевого соотношения разных жизненных форм редких видов растений. Следует иметь в виду, что жизненная форма растений во многих случаях изменяется на протяжении онтогенеза. Это особенно характерно для деревьев и кустарников. Поэтому во всех случаях анализ жизненной формы растения проводится по взрослым генеративным особям.

В качестве иллюстрации метода приведен пример анализа жизненных форм редких видов растений, занесенных в Красную книгу Украины, которые произрастают на территории Национального природного парка «Деснянско-Старогутский». Список из 33 таких видов представлен С.М. Панченко. Анализ показал, что эти виды относятся к шести разным жизненным формам (рис. 6.3). Преобладают гемикриптофиты (36,4%) и геофиты (30,3%).

При изучении жизненных форм редких видов растений важно выявить весь их набор, которыми они представлены в разных локальных популяциях.



**Рис. 6.3.** Спектр жизненных форм редких видов растений (по Раункиеру), занесенных в Красную книгу Украины, в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский»

## 6.2. Эколого-фитоценоотические стратегии

На втором этапе изучения разнообразия морфологической организации растений к концу XIX века в основу классификации разнообразия растений было положено их приспособление к эколого-фитоценоотическим условиям обитания. Выделяемые при этом группы видов растений получили название эколого-ценотических. Одна из первых попыток такого рода была осуществлена Я. Мак Леодом в 1894 г. Он разделил все растения в зависимости от их жизненной стратегии на две группы – «капиталисты» и «пролетарии».

Более популярную систему жизненных стратегий разработали Л.Г. Раменский (1938) и Дж. Грайм (Grime, 1977). По Раменскому это виоленты, пациенты и эксплеренты, по Грайму – конкуренты (C), стресс-толеранты (S) и рудералы (R). Позже Грайм (2002) признал, что основные типы стратегий в чистом виде наблюдаются редко, и у растений чаще встречаются промежуточные типы стратегий – CR, CS, RS, CRS (рис. 6.4). Эти промежуточные стратегии являются компонентами общего континуума *r*-, *K*-стратегии (McArthur, Wilson, 1967). При этом *K*-стратегия – это результат отбора в устойчивой эколого-фитоценоотической среде, где основная часть энергии популяции затрачивается на конкуренцию, а *r*-стратегия характерна для сукцессионных экосистем, в которых основной статьей расхода материальных

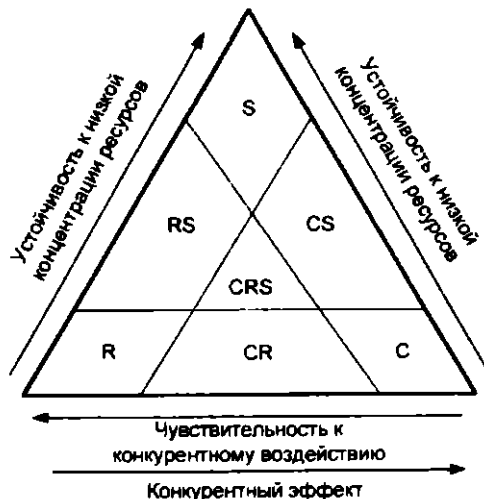


Рис. 6.4. Треугольник эколого-фитоценоотических стратегий Д. Грайма

ресурсов растений является размножение. В сущности, этот подход перекликается с делением растений на «капиталистов» и «пролетариев».

Иначе к классификации экологических стратегий подошел Р. Уиттекер (1980). Он исходил из возможной численности особей в популяции и выделил три вида стратегий:  $K$ ,  $r$  и  $L$ ,  $K$  – верхний предел, соответствующий максимальной плотности насыщения территории особями данного вида растения,  $L$  – нижний предел, равный численности, которая не способна обеспечить выживание популяции. Промежуточный вариант составили  $r$ -стратеги, численность особей в популяции у которых флуктуирует между  $K$ - и  $L$ -уровнями. Такие популяции нестабильны, они слабо адаптированы как к условиям острой конкуренции, так и к неблагоприятным условиям, вызывающим стресс. Растения в них выживают лишь благодаря высокой скорости продуцирования диаспор.

Р. Рут (Root, 1967) была предложена система подразделения растений на гильдии. Гильдии – это группы видов растений, которые используют один и тот же ресурс аналогичным образом. М. Вестоби (Westoby, 1998, 2002) разработал классификационную систему *LHS* с ординацией видов растений в пространстве трех признаков: *SLA* (площадь листьев на единицу их фитомассы), *H* (высота полога) и *S* (масса семян).

Классификация растений по их принадлежности к той или иной эколого-ценотической группе в современной геоботанике является почти стандартным приемом анализа состава флор, экосистем и фитоценозов. Популяционную стратегию рассматривают как совокупность биологических свойств особей и популяций, позволяющую им занимать определенное положение в растительных сообществах. О.В. Смирнова (2002) при этом термин «стратегия» рассматривает как синоним термина «популяционное поведение».

Чаще всего используются система Грайма и Раменского. В этом направлении выполнено много работ (Hodgson, 1999; Hunt, 2004; Юмагулова, 2007 и др.). Но не все они имеют одинаковую ценность, поскольку, как правило, анализируют стратегию вида по одной популяции. Фактически, как было подчеркнуто выше и показано рядом исследователей (Moog, 1980; Малиновский, 1998; Царик, 2001; Руденко, Морозова, 2004; Марьюшкина, 2008 и др.), в разных локальных популяциях вид может реализовывать разные стратегии – от конкурентности до толерантности. Например, редкий вид *Coronilla coronata* является *S-R*-стратегом, но в зависимости от ценотических условий проявляет себя то как стресс-толерантный, то как рудеральный вид

(Паньків, 2004). К.В. Дорошенко (2006) показала, что *Galanthus nivalis* в благоприятных экологических условиях реализует тактику эксплорента, а в неблагоприятных – стресс-толерантную. Эти данные свидетельствуют о высокой морфологической пластичности растений, способствующей их адаптации к обитанию в разных эколого-фитоценотических условиях.

Исходя из этих фактов, следует различать первичный тип стратегии, реализуемый растением в оптимальных условиях, и вторичные стратегии, переход к которым вызывают антропогенные стрессы, конкуренция и прочие неблагоприятные факторы. Способность изменять первичный тип стратегии на вторичный является важным механизмом адаптации растений к разным типам эколого-фитоценотической среды.

Анализ современного состояния проблемы эколого-фитоценотических стратегий растений выполнен Б.М. Миркиным и Л.Г. Наумовой (2012б).

## Методический блок

### **Анализ эколого-фитоценотических стратегий редких видов растений**

Тип реализуемой редким видом или группой редких видов растений эколого-фитоценотической стратегии оценивается на основании рассмотрения их свойств. Используя собственные геоботанические описания и литературные данные, необходимо установить позицию вида в рядах сукцессионных фитоценозов, оценить характер его фитоценотических связей, устойчивость к фитоценотическим и экологическим стрессам. Формальный алгоритм для такой оценки пока не разработан. Для некоторых видов растений тип эколого-фитоценотической стратегии по Грайму приведен на сайте «База данных – Флора сосудистых растений Центральной России», разработанном Л.Г. Ханиной и др.

При оценке эколого-фитоценотической стратегии изучаемого редкого вида растения может помочь таблица, составленная Б.М. Миркиным и Л.Г. Наумовой (1998) с дополнениями И.Ю. Усманова (табл. 6.1). Принципиально сходную таблицу предлагала О.В. Смирнова (1987). Значительные уточнения в систему признаков, по которым определяется стратегия видов растений, внесены И. Царик и соавторами. (2001). Конечно, следует иметь в виду, что все модели эколого-фитоценотических стратегий относятся только к взрослым особям растений.

Единого универсального алгоритма для определения типа стратегии, реализуемой видом или растениями его отдельной локальной популяции, не разработано. Стратегия оценивается по совокупности многих признаков



Таблица 6.1. Сравнительная характеристика свойств видов растений с разными типами эколого-фитоценотической стратегии (по Б.М. Миркину, 1998)

Признак	Тип стратегии		
	виоленты (С)	патиенты (S)	эксплеренты (R)
Абиотические условия среды	благоприятные	неблагоприятные	благоприятные
Наличие нарушений	нет	нет	есть
Уровень фитоценотических взаимоотношений	высокий	низкий	высокий
Жизненная форма	деревья, кустарники, реже травы. Мощная корневая система и большая листовая поверхность	небольшие растения, деревья, кустарники, многолетние травы, однолетние и многолетние суккуленты	однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Регулирование популяционной плотности	зависит от плотности	зависит от абиотического стресса	пластичность
Тип онтогенетического состава популяции	чаще нормальные, реже инвазионные или регрессивные	чаще нормальные, реже инвазионные или регрессивные	инвазионные
Наличие банка семян	нет	нет	есть
Наличие банка проростков	есть	нет	нет
Тип реагирования на стресс	морфологический	физиолого-биохимический	морфологический
Экологическая ниша	широкая, реализованная, близкая к фундаментальной	узкая, реализованная, близкая к фундаментальной	широкая, реализованная, много меньше фундаментальной
Аллокация фитомассы в корни и листья	значительная	умеренная	низкая
Аллокация фитомассы в запасящие органы	очень низкая	средняя	высокая
Аллокация фитомассы в репродуктивные структуры	очень низкая	очень низкая	значительная
Скорость роста	очень высокая	низкая	низкая
Переход в состояние покоя	выражен, но не у всех видов	выражен	не выражен
Переход в генеративное состояние	не очень быстрый	медленный	очень быстрый

растения, и конечное решение зависит от того, какой «вес» придает исследователь тем или иным признакам. Усложняет проблему и тот факт, что «в границах одной популяции могут существовать группы особей, которым свойственны дифференцирующие признаки разных типов стратегии» (Царик, 2001 : 36). Поэтому любая оценка эколого-фитоценоотической стратегии вида или локальных популяций имеет «размытый» характер и лишь очень приближенно характеризует положение объекта в многомерном пространстве возможных стратегий.

Общим недостатком как концепции жизненных форм, так и концепции эколого-фитоценоотических стратегий является сведение огромного многообразия адаптаций растений к сравнительно небольшому числу вариантов и чисто качественные признаки, по которым такие варианты выделяют (например, Протасов, 2009). Это обусловило переход исследователей к третьему этапу анализа индивидуальных структур и адаптивных функций растений и привело к формированию концепции о функциональных типах растений.

### **6.3. Функциональные типы растений**

*Функциональный тип растений (ФТР)* можно определить как группу видов растений, которые отличаются сходным типом приспособления к среде обитания и сходным способом воздействия на биогеоценозы, в которых они обитают. Первый признак ФТР: функциональный отклик не идентичен второму признаку – функциональному эффекту, но при практическом выделении ФТР их оценивают одновременно.

Понятие о ФТР исходит из утверждения, что оценка адаптационных и эдификаторных функций растений возможна только на основе комплексного учета морфологических, физиолого-биохимических и функциональных особенностей растений, а это обеспечивается использованием сочетания методов популяционной биологии и физиологической экологии (McGraw, 1983). Бесспорным достоинством концепции ФТР является ее больший объективизм, достигаемый за счет количественной оценки комплекса функционально значимых свойств растений. В рамках парадигмы ФТР классификации типа Раункиера или Грайма выступают как частные случаи (Sun, 2008).

Функциональные признаки растений, используемые при выделении ФТР, – это в основном измеряемые, количественные характеристики особенностей растений, оказывающие влияние на жизнеспособ-

способность и имеющие значение для их адаптационных возможностей (McGill, 2006). Их общий набор у разных исследователей неодинаков и в целом включает около до ста и более возможных признаков. Наибольшей дифференцирующей функцией при выделении ФТР обладают такие признаки, как структура фитомассы особи, разветвленность побегов, морфология и анатомия листьев, продолжительность существования листьев, аллокация веществ, тип репродукции, способ опыления, SLA, LWR, содержание сухого вещества в листьях, биохимический состав, уровень физиологических процессов (Diaz, 1998, 2007; Dugu, 2009).

Из отечественных исследователей ближе всех подошел к идее ФТР А.Г. Крылов (1984), который предложил при выделении жизненных форм растений учитывать шесть морфологических и три экологических признака. В их число входили:

- 1) основная форма роста (деревья, кустарники и т.д.);
- 2) характер вегетативного разрастания;
- 3) размер надземной части растения;
- 4) продолжительность жизни листьев;
- 5) размер листьев;
- 6) теневыносливость;
- 7) консистенция листовой пластинки;
- 8) отношение растений к влаге;
- 9) отношение растений к плодородию почвы.

Но в свое время эта система не получила широкого применения.

Исходная двойственность в определении природы ФТР и различия в подборе используемых признаков приводят к большому числу реально выделяемых вариантов ФТР (Solbrig, 1994). Усилия многих исследователей в этой связи направлены на выявление функционально наиболее важных признаков растений в зависимости от характера местообитания (плодородие почвы, режим освещения, нарушения, климатические условия и др.). Установлено, что набор функциональных признаков, связанных с конкретными местообитаниями, индивидуален и определяется лимитирующим фактором (Diaz, 2007; Gaucherand, 2007; Klimešová, 2008; Чхубианишвили, 2009; Хузина, 2010; Николаенко, 2010). Для части морфологических признаков растений выявлена их сопряженность с реализацией определенных физиологических функций (Lavorel, 2007).

Универсальный алгоритм подбора признаков для решения конкретной задачи пока не найден. Так, лучшими признаками для уста-

новления реакции растений на климатический градиент оказывается форма их роста, а на градиент плодородия почвы – функциональные признаки листьев (Ordoñez, 2009). В.Э. Смирнов справедливо отметил, что «основная проблема в практическом применении концепции ФТР заключается в отборе свойств растений, релевантных для выделения определенных ФТР» (Смирнов, 2007 : 191). Действительно, на современном этапе развития концепции ФТР – это самая важная и самая трудная задача (Valerio, 1999). От учитываемых функциональных признаков зависит характер и количество выделяемых ФТР. Так, например, Е. Бокс (Box, 1996) у наземных видов растений выделил всего 15 основных функциональных типов. В одной из провинций Китая выделено 23 ФТР.

Наиболее информативные для выделения ФТР функциональные признаки, их размерность и методика учета приведены в работе (Cornelissen, 2003). В конечном итоге подбор признаков определяется задачей исследования и всегда должен быть специфическим. Начата работа по формированию компьютерной базы данных функциональных признаков (Kattge, 2011).

В настоящее время ФТР применяют в основном при сопоставительном анализе крупных экосистем (Lavorel, 2011), изучении широкомасштабных антропогенных воздействий на растительный покров (Rush, 2003; Klapp, 2010), установлении механизмов инвазии видов (Leishman, 2007) и т.п. На глобальном, региональном, локальном и фитоценотическом уровнях на основе разных признаков может быть построена иерархия ФТР (Kömer, 1994, Grime, 2001).

Концепция ФТР отличается исходной гибкостью. Она может быть использована не только для подразделения видов растений на группы в соответствии с их биологическими и адаптационными свойствами. Вполне допустимо применение методологии и методики ФТР к внутривидовым биологическим структурам. В таком случае (в зависимости от подбора функциональных признаков) на межпопуляционном уровне ФТР может быть определен как совокупность локальных популяций одного таксономического вида со сходными адаптационными и эдификаторными характеристиками. При этом появляется возможность функционально-адаптивного изучения разнообразия популяций, из которых складывается тот или иной таксономический вид растения. На внутривидовом уровне ФТР может рассматриваться как группа особей в популяции с аналогичными свойствами.

Концепция ФТР, таким образом, позволяет при соответствующем подборе общебиологических, морфологических и физиолого-

биохимических признаков выявлять межвидовое, межпопуляционное и внутривидовое биоразнообразие в растительном мире.

На пути широкомасштабного использования концепции ФТР пока остается немало проблем, ждущих своего решения. Исследователям предстоит установить:

- а) являются ли ФТР на видовом уровне фенотипическими вариациями или это экологические формы, закрепленные в гено типе;
- б) насколько скоррелированы между собой функциональные признаки и какие из них являются первичными;
- в) в какой степени связаны между собой морфоструктурные признаки и физиологические процессы;
- г) помимо очевидного воздействия климатических и ресурсных градиентов, какую роль в формировании ФТР играют межвидовая и диффузная конкуренция.

Внимания требуют и методические вопросы. Существует изменчивость функциональных признаков (Котов, 2004; Albert, 2010). В ней различают три уровня:

- 1) варьирование средних значений признаков у разных популяций одного вида;
- 2) функциональная изменчивость между особями одной популяции;
- 3) изменчивость в пределах разных модулей и органов одной особи.

На всех этих уровнях функциональная изменчивость очень высокая, и ее игнорирование может приводить к ошибкам в выделении ФТР. Известно, что количественные морфологические признаки существенно изменяют свое значение по этапам онтогенеза (Злобин, 2009). Физиолого-биохимические показатели еще более изменчивы, в частности обладают выраженной суточной динамикой (Терентьева, 2011). Получение репрезентативного исходного материала требует единства методик.

Чисто технически процедура деления растений на функциональные типы может строиться на разной основе. Используют кластерный анализ, дендрограммы, нейронные сети, матричную алгебру (Иванова, 1999; Petchey, 2007 и др.). Предлагалась ординация ФТР в пространстве «Альфа» – использование ресурсов и «Бета» – условия обитания (Wilson, 1999).

Для обработки массивов данных, содержащих характеристики растений, и для классификации видов растений по функциональным типам наиболее адекватным методом является кластерный анализ.

Кластерный анализ – это один из эффективных приемов классификации, позволяющий разбить совокупность объектов на группы (кластеры), в пределах которых сходство по признакам классификации является наибольшим. Матрица для кластерного анализа имеет обычный вид: столбцы – это признаки, а строки – объекты. Если признаки измерены в разных единицах, что бывает при классификации особей, то целесообразно проводить их стандартизацию путем  $z$ -преобразования. Метод позволяет проводить классификацию по объектам или по признакам. По итогам анализа следует проанализировать матрицу расстояний и дендрограмму.

Выбор метрики для классификации осуществляется исследователем. Обычно лучшие результаты дают эвклидово расстояние, квадрат эвклидова расстояния и расстояние Манхэттена. Кластеризация направлена на минимализацию расстояний между объектами одного кластера в многомерном пространстве и максимализацию расстояний между кластерами. Результаты кластерного анализа оформляются в виде дендрограмм, очень удобных для рассмотрения и интерпретации результатов кластеризации.

В целом, концепция функциональных типов растений и функциональных признаков особей является новым и перспективным направлением в современной фитоценологии, интегрирующим различные подходы к многообразию морфологических форм и адаптивных свойств растений. В отличие от классификации растений по жизненным формам и типам эколого-фитоценотической стратегии выделение функциональных типов растений базируется в основном на количественных признаках особей. Это привело к усиленному развитию морфометрии растений, в т.ч. в таких ее формах, как многомерная морфометрия и геометрическая морфометрия.

## Методический блок

### **Анализ функциональных типов растений**

Основополагающей в области методики анализа функциональных типов редких видов растений является публикация (J. Cornelisson, 2003), авторы которой признаки, характеризующие ФТР, разделили на четыре группы:

- 1) признаки растения в целом;
- 2) листьев;
- 3) стебля и подземных частей растения;
- 4) признаки репродукции.

Всего признаков 28. В перечень учитываемых признаков включены помимо морфологических (качественных и морфометрических) также анатомические, физиологические и биохимические.

Для качественных признаков производится их деление на категории, для количественных – рекомендуются определенные стандартные размерности. В зависимости от характера признака он может оцениваться в тех или иных количественных единицах или разделяться на несколько категорий. В последнем случае для удобства обработки материала каждый количественный признак может подразделяться от минимального до максимального значения на интервалы с присвоением каждому интервалу соответствующей категории.

При подборе признаков ФТР учтены особенности работы с редкими видами, когда не допускается уничтожение растений. Ниже приведены основные признаки и их деления на категории.

**Форма роста.** Может использоваться классификация жизненных форм по И.Г. Серебрякову, но Дж. Корнелиссон и др. (Cornelisson, 2003) предлагают свою систему с подразделением растений по форме роста на 20 категорий:

- 1) розеточные с короткими (< 0,5 м) листьями;
- 2) розеточные с длинными (> 0,5 м) листьями;
- 3) полурозеточные, развита розетка листьев и листья на побегах;
- 4) прямостоячие травы;
- 5) подушкообразующие формы;
- 6) дерновинные растения;
- 7) карликовые кустарники;
- 8) кустарники;
- 9) деревья;
- 10) безлистные деревья и кустарники;
- 11) суккуленты высотой меньше 0,5 м;
- 12) суккуленты высотой больше 0,5 м;
- 13) пальмообразные растения;
- 14) эпифиты;
- 15) вьющиеся и цепляющиеся формы;
- 16) полуэпифиты;
- 17) полупаразитические и паразитические растения;
- 18) водные полупогруженные растения;
- 19) водные плавающие растения;
- 20) растения другой формы.

**Жизненная форма** (по Раункиеру). Выделяется семь типов жизненных форм: 1 – фанерофиты; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофиты; 4 – геофиты; 5 – терофиты; 6 – гелофиты; 7 – гидрофиты.

**Высота.** Измеряется по окончании роста растений в конце вегетационного периода. У розеточных форм измеряется длина листа и высота

генеративных побегов. При работе с группами видов растений, которые сильно различаются по высоте, рекомендуется подразделять общую амплитуду высоты на 5–7 категорий.

**Способность к вегетативному размножению.** 0 – отсутствует, 1 – размножение осуществляется за счет надземных структур (столоны, придаточные почки на листьях, фрагментация побегов), 2 – размножение осуществляется за счет подземных структур (корневища, клубни, луковицы, корнеотпрысковые формы).

**Наличие органов, запасających органические вещества.** 0 – отсутствуют, 1 – имеются.

**Размер листа.** Вычисляется средний размер листьев в см<sup>2</sup>. Как и в случае с высотой растений, рекомендуется перевод размера листьев в категории.

**SLA** – площадь листьев на единицу фитомассы листьев. Безлистные = 0;  $SLA < 10 \text{ см}^2/\text{г} = 1$ ;  $SLA 10\text{--}100 \text{ см}^2/\text{г} = 2$ ;  $SLA > 100 \text{ см}^2/\text{г} = 3$ .

**Содержание сухого вещества в листьях.** Обычно вычисляется как  $LWR = W_L/W$  и рассматривается как фотосинтетическое усилие. Иногда используется другая формула:  $LDMC = W_L/(W - W_L)$ , т.е. как отношение фотосинтезирующих структур к нефотосинтезирующим.

**Продолжительность существования листьев.** Выражается в сутках и охватывает период от появления на растении зеленых листьев до их опадения.

**Фенология листьев.** Аналогичный показатель, но выражается в годах. Лист живет один вегетационный период = 1; лист живет от 2 до 10 лет = 2; от 11 до 50 лет = 3; более 50 лет = 4.

**Устойчивость листьев к низким температурам.** 0 – не повреждаются заморозками, 1 – повреждаются заморозками. Может также оцениваться специальными физиологическими методами.

**Количество стеблей.** Оценивается общее количество побегов, с подразделением на генеративные и вегетативные побеги.

**Толщина коры.** Измеряется у многолетних побегов с выраженным одревеснением.

**Способ размножения.** 1 – генеративное размножение; 2 – генеративное и вегетативное размножение; 3 – только вегетативное или бесполое (спорами).

**Способ опыления.** 1 – самоопыление; 2 – энтомофилия; 3 – анемофилия; 4 – мирмекофилия; 5 – гидрофилия.

**Способ дисперсии диаспор.** Обычно выделяют девять основных способов: 1 – опадение за счет силы тяжести; 2 – анемохория; 3 – эндозоохория; 4 – экзозоохория; 5 – запасаются и прячутся животными; 6 – мирмекохория; 7 – гидрохория; 8 – баллистохория; 9 – за счет гигроскопических процессов.

**Размер семян.** Максимальная длина семени < 2 мм = 1; более 2 и до 4 мм = 2; более 4 и до 10 мм = 3; > 10 мм = 4.



Помимо перечисленных признаков могут быть полезными (в зависимости от вида растения, жизненной формы и условий произрастания) и другие признаки. В условиях глобального потепления высокой информативностью может обладать устьичный показатель (Кричфалуши, 1990):

$$I = \frac{S}{S+E} \cdot 100\%,$$

где  $S$  – количество устьиц на единицу площади;

$E$  – количество эпидермальных клеток также на единицу площади.

Для определения функциональных типов редких растений можно рекомендовать признаки, приведенные в табл. 6.2.

Работа по изучению редких видов того или иного района с целью установления их принадлежности к определенным функциональным ти-

**Таблица 6.2.** Признаки, используемые при классификации растений по их функциональным типам (по J. Cornelisson, 2003 с изменениями и дополнениями)

Признаки	Тип признака	Размерность или число категорий
<b>Растение в целом</b>		
Форма роста	Катег.	20
Жизненная форма (по Раункиеру)	Катег.	7
Высота	Колич.	см, м
Способность к вегетативному размножению	Катег.	3
Наличие органов, запасующих органические вещества	Катег.	2
<b>Листья</b>		
Размер листа	Колич.	см <sup>2</sup>
<i>SLA</i>	Колич., Катег.	см <sup>2</sup> /г
Содержание сухого вещества в листьях	Колич.	г/г
Продолжительность существования листьев	Колич.	сутки
Фенология листьев	Колич.	месяцы
Устойчивость листьев к низким температурам	Катег.	2
<b>Стебель и подземные органы</b>		
Количество стеблей	Колич.	шт.
Толщина коры	Колич.	мм
<b>Репродукция</b>		
Способ размножения	Катег.	3
Способ опыления	Катег.	5
Способ дисперсии диаспор	Катег.	9
Размер семян	Катег.	4

пам начинается с составления полного списка редких видов растений. Для каждого из видов по приведенным 17 параметрам составляется электронная таблица. В зависимости от степени изученности редких видов растений набор параметров может частично изменяться. Обработка таблицы с данными осуществляется стандартными методами многомерной математической статистики. Из методов многомерной статистики для классификации ФТР наиболее целесообразно использовать кластерный анализ.

В качестве примера для освоения методики анализа ФТР приводится группа из десяти видов редких растений. Для каждого из видов учитывалось 12 признаков, которые были установлены на основании полевого обследования. Список видов приведен в подписи к рис. 6.5. Для их характеристики использованы следующие признаки: форма роста, жизненная форма, высота, наличие вегетативного размножения, наличие запасющих органов, размер листьев, продолжительность существования листьев, фенология листьев, устойчивость к низким температурам, количество побегов, способ размножения, способ опыления, способ дисперсии диаспор и размер семян.

Для проведения классификации использован кластерный анализ. Панель основных настроек дана на рис. 6.6.

Как видно из результатов кластерного анализа, один из кластеров, который можно интерпретировать как самостоятельный функциональный тип, составили водные травы: *Aldrovanda vesiculosa* и *Trapa natans*. Другой ФТР с высоким сходством между собой образовали нанофанерофиты

1 Var1	2 Var2	3 Var3	4 Var4	5 Var5	6 Var6	7 Var7	8 Var8
Pul_pat	1	3	2	2	1	1	0
Pul_prat	1	3	2	2	1	1	0
Sal_lapp	7	1	3	1	1	1	0
Sal_myr	8	1	3	1	1	1	0
Sal_star	8	1	3	1	1	1	0
Jov_glob	11	2	2	0	1	1	0
Ald_ves	19	7	1	0	0	1	1
Trap_nat	18	6	4	0	0	1	0
Ped_sc	17	3	3	0	0	1	1
Cir_het	4	3	4	2	1	1	0

**Рис. 6.5.** Фрагмент электронной таблицы для 10 видов редких растений и 12 параметров оценки их функционального типа. Pul\_pat – *Pulsatilla patens*; Pul\_prat – *Pulsatilla pratensis*, Sal\_lapp – *Salix lapponum*, Sal\_star – *Salix starkeana*; Sal\_myr – *Salix myrtilloides*, Jov\_Glob – *Jovibarba globifera*; Ald\_ves – *Aldrovanda vesiculosa*, Trap\_nat – *Trapa natans*; Ped\_sc – *Pedicularis spectrum-carolinum*; Cir\_het – *Cirsium heterophyllum*

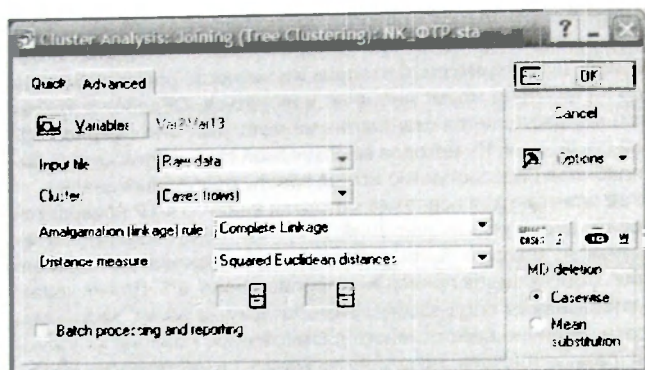


Рис. 6.6. Панель настроек для проведения кластерного анализа

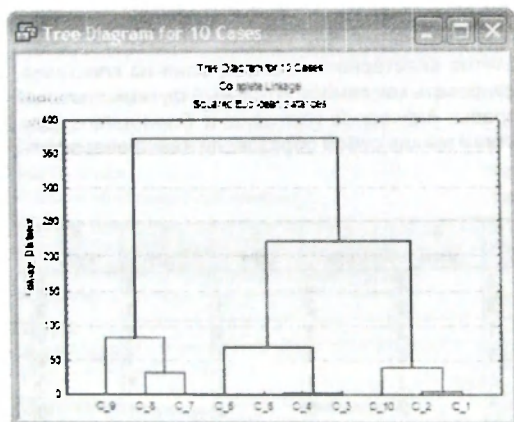


Рис. 6.7. Результаты кластерного анализа для 10 видов редких растений: C\_1 – *Pulsatilla patens*, C\_2 – *Pulsatilla pratensis*; C\_3 – *Salix lapponum*, C\_4 – *Salix starkeana*, C\_5 – *Salix myrtilloides*; C\_6 – *Jovibarba globifera*; C\_7 – *Aldrovanda vesiculosa*, C\_8 – *Trapa natans*, C\_9 – *Pedicularis spectrum-carolinum*; C\_10 – *Cirsium heterophyllum*

*Salix lapponum*, *Salix starkeana* и *Salix myrtilloides*. Функциональный тип группы надземных трав составили *Pulsatilla patens*, *Pulsatilla pratensis* и *Cirsium heterophyllum*. *Pedicularis spectrum-carolinum* и *Jovibarba globifera*

представили каждый самостоятельный ФТР. Таким образом, рассмотренная методика представляет собой формализованный и достаточно эффективный инструмент для анализа функциональных типов растений.

Устойчивость популяций редких видов растений существенно зависит от жизненной формы, реализуемой и потенциально возможной эколого-фитоценологической стратегии и, конечно, от комплекса признаков и свойств, включаемых в категорию «функциональный тип». Анализ этих особенностей у редких видов является необходимым условием для понимания состояния и уязвимости их локальных популяций.

## Особенности морфогенеза особей у редких видов растений

---

Размер и форма растительных организмов определяют многие их свойства и положение, которое они занимают в многовидовых фитоценозах. Объективную количественную информацию о размере и форме растений получают с помощью методов морфометрии. Любой признак в его количественном выражении выступает при морфометрическом подходе как параметр, и растение в целом или его отдельная часть характеризуется набором таких параметров. При работе с редкими видами растений морфометрические методы являются одним из основных способов получения большого количества данных об особях растений и их особенностях в разных локальных популяциях.

Морфометрические параметры подразделяются на две группы: 1) *меристические* – счетные, когда единицей измерения является штука; 2) *метрические* – измеряемые единицами массы, протяженности, размера поверхности, объема и др. В некоторых случаях к ним добавляются признаки, характеризующие пространственное положение растения или его частей. Лист, например, может быть охарактеризован длиной, шириной, толщиной, количеством жилок, положением на побеге и другими параметрами. Морфометрические методы позволяют устанавливать различия не только между растениями разных локальных популяций, но и растениями одной и той же популяции в случае разнородности ее состава.

Оцениваются морфометрические параметры по выборкам особей репрезентативного объема. В силу природной изменчивости каждый морфометрический параметр характеризуется средней величиной, дисперсией, уровнем варьирования и другими математико-статистическими оценками.

Сформировались следующие основные разделы морфометрии:

- а) *традиционная (простая) морфометрия* – анализ размера растения и его частей в статике и динамике с соответствующим подразделением на статическую и динамическую морфометрию, многомерную морфометрию и аллометрию;
- б) *геометрическая морфометрия* – анализ формы количественными методами (Злобин, 2009).

Ценность информации, получаемой при изучении растений методами морфометрии, особенно возросла после начала активной исследовательской работы над функциональными типами растений.

## 7.1. Простая морфометрия как метод изучения морфогенеза особей редких видов растений

Количественный подход к морфологии растений сформировался только во второй половине прошлого века (Reyment, 2010). основополагающие работы в этом направлении выполнены Й. Кветом (Kvét, 1971; Г. Эвансом (Evans, 1972), И.В. Кармановой (1974, 1976), Р. Хантом (Hunt, 1978).

Базовое понятие структурной морфометрии – размер. Однозначного определения размера растения не существует, хотя с размером особи связаны многие свойства растения: продолжительность жизни, занимаемое в биоценозе место, роль в пищевых цепях экосистемы и другие важные структурные и функциональные особенности (Magba, 2007). Чаще всего исследователи под размером растения понимают величину его фитомассы.

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

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

- а) меристическими, т.е. счетными, и оцениваться в штуках;
- б) метрическими, т.е. представлять собой результат измерения данной структуры;
- в) аллометрическими – являться итогом оценки соотношения величины двух разных признаков.

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

Основные морфометрические параметры и формулы для их расчета приведены в табл. 7.1.

Использование морфометрических методов при изучении редких видов растений дает возможность получить уникальную научную информацию, позволяющую оценить биолого-экологические особенности особей и популяций в сравнительном аспекте на объективной основе. Это в первую очередь:

- 1) оценка уровня продукционного процесса и роста растений в их морфогенетических проявлениях в статике и в динамике;
- 2) закономерности формирования растений с количественной оценкой соотношения отдельных частей растения как по размеру, так и по форме;
- 3) установление масштабов изменчивости и пластичности особей растений и их основных структурных частей с выявлением биоразнообразия, т.е. морфометрического, или размерного, биоразнообразия в пределах популяции и между разными популяциями;
- 4) установление уровня стабильности и интегрированности растительного организма как выражение общей жизнеспособности и адаптированности;
- 5) оценка стресс-устойчивости растений на основании методов морфометрической адаптометрии и флюктуирующей асимметрии.
- 6) решение задач таксономии и микроэволюции;
- 7) компьютерное моделирование структуры особей растений.

При работе с редкими видами растений приходится использовать неразрушающие приемы морфометрии. Это ведет к тому, что размер фитомассы особей измерить нельзя, поскольку это неизбежно связано с их уничтожением. Правда, разрабатываются замещающие методы. Например, существует точечный метод оценки фитомассы растений по касанию листьев растений специальными иглами без повреждения растений (Jonasson, 1983 и др.), появились приемы низковысотной аэрофотосъемки с оценкой фитомассы отдельных особей и содержания в них азота (Gérald, 1997). Но в популяционной экологии эти методы практически не используются. В основном для суждения

Таблица 7.1. Основные морфометрические параметры и формулы для их вычисления

Параметр	Условное обозначение и расчетная формула	Размерность
<i>Метрические морфометрические параметры</i>		
Общая фитомасса растения	$W$	г
Фитомасса листьев	$W_L$	г
Высота	$h$	см
Фитомасса репродуктивных органов	$W_G$	г
Число листьев	$N_L$	шт.
Число цветков	$N_{Fl}$	шт.
Число плодов	$N_{Fr}$	шт.
Листовая поверхность	$A$	см <sup>2</sup>
Площадь отдельного листа	$a_L$	см <sup>2</sup>
Диаметр стебля	$d$	см, мм
<i>Аллометрические морфометрические параметры</i>		
Фотосинтетическое усилие	$LWR = W_L/W$	г/г
Удельная поверхность листьев	$S_0 = \sqrt{A/3} \sqrt{W_L}$	см <sup>2</sup> /г
Площадь листьев на единицу фитомассы листьев	$SLA = A/W_L$	см <sup>2</sup> /г
Площадь листьев на единицу фитомассы растения	$LAR = A/W$	см <sup>2</sup> /г
Репродуктивное усилие RE I	$(W_G/W) \cdot 100\%$	%
Репродуктивное усилие RE II	$(W_G/A) \cdot 100\%$	%
<i>Динамические метрические параметры</i>		
Абсолютная скорость роста	$AGR = (W_2 - W_1) / \Delta T$	г/сутки
Абсолютная скорость формирования листовой поверхности	$AGR_A = (A_2 - A_1) / \Delta T$	см <sup>2</sup> /сутки
Относительная скорость роста	$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / \Delta T$	г/г/сутки
Относительная скорость формирования листовой поверхности	$RGR_A = (\ln A_2 - \ln A_1) / \Delta T$	см <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> /сутки
<i>Динамические аллометрические параметры</i>		
Нетто-ассимиляция	$NAR = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}$	г/см <sup>2</sup> /сутки
Производительность формирования листьев	$LARI = \frac{A_2 - A_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{W_2 - W_1}$	см <sup>2</sup> /г/сутки



об общем состоянии растения практикуется оценка размера листовой поверхности как примерно равноценного по информативности признака. Листовую поверхность определяют без отделения листьев от растений на основе их линейных промеров с составлением регрессионных уравнений (Bhatt, 2003; De Swart, 2004; Панченко, 2007а; Сяляр, 2012).

Итоговая оценка морфологической структуры особей по набору морфометрических параметров в основном завершается вычислением двух математико-статистических показателей: первый – это среднее значение признака, второй – уровень его изменчивости. Среднее значение признака оценивается величиной среднего арифметического и его ошибкой. Это важная характеристика состояния особи и одновременно параметр, по которому сравнивают особи внутри одной популяции и сопоставляют морфологическую структуру особей разных популяций. Уровень изменчивости признаков оценивают величиной коэффициента вариации (в процентах). Обычно в морфологии растений пользуются следующей оценочной шкалой: коэффициент вариации меньше 7% – изменчивость признака очень низкая, 7–12% – низкая, 13–20% – средняя, 21–40% – высокая, больше 40% – очень высокая. Повышенная изменчивость признаков у растений в популяциях наблюдается в случаях значительной дифференциации особей популяции по морфологической структуре, что обычно является следствием микромозаичности местообитаний и воздействия некоторых видов стресса. Она трактуется как проявление фенотипической пластичности и способности растения адаптироваться к условиям обитания (Кучер, 2004; Ростова, 2006).

Существует три типа фенотипической изменчивости: генетическая, средовая и случайная. Последний тип изменчивости вызван нестабильностью развития. На его долю может приходиться в некоторых случаях около 50–70% общей изменчивости (Лайус, 2009). Фенотипическую изменчивость в целом можно объяснять как реакцию растений на действие стрессовых факторов, которые оказывают влияние на морфогенез растений.

С помощью простой морфометрии уже получено немало интересных данных о редких видах растений. Например, известно, что у представителей семейства Orchidaceae в центральных частях ареала средние значения большинства признаков выше, чем на периферии ареала (Блинова, 2012). Смещение значений морфологических признаков растений в разных частях ареала еще раньше было отмечено С.М. Панченко (1996), а, по данным другого исследования этого же автора (Пан-

ченко, 2010), у ряда редких видов орхидных такой параметр, как высота особи, определялся в основном погодными условиями текущего вегетационного периода, параметры же репродукции в большей степени зависели от ценоотических условий для конкретной популяции. Во многих случаях с увеличением размеров растения снижается апикальное доминирование и боковые модули разрастаются более активно (Bonser, 2003). Изменяются значения признаков и при смене эколого-фитоценоотических условий. Установлено, что изменчивость вегетативных признаков выше, чем генеративных (Павлова, 2009).

## Методический блок

### **Инструментарий в морфометрии**

Работа в области морфометрии требует от исследователя достаточно высокой квалификации и опыта. Д. Хик с соавторами (Hik, 2003) и позже С.Г. Красовский и Р.В. Новицкий (2005) даже посвятили этому отдельные работы об «эффекте рук» в морфометрических исследованиях. Необходимо оборудование, обеспечивающее достаточную точность при измерениях и взвешиваниях: весы, мерные ленты и линейки. Точность взвешивания зависит от размера взвешиваемой части растения и должна составлять не менее 1 г, а для таких органов, как листья и цветки, иногда до 0,1 и 0,001 г. Эффективность решений в области анализа флюктуирующей асимметрии, как и ряда других выше рассмотренных проблем, требует особо высокой точности первичных измерений. Для них необходимо располагать особым оборудованием, в состав которого должны входить электронный штангенциркуль с точностью промеров не ниже 0,01 мм и «электронная рука» для нахождения координат точек в пространстве 2D или 3D. Для определения размера листовой поверхности (по международному соглашению учитывается только верхняя поверхность листьев) предложено много прямых и косвенных методик (Алексеенко, 1959; Фулга, 1965; Боханова, 1969 и др.), которые должны подбираться в соответствии с поставленной задачей.

Сравниваемые растения или их части могут иметь очень разные размеры или находиться в разном онтогенетическом состоянии. В таких ситуациях для получения сопоставляемых величин исходные данные необходимо нормировать на единицу размера растения или на единицу срока жизни растения.

Во всех случаях использования морфометрии выборки должны быть случайными и репрезентативными, что обеспечивается методикой отбора образцов и оценкой дисперсии. Растения – многопризнаковые биологические объекты, и для обработки полученного материала в большинстве случаев необходимо прибегать к многомерным методам математической

статистики: кластерному анализу, анализу главных компонент или дискриминантному анализу. Эти методы полезны как для решения задач таксономии и микроэволюции, так и экологии фитопопуляций (Злобин, 2008б).

Для обработки первичных данных морфометрических исследований предложено много компьютерных программ. Особенно следует рекомендовать некоммерческую программу PAST, разработанную О. Хаммером.

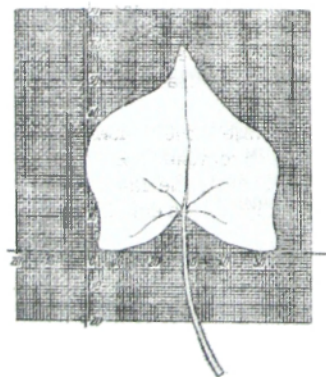
### Методический блок

#### **Определение площади листьев у растений редких видов**

Площадь листовой поверхности у растений является одним из важнейших показателей их состояния. Определение площади листьев обычными методами связано с их отделением от растения, и для работы с редкими видами растений такие методы оказываются непригодными. У редких видов растений площадь листьев определяется с помощью неразрушающих приемов. Это делается путем их промеров без отделения от растения с последующим определением площади листьев на основе уравнений множественной регрессии.

Возможен и другой метод. В осенний период собирают 25–50 листьев изучаемого растения. Это делается после их опадения, или листья отделяют от растения непосредственно перед этим. Листья подсушивают в гербарном прессе, главным образом для придания им плоской формы.

Такие листья выкладывают на миллиметровую бумагу и точно обводят их контур. Подсчет числа клеточек позволяет оценить площадь каждого листа с точностью до нескольких квадратных миллиметров (рис. 7.1).



**Рис. 7.1.** Измерение площади листа с помощью миллиметровой бумаги (по Т.Н. Бельской, 1949)

	1 A	2 Ll	3 Ls
1	15.3	5.5	4
2	35.7	9	6
3	14.3	4.5	4.2
4	44.7	8.5	7.5
5	39	10	6
6	41.8	11.5	5.5
7	38.3	8.5	6.5
8	15	7.5	3
9	30.6	8	5
10	47.5	10.5	6.5

**Рис. 7.2.** База данных для листьев *Listera ovata*: A – площадь листовой пластинки; Ll – длина листовой пластинки; Ls – ширина листовой пластинки

Одновременно для каждого листа проводят промеры, определяя ширину и длину листовой пластинки. Для листьев сложной формы могут вводиться дополнительные промеры.

Полученные данные вносят в базу данных. На рис. 7.2 приведен пример такой базы данных для листьев *Listera ovata* с измерением их длины и ширины.

Полученный материал обрабатывают методом множественного регрессионного анализа. Его результаты приведены на рис. 7.3. Интерес представляет столбик B, в нем приведен свободный член уравнения регрессии и коэффициенты для длины и ширины листовой пластинки. В рассматриваемом примере они соответствуют уравнению регрессии:

$$A = -24,065 + 2,93 \cdot Ll + 5,87 \cdot Ls.$$

Полученное уравнение отличается высокой статистической достоверностью: в столбце *p-level* для всех параметров уравнения *p* много меньше 0,05.

	Beta	Std. Err. of Beta	B	Std. Err. of B	t(7)	p-level
Intercept			-24.0654	2.351636	-10.2335	0.000018
Ll	0.490463	0.049764	2.9307	0.207357	9.8557	0.000024
Ls	0.626245	0.049764	5.8696	0.406442	12.2642	0.000005

**Рис. 7.3.** Результаты регрессионного анализа параметров листовой пластинки *Listera ovata*

Проверка на другой партии листьев *Listera ovaia* и дальнейшее использование полученного уравнения показали его полную валидность.

Для ряда редких видов орхидных описанная методика с дополнительным разделением листьев на верховые, срединные и низовые с успехом была использована С.С. Белан (2012), у водных редких видов растений – Ю.Л. Схляром (2012).

Возможен и еще один способ с использованием компьютерной программы UTHSCSA Image Tool (версия 3.0). В этом случае листья изучаемого растения сканируют и их образы последовательно вводят в данную программу. Она позволяет с большой точностью (в пикселях) прямо оценивать площадь листа, сделать любые линейные промеры и определить любые углы. Регрессионное уравнение после этого получают описанным выше способом.

### Методический блок

#### **Анализ морфологической структуры особей на основе методов простой морфометрии**

Оборудование, необходимое для морфометрических исследований, не сложное: точные электронные весы, набор линеек, рулетка, миллиметровая бумага, штангенциркуль. Возможности простого морфометрического анализа и этапы его проведения проиллюстрированы на примере особей растений популяции *Platanthera chlorantha*, произрастающих на территории Национального природного парка «Деснянско-Старогутский».

Морфометрический анализ особей этой популяции проводился А.А. Клименко на протяжении трех лет (2009–2011), вегетационные периоды которых отличались погодными условиями. Учитывались семь основных параметров особей:  $h$  – высота,  $Lfl$  – длина соцветия,  $Nfl$  – число цветков,  $Ll$  – длина листа,  $Sl$  – ширина листа,  $aL$  – средняя площадь одного листа,  $A$  – общая площадь листовой поверхности.

На основании полученного фактического материала для каждого морфопараметра вычислялись средние значения, ошибки среднего арифметического и коэффициенты вариации за 2009, 2010 и 2011 годы (табл. 7.2). Статистическая достоверность разницы средних значений морфологических параметров проверялась с помощью дисперсионного анализа (табл. 7.3).

Установлено, что из семи параметров по годам статистически существенно были различными  $h$  – высота растений,  $Lfl$  – длина соцветия,  $Sl$  – ширина листа,  $aL$  – средняя площадь одного листа.

Изменчивость изучаемых признаков лежала в диапазоне от 11 до 40%, т.е. от очень низкой до высокой. В 2009 и 2010 годах наиболее изменчивыми были размер отдельного листа и размер общей листовой поверхно-

Таблица 7.2. Изменения морфометрических параметров *Platanthera chlorantha* за три последовательных года

Параметр	Год					
	2009		2010		2011	
	$\bar{x} \pm s_x$	v, %	$\bar{x} \pm s_x$	v, %	$\bar{x} \pm s_x$	v, %
<i>h</i>	58,5 ± 1,96	15,7	50,6 ± 0,98	11,5	44,6 ± 3,66	25,6
<i>Lfl</i>	21,3 ± 1,29	28,4	14,7 ± 0,54	21,9	12,4 ± 1,48	38,5
<i>Nfl</i>	21,2 ± 1,61	35,6	18,5 ± 0,91	28,9	16,5 ± 1,84	35,3
<i>LI</i>	17,9 ± 0,80	21,2	16,8 ± 0,49	17,2	16,2 ± 0,60	11,8
<i>SI</i>	6,9 ± 0,39	26,8	6,2 ± 0,23	21,8	5,6 ± 0,22	12,4
<i>aL</i>	85,8 ± 7,38	40,4	71,6 ± 4,62	38,2	60,4 ± 3,66	18,8
<i>A</i>	171,6 ± 14,78	40,4	143,3 ± 9,25	38,2	120,8 ± 7,20	18,9

Таблица 7.3. Результаты дисперсионного анализа морфометрических параметров *Platanthera chlorantha* за три года учетов

Параметр	Степень свободы, <i>df</i>	Критерий Фишера, <i>F</i>	Уровень достоверности, <i>p</i>
<i>h</i>	64	11,95	0,000 039
<i>Lfl</i>	64	19,43	0,000 000
<i>Nfl</i>	64	2,32	0,105 692
<i>LI</i>	64	1,24	0,295 240
<i>SI</i>	64	3,12	0,500 000
<i>aL</i>	64	3,14	0,049 941
<i>A</i>	64	3,13	0,050 264

сти. В 2011 году, очевидно, как результат сильной засухи 2010 года, наиболее изменчивыми у *Platanthera chlorantha* оказались параметры генеративной группы: число цветков в соцветии и длина соцветия.

Дополнительная проверка с помощью теста Шеффе показала, что в целом по группе анализируемых признаков морфологическая структура растений статистически достоверно отличалась между 2009 и 2010 г. ( $p = 0,0025$ ) и между 2009 и 2011 г. ( $p = 0,0013$ ). Различия растений по морфологическим признакам между 2010 и 2011 гг. были статистически недостоверными ( $p = 0,1251$ , что больше, чем 0,05).

На основании полученных средних значений были составлены радиальные диаграммы – морфограммы (рис. 7.4).

Морфодиаграммы позволяют визуально сопоставлять сходство и различия морфологической структуры особей по разным годам исследования (как в данном случае) или особей из разных локальных популяций.

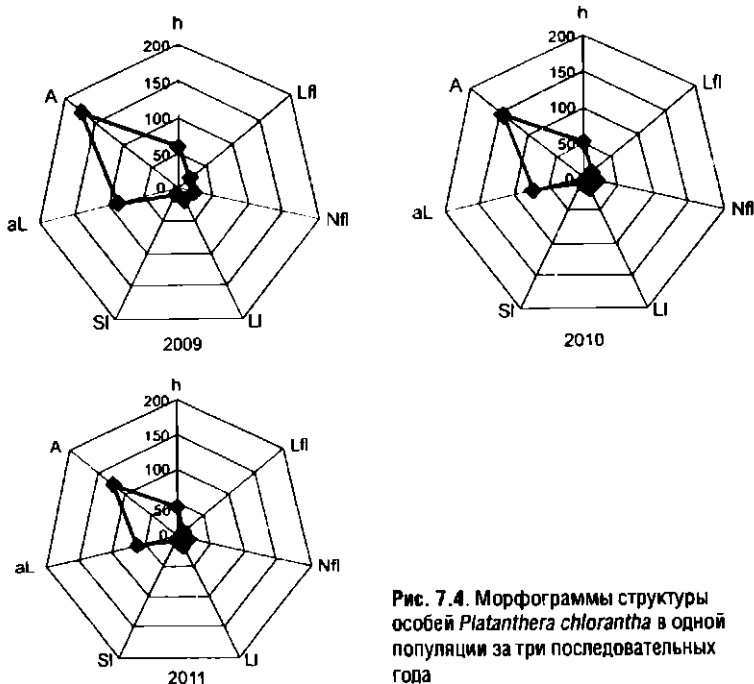


Рис. 7.4. Морфограммы структуры особей *Platanthera chlorantha* в одной популяции за три последовательных года

При анализе морфологической структуры растений не следует упускать из вида их модульную организацию. В зависимости от условий произрастания у особей растений может изменяться не только размер отдельных структур, но и их число (число боковых побегов, число листьев и др.).

## 7.2. Аллометрический анализ

Аллометрический анализ направлен на выявление соотношений в формировании разных частей растения. Главным результатом исследований в области аллометрии явилось доказательство того, что аллокация веществ в разные органы растений и их рост неравномерны и подчиняются довольно сложным закономерностям. Как подчеркивали С.Ф. Котов и О.М. Грузинова «форма особи – это результат диф-

ференциального роста частей или метрик организма в процессе онтогенеза, то есть результат аллометрии» (Котов, 2009 :36).

В настоящее время основными направлениями в исследовании аллометрии являются:

- а) онтогенетическое (Pigliucci, 1997; Shipley, 2002);
- б) эволюционное (Niklas, 2001; Langlade, 2006);
- в) экологическое (Grantz, 2000);
- г) популяционно-фитоценотическое (Weiner, 1992; Репецкая, 2001; Котов, 2009).

В первом случае аллометрические связи анализируются в масштабе онтогенетического времени, во втором – в масштабе эволюционного процесса, а в третьем и четвертом исследуются изменения аллометрических связей в организме в условиях внутривидовой и межвидовой конкуренции, а также на фоне действия на них простых или комплексных экологических и ценологических факторов.

В аллометрии растений существует два концептуально различных подхода. Один из них рассматривает аллометрию как анализ отношений фитомассы структурных частей растения в определенный момент времени, другой – как переход от роста растения как целого к приоритетной аллокации веществ в отдельные структуры (Müller, 2000). Фактически здесь нет противоречия, так как статичный и динамичный подходы лишь дополняют друг друга.

Аллометрические данные не только позволяют выявить закономерности формообразования у редких видов растений и траектории аллокации ресурсов. Они полезны и для разработки прогностических моделей, когда по размеру одного органа оценивается размер другого, мало поддающегося прямой оценке. Работы по изучению действия экологических и ценологических факторов на аллометрические отношения у редких видов растений пока остаются единичными (Weiner, 1992; Grantz, 2000). Мало данных в отношении реальных аллометрических связей разных органов растений, не даны оценки устойчивости коэффициентов аллометрии и амплитуде их варьирования.

Размер – одно из основных понятий аллометрии. Он обычно включает четыре основные составляющие, аллометрические отношения между которыми изучаются в первую очередь:

- 1) общая фитомасса растения (г, кг);
- 2) поверхность листьев и других фотосинтезирующих частей ( $\text{см}^2$ ,  $\text{м}^2$ );
- 3) высота растения и длина отдельных побегов (см, м);
- 4) число отдельных частей (побегов, ветвей, цветков или плодов) (шт.).



К этим базовым параметрам в зависимости от жизненной формы растения добавляется ряд других (разветвленность, кустистость и т.п.), так что общее число количественных параметров достигает 25–35. Их перечни приводятся в ряде специальных работ (Hunt, 1978; Злобин, 1989).

За всеми формами проявления аллометрии стоит один механизм – доступность ресурсов для роста и их аллокация, т. е. перераспределение и транспортировка в ту или иную часть растения. Аллокация веществ в отдельные структурные части растений оказывается обусловленной многими факторами – от жизненной формы растений до условий их произрастания. Генерализованным направлением аллокации является последовательное обеспечение материально-энергетическими ресурсами сначала вегетативных органов, а затем репродуктивных структур (Злобин, 2000б). В итоге распределение ресурсов во времени оказывается асимметричным. Аллометрический анализ является одним из основных инструментов для изучения процессов аллокации.

Теоретические основы аллометрии базируются на дифференциальных уравнениях. Формирование двух структурных частей растений  $x$  и  $y$  во времени выражается как  $dx/dt$  и  $dy/dt$ , а их соотношение может быть записано следующим образом:

$$\frac{dy/dt}{y} = \alpha \frac{dx/dt}{x},$$

где  $\alpha$  – коэффициент пропорциональности, уравнивающий разницу в скорости формирования органов  $x$  и  $y$ .

Последовательно исключив из дифференциального уравнения  $dt$  и проинтегрировав его, получают основное уравнение аллометрии:

$$y = bx^\alpha,$$

где  $x$  и  $y$  – количественные оценки величины организма и/или его отдельных структурных частей;

$\alpha$  – коэффициент аллометрии.

Коэффициент  $b$  неоднократно пытались биологически интерпретировать, но пока однозначного объяснения его величины не найдено. Приходится рассматривать его как экспериментальную константу, которая в основном зависит от размера анализируемых структур растения.

Содержательная интерпретация проводится в отношении коэффициента аллометрии. При  $\alpha = 1$  отношения оцениваются как изомес-

трические, при  $\alpha > 1$  имеет место положительная аллометрия, а при  $\alpha < 1$  аллометрия отрицательная. При условии использования сопоставимых единиц измерения им соответствует схема на рис. 7.5.

В случае изометрии приведенное уравнение сводится к виду  $y = bx$ . Представление об изометрии может дать последовательное увеличение исходного негатива в фотографии или растягивание картинки на экране компьютера: видимые размеры каждой части объекта будут увеличиваться, но соотношение между ними будет оставаться постоянным, т.е. эти части будут изометричными. При положительной аллометрии одна структура формируется быстрее, чем связанная с ней другая, а при отрицательной аллометрии – медленнее.

Для упрощения расчетов и лучшей геометрической интерпретации основное уравнение аллометрии используют в логарифмической форме:

$$\lg_{10}y = \alpha \lg_{10}x + \lg_{10}b.$$

Такое преобразование имеет двойной смысл: во-первых, оно удобно для составления таблиц и графиков, используемых для определения значений  $y$  по величине  $x$  (они прямолинейны), а, во-вторых, при этом прямо определяется величина коэффициента аллометрии  $\alpha$ .

Коэффициенты  $\alpha$  отражают важные особенности растений. Они неодинаковы у видов разной таксономической принадлежности, существенно изменяются по эколого-ценотическим градиентам и поэтому дают много ценной биологической информации (Суле, 1984; Broad, 1998; Kollmann, 2004; Weiner, 2004 и др.). Изменчивость

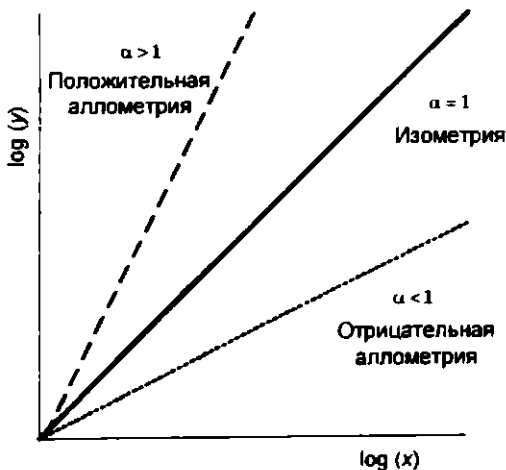


Рис. 7.5. Графическое представление основных типов аллометрических отношений

коэффициентов аллометрии является свидетельством высокой пластичности формообразовательного процесса у растений, когда гибкое изменение траекторий аллокации обеспечивает целостность растения и его жизнеспособность в неблагоприятной среде. Имеющийся в литературе материал показывает, что на особенностях аллокации у трав в первую очередь сказывается характер стресс-факторов. Одни из них вызывают компенсаторную адаптацию с увеличением значений коэффициентов аллометрии, другие – общее угнетение, и тогда коэффициенты аллометрии становятся меньше 1.

Ряд исследователей обнаружили, что величина коэффициента аллометрии оказывается кратной 4 (Niklas, 2001, 2004; Niklas, Enquist, 2003; West, Brown, 2005; Niklas, 2006). Так, действительно, коэффициент аллометрии для общей массы тела растений с его поверхностью близок к  $3/4$ , со скоростью роста и высотой дерева –  $1/4$  и т.п. Тем не менее, принимать эти факты как универсальный закон в настоящее время вряд ли возможно, так как существуют данные, противоречащие такому упрощенному представлению о формообразовании живых организмов. Многими авторами показано, что коэффициент аллометрии у ряда видов древесных пород для диаметра на высоте груди с фитомассой ствола равен 2,39, с фитомассой ветвей – 2,55, с общей надземной фитомассой – 2,38. У лиственницы в зависимости от условий произрастания коэффициент аллометрии для диаметра ствола и высоты дерева равен 0,53 и 0,47, меняясь в зависимости от условий произрастания и т.п. (Кнорре, 2005). Во всех этих последних случаях коэффициент аллометрии не является кратным 4.

Традиционная аллометрия развивается в основном как двумерная, т.е. исследует связь двух морфоструктурных параметров. Но возможен и другой подход: анализ формирования некоторой структурной части растения как обусловленной двумя, тремя или большим числом других структур. Это дает право подразделить аллометрию на две основные формы – двумерную и многомерную.

Желательность дополнения традиционной двумерной аллометрии многомерными оценками подчеркивал Б. Шипли (Shiple, 2004). Многомерной аллометрии соответствует уравнение:

$$\lg_{10}y = \alpha_1 \lg_{10}x_1 + \alpha_2 \lg_{10}x_2 + \dots + \alpha_n \lg_{10}x_n + \lg_{10}b.$$

Коэффициенты  $\alpha_1$ – $\alpha_n$  могут быть вычислены по методике Жолдикера (Jolicœur, 1963) с использованием анализа главных компонент. При этом основная ось пространства главных компонент рассматривается как некоторая обобщающая оценка размера каждой особи, по

отношению к которой вычисляются частные коэффициенты аллометрии путем деления нагрузки для данного параметра на среднюю нагрузку для всех морфопараметров, включаемых в анализ.

В случаях двумерной и многомерной аллометрии результирующий параметр должен быть наиболее тесно связан с прямо учитываемым параметром и инвариантен по отношению к другим параметрам. Поэтому алгоритмы вычисления коэффициентов аллометрии оказываются исключительно важными, поскольку от их эффективности зависит выявление действительно весомых и статистически достоверных аллометрических связей и исключение из рассмотрения инвариантных переменных.

Один из аспектов аллометрии связан с так называемым золотым сечением. *Золотым сечением* называют такое соотношение, при котором целое ( $c$ ) так относится к большей его части ( $b$ ), как большая часть относится к меньшей ( $a$ ), т.е.  $c : b = b : a$ . Соотношение таких отрезков выражается дробью  $0,618\dots$ , которая в свою очередь ведет к так называемой последовательности Фибоначчи. Формально ряд Фибоначчи составляет последовательность чисел, в которой каждый член, начиная с третьего, равен сумме двух предыдущих. Отношение двух соседних чисел в ряду Фибоначчи равно примерно  $0,618$ . Оказалось, что целый ряд соотношений в морфологической структуре растений соответствуют золотому сечению (Лаврус, 2007; Джан, 2006; Блохина, 2005). Вероятно, в основе этих закономерностей лежат биомеханические предпосылки. Было показано, что построение спиралей в цветках многих видов растений, подчиняющееся числам Фибоначчи, связано с асимметрией деления клеток (Klar, 2002).

## Методический блок

### **Вычисление коэффициента аллометрии $\alpha$**

Вычисление коэффициентов аллометрии целесообразнее всего проводить с помощью компьютерной программы PAST 2.04 (Hammer, 2002, 2012). Для этого сначала создается электронная таблица, включающая измерения сравниваемых морфометрических параметров особей редкого вида растения.

В опции «модель» выбирается простая линейная модель. Устанавливается  $\log/\log$ . Результаты вычисления и график выводятся в отдельном окне (рис. 7.6). Помимо значения коэффициента аллометрии  $\alpha$  выводятся значения остальных параметров линейной модели: парный

коэффициент корреляции  $r$ , а также его ошибка. Полученные результаты проверяются на статистическую достоверность при уровне  $p < 0,05$ .

В модуле «Модели» программы PAST имеется возможность реализации многомерной регрессии в трех вариантах: а) одна независимая переменная и несколько зависимых; б) одна зависимая переменная и несколько независимых; в) несколько независимых и несколько зависимых переменных.

Кроме того, пакет PAST содержит специальный модуль для проведения многомерной аллометрии. При использовании многомерной морфометрии коэффициенты  $\alpha_1 - \alpha_n$  вычисляются по методике П. Джоликея (Jolliffe, 1963) с использованием анализа главных компонент.

В качестве примера приведена оценка аллометрии числа листьев и числа цветков у особей трех популяций *Pulsatilla patens* (рис. 7.7). На основании проведенного анализа установлено, что все значения коэффициента аллометрии меньше 1. Это свидетельствует о преобладании аллокации веществ в листья по сравнению с вкладом в формирование цветков.

В другом случае были вычислены значения коэффициента аллометрии для соотношения размера листовой поверхности и числа формируемых цветков у *Epipactis helleborine* за три последовательных года: 2009, 2010 и 2011 (рис. 7.8). Оказалось, что в первые два года коэффициент  $\alpha$

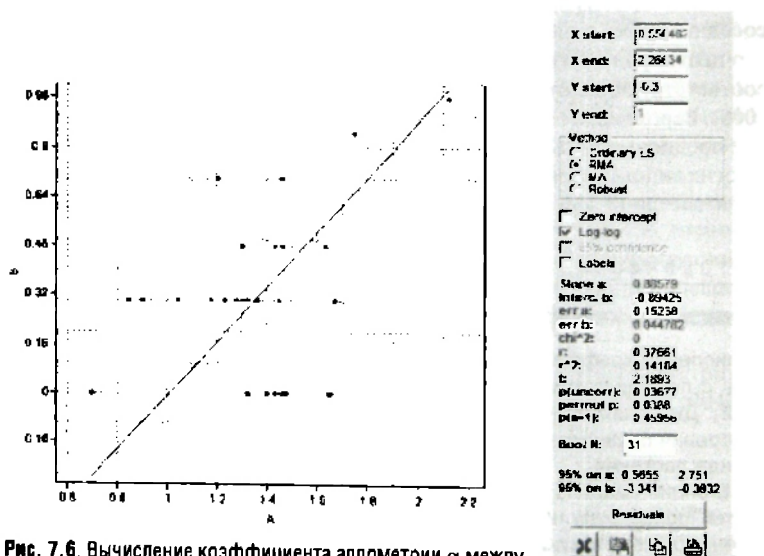
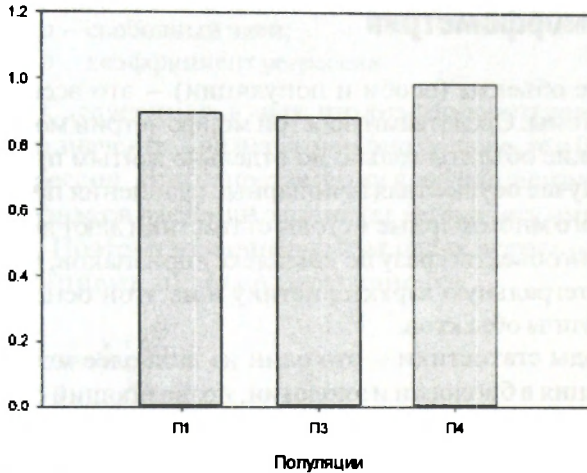
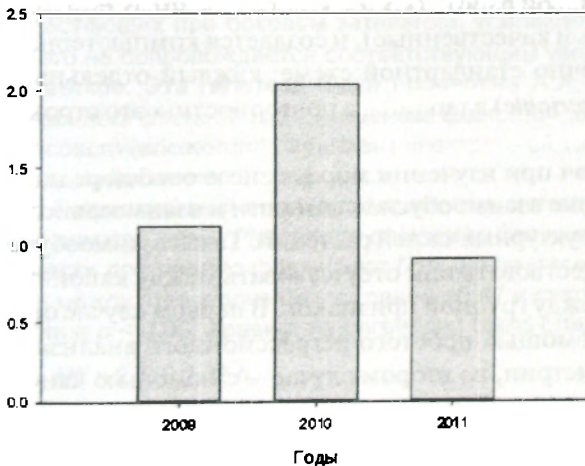


Рис. 7.6 Вычисление коэффициента аллометрии  $\alpha$  между числом листьев и числом цветков у особей *Pulsatilla patens* (популяция № 3)



**Рис. 7.7.** Значения коэффициента аллометрии альфа ( $\alpha$ ) для соотношения числа листьев и числа цветков у растений *Pulsatilla patens* в разных популяциях

составлял 1,126 и 2,039 соответственно. Это свидетельствует о преобладающей аллокации веществ в генеративные структуры. Но в 2011 году положение изменилось: коэффициент аллометрии снизился до 0,906, а это говорит о преобладании аллокации веществ в листья. Вероятно, это было связано с особенностями погодных условий в 2010 году.



**Рис. 7.8.** Значения коэффициента аллометрии альфа (соответственно) для соотношения размера листовой поверхности и числа цветков у растений в популяции *Epipactis helleborine* за три последовательных года: 2009, 2010 и 2011

### 7.3. Многомерная морфометрия

Биолого-экологические объекты (особи и популяции) — это всегда многопризнаковые системы. Средствами простой морфометрии можно охарактеризовать такие объекты только по отдельно взятым признакам или в лучшем случае осуществлять попарные сравнения признаков. В отличие от этого многомерные методы статистики дают возможность анализировать объекты сразу по комплексу признаков, давать им целостную, интегральную характеристику и на этой основе сравнивать большие группы объектов.

Многомерные методы статистики — это один из наиболее мощных приемов исследования в биологии и экологии, позволяющий обнаружить скрытую в исходных данных информацию. Особенно актуален такой подход для анализа популяций редких видов растений. Длительное время подобные методы были малодоступными из-за большого объема вычислений, но современная компьютерная техника сняла такие ограничения.

При изучении особей в качестве признаков выступают их структурные особенности, популяций — наборы параметров, которые характеризуют популяцию, фитоценозов — геоботанические описания. Исходные данные при их подготовке для многомерного статистического анализа оформляются одинаково. Определяется перечень признаков особей, популяций или фитоценозов из числа тех, учет которых можно использовать и качественные, и создается компьютерная база данных по достаточно стандартной схеме: каждый отдельный признак — это столбец (*variable*) в таблице, а повторности — это строки (*cases*).

Одна из важных задач при изучении морфогенеза особей редких растений состоит в оценке взаимообусловленности и взаимозависимости формирования структурных частей растений. Такая взаимообусловленность может существовать или отсутствовать между какой-то парой признаков или между группой признаков. В первом случае она может оцениваться с помощью простого регрессионного анализа в рамках простой морфометрии, во втором случае — с помощью канонического анализа.

Уравнение простой линейной регрессии имеет вид:

$$y = a + bx,$$

где  $a$  – свободный член;  
 $b$  – коэффициент регрессии.

Следует иметь в виду, что коэффициент регрессии зависит от среднего значения признака: чем оно больше, тем больше и коэффициент регрессии. При сопоставлении коэффициентов регрессии для разных признаков растений это может затруднять интерпретацию результатов. Поэтому в сравнительных целях используют безразмерный коэффициент мультипликативности:

$$\alpha = \frac{\bar{y} + b\bar{x}}{\bar{y}}$$

где  $a$  – коэффициент мультипликативности;  
 $b$  – коэффициент регрессии;  
 $\bar{x}$  и  $\bar{y}$  – средние значения сопоставляемых признаков.

### Методический блок

#### **Оценка взаимообусловленности формирования признаков методом регрессионного анализа**

С помощью регрессионного анализа можно устанавливать взаимообусловленность в формировании большого числа структурных частей растений. Например, известно, что у светолюбивых травянистых растений, произрастающих при боковом затенении, усиливается рост стебля в длину, но это не сопровождается соответствующим увеличением числа листьев и цветков. Эта гипотеза была проверена А.А. Клименко в отношении *Platanthera chlorantha* из фитоценоза Querceto-Pinetum coryloso (avellanae)-caricosum (ericetorum). Фрагмент электронной таблицы с исходными данными представлен на рис. 7.9.

Регрессионный анализ зависимости числа цветков от высоты растений показал, что у *Platanthera chlorantha* более высокие растения статистически достоверно формируют больше цветков. Коэффициент корреляции между этими признаками равен +0,47 и статистически достоверен на уровне  $p < 0,05$ . Уравнение регрессии было следующим:

$$Nfl = 2,1 + 0,32 h,$$

где  $Nfl$  – число цветков;  
 $h$  – высота растений.

График, иллюстрирующий изменения числа цветков по мере увеличения высоты растений, приведен на рис. 7.10.



	1	2	3	4	5	6	7
	h	Ll	Nfl	Ll	Sl	al	A
1	68.4	25.5	24	18.7	6.1	76.1	162.2
2	52.6	20.6	19	15.6	6.8	70.8	141.5
3	58.5	20.2	16	15.5	6.1	63.1	126.1
4	46	13	8	13.2	4.7	41.4	82.8
5	40.6	14.5	22	8.3	3.1	17.2	34.3
6	60	21.7	21	17	6.7	76	151.9
7	44	12.5	12	13	4.7	40.8	81.5
8	62.4	23	19	15	5.6	56	112.1
9	71.6	32	23	15.6	6	62.4	124.9
10	46.7	13	23	15.2	4.8	48.7	97.3
11	55.4	22.4	20	18.7	7.7	96	192.1
12	61.8	24.6	36	20.7	7.3	100.8	201.6
13	55.1	10.7	13	19.7	9.8	128.8	257.5
14	58.2	21.5	20	21.5	7.4	106.1	212.2
15	66.3	20.1	16	23.3	6.9	107.2	214.5
16	56.5	20.4	23	20.8	7.5	104.1	208.1

Рис. 7.9. Фрагмент электронной таблицы с морфометрическими данными *Platanthera chlorantha*: *h* – высота, см; *Lfl* – длина соцветия, см; *Nfl* – число цветков, шт.; *Ll* – длина листа, см; *Sl* – ширина листа, см; *al* – средняя площадь одного листа, см<sup>2</sup>; *A* – листовая поверхность, см<sup>2</sup>

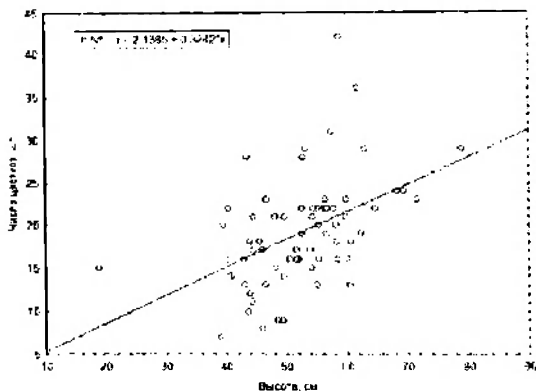


Рис. 7.10. Зависимость числа цветков от высоты растений *Platanthera chlorantha*

Дополнительная проверка линии регрессии с помощью дисперсионного анализа показала, что установленная зависимость достоверна на уровне  $p = 0,000\,052$ . Таким образом, можно высказать гипотезу, что условия освещенности для изучаемой локальной популяции *Platanthera chlorantha* соответствуют уровню теневыносливости этого растения.

По сравнению с описанным методом гораздо больше информации может дать канонический анализ. Канонический анализ – это один из наиболее простых, но эффективных методов многомерной статистики, позволяющий вычислять так называемые канонические корреляции. В математическом смысле канонический корреляционный анализ противоположен дискриминантному анализу. В *дискриминантном анализе* выявляется различие между группами переменных величин, а в *каноническом анализе* устанавливается уровень максимальной связи между ними.

При обычном корреляционном анализе можно находить только корреляцию одной переменной с какой-то другой. Канонический анализ позволяет вычислить корреляцию и уровень ее статистической достоверности между двумя группами параметров (списками переменных). Полезной особенностью канонического анализа является возможность находить коэффициенты канонической корреляции между одной переменной и группой переменных, т.е. один из списков может состоять всего из одной переменной. Такие задачи встречаются в биологии и экологии довольно часто. Например, необходимо установить, как скоррелированы между собой группа признаков вегетативной и генеративной сферы растений или насколько взаимословлены группа экологических параметров и видовой состав некоторого сообщества и т.п.

Математические основы метода канонических корреляций были сформулированы еще в 1936 г. Г. Хотеллингом, но из-за вычислительных трудностей он долго не мог использоваться в практике прикладных исследований в связи с очень большим объемом вычислительных работ. В современных программах для статистического анализа модуль «Канонический анализ» обычно имеет комплексный характер и позволяет для каждого массива данных получать не только канонические величины: канонические коэффициенты ( $R$ ) и канонические веса, – но и обычную матрицу парных коэффициентов корреляции, а также другие, необходимые для интерпретации результатов статистические показатели. Коэффициенты канонической корреляции находятся итерационным методом. Из выведенных значений следует использовать первое – самый большой коэффициент. Канонический анализ позволяет также найти канонические веса, показывающие, какие из переменных первого и второго списков вносят наибольший вклад в общий коэффициент канонической корреляции.

Для проведения канонического анализа объем выборки должен составлять 50–200 повторностей. Уровень статистической достоверности

вычисляется по методу  $\chi^2$ . Эллипсы рассеяния выдаются в виде графиков, позволяющих визуальнo оценить качество исходного материала и решения.

Многомерная модель канонических корреляций представляет собой мощный инструмент исследования и обобщения сложных взаимосвязей между двумя множествами переменных.

### Методический блок

#### **Оценка взаимообусловленности формирования признаков растений методом канонических корреляций**

Основные этапы канонического анализа:

1. Формирование компьютерной таблицы исходных данных.
2. Выбор переменных для первого и второго списка (один из списков может содержать только одну переменную).
3. Вычисление значения  $R$  и оценка уровня статистической достоверности.
4. Визуальный анализ графика канонических переменных: чем больше точек лежит по главной диагонали, тем достовернее решение.

Для иллюстрации возможностей канонического анализа можно рассмотреть зависимость развития генеративных частей растений *Platanthera chlorantha* от сформированности вегетативных органов. Использовалась база данных А.А. Клименко. Фрагмент этой базы данных представлен в гл. 6 на рис. 6.6.

В первый список были включены параметры, характеризующие вегетативные органы растений, во второй – генеративные.

Основные результаты канонического анализа представляются на основной итоговой панели (рис. 7.11). В рассматриваемом случае коэффициент канонической корреляции  $R$  между вегетативными и генеративными структурами равен 0,784 и имеет 100% достоверность ( $p = 0,000\ 00$ ). Он показывает, что развитие генеративных органов *Platanthera chlorantha* в значительной степени зависит от развития вегетативных структур.

Анализ эллипсов рассеивания (рис. 7.12) показал, что в плоскости первых канонических весов между параметрами вегетативной и генеративной сфер растений точки группируются вдоль главной диагонали, что подтверждает достоверность взаимосвязи. Но эта зависимость у редкого вида *Platanthera chlorantha* все же оказалась меньше, чем у 12 массовых видов растений, произрастающих в оптимальных условиях, где, как это было показано Ю.А. Злобиным и др. (2007), коэффициенты  $R$  колебались в амплитуде от 0,906 до 0,999.

В целом, коэффициент канонической корреляции и характер эллипса рассеивания в совокупности свидетельствуют о высокой взаимообуслов-

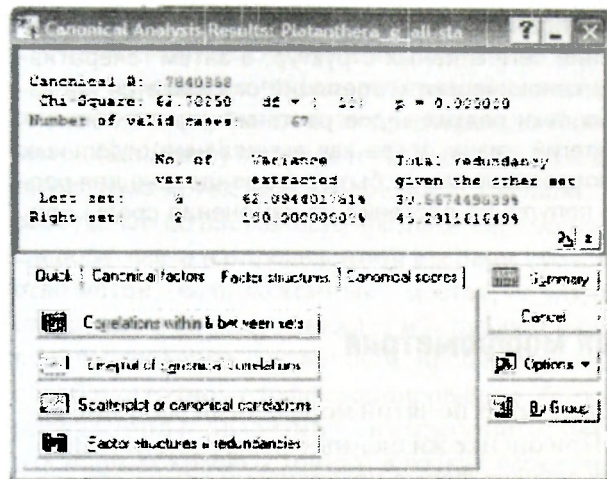


Рис. 7.11. Панель выдачи основных результатов канонического анализа при оценке взаимосвязи вегетативных и генеративных структур *Platanthera chlorantha*

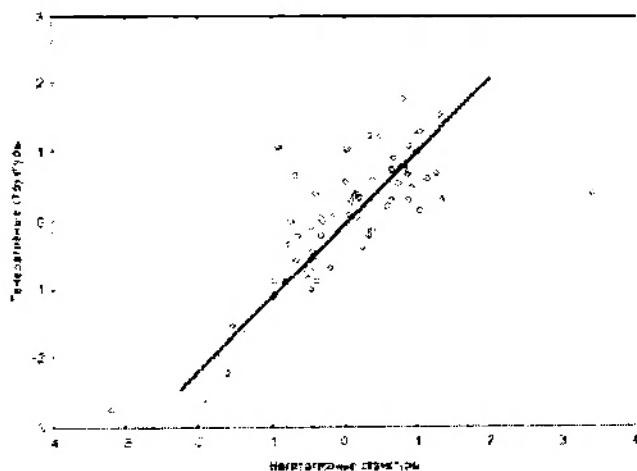


Рис. 7.12. Уровень скоррелированности вегетативных и генеративных структур у особей *Platanthera chlorantha*

ленности в формировании вегетативной и генеративной сферы *Platanthera chlorantha* и наличии общего для каждой особи фонда материальных и энергетических ресурсов. Этот фонд расходуется интегрально. Тактики формирования вегетативных и генеративных структур не антагонистичны,

а последовательно сменяют одна другую: сначала ресурсы растения направлены на формирование вегетативных структур, а затем генеративных. В этой связи анализ канонических корреляций оказывается полезным для сравнительной оценки редких видов растений разных жизненных форм и разных стратегий жизни, тогда как вычисление отдельных парных коэффициентов корреляции может быть рекомендовано для рассмотрения реагирования популяций растений на изменения среды обитания.

## 7.4. Геометрическая морфометрия

Одним из наиболее расплывчатых понятий морфологии растений является понятие формы. При оценке жизненных форм растений, формы их листьев и в других случаях форма практически всегда определяется исходя из субъективных визуальных представлений.

Специальным разделом многомерной морфометрии является геометрическая морфометрия, которая активно развивается последние 30 лет (Bookstein, 1996; Adams, 2004; Eleva, 2010). Цель геометрической морфометрии – объективизация оценки формы отдельных органов растений на основе количественного подхода. Важное достоинство этого метода состоит в возможности сравнивать формы без учета размерных показателей. При этом каждая выделенная форма рассматривается как инвариантная по отношению к размеру, вращению и изменению пространственного положения. В популяционной экологии геометрическая морфометрия имеет перспективу в первую очередь при сравнении формы листьев у редких видов растений.

В геометрической морфометрии под *формой* понимается вся геометрическая информация, которая сохраняется, когда у объекта изменяются его положение, масштаб или когда он подвергается вращению (Zelditch, 2004). Геометрическая морфометрия – достаточно специфическая область морфологии, и в ней сложилась система своих понятий и терминов, для понимания которых создан специальный толковый словарь (Slice, 2009).

Основной процедурой в геометрической морфометрии является оцифровывание форм объектов (у растений это обычно листья) с последующим объективным анализом, направленным на объединение сходных и отделение отличающихся форм. Конечная содержательная цель – установление различий в форме как результата эволюционного процесса, как специфического признака таксона, как проявления

разного онтогенетического состояния растений или как следствие чисто биомеханических причин.

Начальным моментом при проведении геометрической морфометрии является расстановка на предварительно отсканированном объекте меток (*landmark*) в определенных точках объекта. На рис. 7.13 показана система меток на примере листа *Potentilla*. Это очень важный этап работы. Он до настоящего времени зависит от профессионализма исследователя и в определенной степени субъективен. Малое количество меток, расположенных в местах, не дающих правильного представления о форме, искажает и огрубляет форму объекта, а большое количество меток создает шум, препятствующий при статистической обработке точному дифференцированию объектов разной формы. Хотя определенные правила здесь выработаны: метки следует расставлять в основных краевых точках, в точках перелома контура формы – и в биологически существенных точках. Чтобы избежать субъективности в положениях меток, их иногда равномерно расставляют по контуру каждого из сравниваемых объектов. Конечно, в конкретной группе сравниваемых объектов (например, листьев) количество меток и их позиции должны быть однозначно одинаковыми. Объем выборки при проведении сопоставления форм методами геометрической морфометрии должен быть достаточно большим. Специалисты рекомендуют использовать выборки объемом в четыре раза больше, чем количество меток на одном объекте (Павлинов, 2002). Совокупность всех меток, определяющих форму части растения, называют *орбитой*.

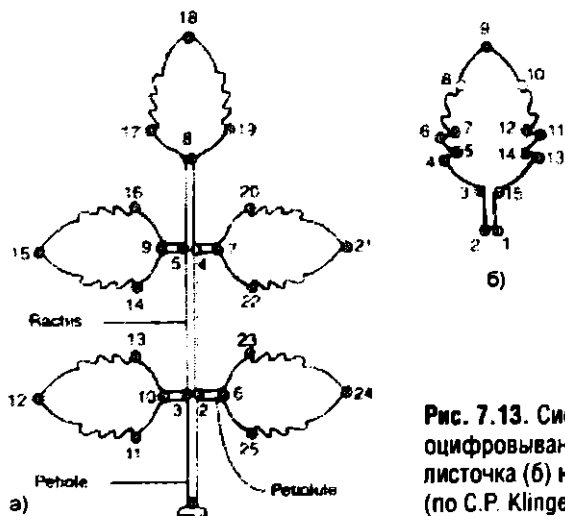


Рис. 7.13. Система меток для оцифровывания листа (а) и отдельного листочка (б) на примере *Potentilla* (по С.Р. Klingenberg, 2012)

Для дальнейшего анализа могут использоваться:

- а) координаты меток в 2D- или 3D-пространстве;
- б) углы между ними;
- в) расстояния между ними.

Результаты представляют в виде матрицы, в которой каждая строка соответствует отдельной метке, а столбики – ее значениям. На этой основе оказывается возможным сравнивать форму двух объектов, например, двух листьев.

Последние два десятилетия развития геометрической морфометрии в основном следует оценивать как «саморазвитие» – поиск и совершенствование методов анализа матриц координат меток. Работы по содержательному решению чисто ботанических задач методами геометрической морфометрии пока единичны. Так, П.А. Волкова и др. (2003) на основании оцифровывания формы поперечного среза через черешок листа получили четкое различие разных видов рода *Drosera*. Информативным было использование методов геометрической морфометрии для установления различий в форме листьев разных видов рода *Alnus* (Ильинский, 2005). А.В. Жуков и др. (2001) методом геометрической морфометрии установили, что у *Betula pendula* техногенный стресс уменьшает разнообразие форм листьев.

Следует иметь в виду, что метод геометрической морфометрии «лишь устанавливает различие в форме, но не может объяснить происхождение этих отличий» (Richtsmeier, 2002 : с. 87). Мощь и перспектива методов геометрической морфометрии в объективизации формы, которая длительное время оценивалась исследователями только субъективно и визуально, неоспоримы. Это одно из активно разрабатываемых направлений морфометрии в ботанике. В определенной степени оно дополняет анализ топографических отношений структурных частей растений, выполняемый с помощью системы Линденмайера (L-system) (Grubert, 2007).

#### Методический блок

### **Определение формы листьев методом геометрической морфометрии**

Технология компьютерной обработки полученных данных при использовании методов геометрической морфометрии требует наличия эталонной формы для анализируемой группы объектов. В качестве такого эталона обычно используют среднюю конфигурацию. Процедура компьютерного

анализа формы объектов описана в специальных работах по геометрической морфометрии (Rohlf, 1993; Павлинов, 2001; Павлинов, 2002 и др.). Основными приемами анализа орбит (матриц) меток являются метод моментов, генерализованное «прокрустово» пространство и метод максимального правдоподобия. Рассматривая их недостатки и преимущества, Й. Рихтсмайер с соавторами (Richtsmeier, 2002) на модельном примере показали, что при существовании различия в форме листьев каждый из методов его выявляет, но у отдельных методов конечные результаты труднее визуализировать и интерпретировать. В принципе сходные результаты дают и такие методы обработки, как метод тонких пластин, деформации и др.

Для обработки исходных данных используются компьютерные программы. Из некоммерческих можно рекомендовать комплекс программ TPS, разработанный в 2003 году Ф. Рольф (Rohlf) (первая из них – TPSDig позволяет оцифровывать любые формы на плоскости как со сканера, так и с компьютерного изображения в формате JPG, а TPSRelv и ряд других предназначены для установления различий в форме объектов) и современную программу MORPHOMETRIKA версия 2.5, составленную П. О’Хиггинс (O’Higgins) и доступную по адресу: <http://hymns.fme.googlepages.com/download-morphologica>. Все эти программы имеют хороший справочный аппарат.

Основными этапами анализа являются следующие:

- а) нанесение на отсканированный объект (лист) меток и получение их декартовых координат, при этом положение меток и их количество на сравниваемых объектах должно быть одинаковым;
- б) установление эталона, в качестве которого берут усредненный объект из полной их выборки;
- в) наложение сравниваемых объектов и приведение их к одному размеру;
- г) выбор вычислительной процедуры и анализ результата.

Разнообразие морфотипов принято оценивать с помощью индекса Шеннона:

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \ln p_i,$$

где  $H$  – индекс Шеннона;

$p_i$  – доля  $i$ -го морфотипа в выборке;

$N$  – общее количество морфотипов, выявленных в выборке.

Данных об изменении формы листьев редких видов растений в разных локальных популяциях в литературе пока нет.



## 7.5. Флюктуирующая асимметрия

Всем живым организмам, и растениям в том числе, свойственна тенденция к формообразованию на основе радиальной или билатеральной симметрии. Она является следствием чисто физиологических отношений: расположение метаболически подчиненных структур при этом оказывается равноправным по отношению к потоку органических веществ, воды и минеральных веществ. Симметрия может рассматриваться как признак оптимального стабильного формообразования, а отклонения от нее – как индикатор воздействия на растение стрессовых факторов (Злобин, 2009).

Различают следующие виды асимметрии:

- а) *флюктуирующую* – случайные, всегда имеющие место незначительные отклонения типично билатеральной структуры от строгой симметричности;
- б) *антисимметрию* – разное развитие левой и правой части билатеральной структуры при случайном характере преобладания то правой, то левой части;
- в) *направленную асимметрию*, при которой у всех организмов данного вида в билатеральной структуре строго преобладает всегда один тип асимметричности: либо левый, либо правый.

Анализ симметрии и асимметрии, начиная с классических работ М. С. Гилярова (1944) и Л. Ван Валена (Van Valen, 1962), широко используется в работах по зоологии и палеонтологии, отчасти в исследованиях ботаников. Анализ современного уровня изученности антисимметрии и направленной асимметрии выполнен А. Пальмером (Palmer, 2005).

Основное внимание при изучении асимметрии уделяется анализу флюктуирующей асимметрии: если значение коэффициента флюктуирующей асимметрии статистически достоверно отличается от величины его нормального варьирования, то это указывает на появление устойчивой несимметричности в строении данной структуры. Коэффициент флюктуирующей асимметрии возрастает при снижении жизнеспособности растений под влиянием различных стрессовых факторов (Kozlov, 1996; Palmer, 2001; Rao, 2002; Llorens, 2003; Кириллова, 2006; Солдатова, 2006; Зорина, 2008 и др.). На этом основании считается, что данные по флюктуирующей асимметрии пригодны для биоиндикации качества среды обитания (Захаров, 2000; Leung, 2000; Булатова, 2009; Хузина, 2011).

Но есть и другие данные. Е.А. Власова и соавторы (2006) показали, что у рдеста пронзеннолистного, напротив, при росте в загрязненных водоемах симметричность листьев становилась более выраженной, т.е. коэффициент асимметрии становился ниже. Это не ставит под сомнение сам анализ флюктуирующей асимметрии как индикатор хода формообразования у растений, но подчеркивает, что отклонения от средней нормы, вызванные разными типами стрессовых факторов, возможны как в сторону увеличения асимметричности структуры, так и в сторону ее снижения.

Интерпретация выявленного смещения коэффициента флюктуирующей асимметрии не так проста и однозначна. Было установлено, что помимо действия стрессовых факторов асимметрия билатеральных и радиальных структур может возникать как следствие эпистаза генов, когда действие одной аллельной пары генов блокируется другой, неаллельной парой генов, что может происходить вследствие гибридизации и при некоторых микроэволюционных процессах (Leamy, 2005). Осложняет интерпретацию и то, что у разных структурных частей живых организмов один и тот же стресс вызывает неодинаковые смещения в их исходной симметричности (Badyaev, 2005). Морфометрический анализ флюктуирующей асимметрии только выявляет факт ее выхода за среднюю норму, но не устанавливает его причину.

В ботанических, пока немногочисленных, исследованиях основным объектом являются листья растений с их выраженной билатеральной симметрией и реже побеги с радиальной симметрией (Kozlov, 2001). При оценке билатеральной асимметрии учету подлежат две группы параметров:

- 1) характеризующие форму;
- 2) характеризующие размер левой и правой части билатерального органа соответственно.

Это достигается тем, что соответствующие промеры делаются в единицах длины и измеряются углы в радианах. Явления симметрии и асимметрии радиальных структур (стебель) пока остаются мало исследованными.

## Методический блок

### Вычисление индекса флюктуирующей асимметрии

Техника вычисления величины коэффициента флюктуирующей асимметрии может быть разной: базироваться на расстояниях меток от центральной оси, на их координатах или на углах между ними. А. Пальмер (Palmer, 1994) описал целый ряд методов для вычисления коэффициента флюктуирующей асимметрии. Обычно используется коэффициент, вычисляемый по формуле:

$$FA = \sum (|L - R| / (L + R) / 2),$$

где  $L$  и  $R$  – абсолютные значения учитываемых признаков по модулю (т.е. без учета знака «плюс» или «минус») для левой и правой части органа соответственно. Итоговая оценка представляет собой среднюю арифметическую  $FA$  для репрезентативной выборки

На рис. 7.14 представлены различные типы симметричности билатеральных структур.

Для установления наличия и достоверности различий правой и левой структуры при флюктуирующей асимметрии применяются разнообразные методы многомерной математической статистики. Таких алгоритмов известно уже более 18 (Palmer, 1994; Гелашвили, 2004). Вычисления можно делать по специальному EXCEL-бланку, разработанному А. Пальмером и доступному для скачивания по адресу: <http://www.biology.ualberta.ca/palmer/asym/FA/FA-Refs.htm>. Более удобной является некоммерческая компьютерная программа, составленная Ю.А. Злобиным, – FLAS, версия 5.

Для снятия эффекта размера чаще всего прибегают к логарифмическому преобразованию первичных данных. Необходима проверка на тип

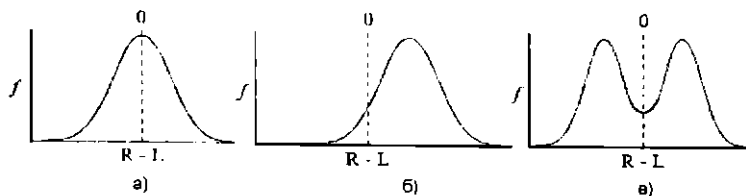


Рис. 7.14. Типы симметричной организации билатеральных структур (по A.R. Palmer, 2005):

$L$  – левая сторона симметричной структуры;  $R$  – правая сторона симметричной структуры;  $f$  – частоты;

*a* – флюктуирующая асимметрия  $R - L = 0$ , нормальное статистическое распределение;

*б* – направленная асимметрия  $R - L \neq 0$ , нормальное статистическое распределение;

*в* – антисимметрия  $R - L = 0$ , равномерное или бимодальное статистическое распределение

статистического распределения, установления наличия или отсутствия направленной асимметрии и нахождения уровня статистической достоверности выявленных эффектов.

Рассмотрим один из наиболее простых способов вычисления коэффициентов флюктуирующей асимметрии. Перед началом массовой компьютерной обработки первичных данных, характеризующих симметрию билатеральных и радиальных структур растений, всегда полезно провести пробный модельный расчет вручную. Эта же модель должна использоваться для проверки работоспособности компьютерной программы.

Ниже приводятся примеры вычисления коэффициентов флюктуирующей асимметрии для меристических и метрических признаков отдельно. Набор этих признаков зависит от морфологической структуры листьев изучаемого растения.

**Меристические (счетные) признаки** учитываются в штуках. Это число листьев на разных сторонах билатерального побега, число листочков у непарно- и парноперистых листьев по их разным сторонам, число зубчиков или жилок на правой и левой стороне листа и т.п.

В модельном примере (табл. 7.4) взяты искусственные небольшие числа для иллюстрации вычислений. Всего взято четыре объекта (листа) и у каждого из них учитывалось по три признака. При проведении полевого исследования следует использовать не менее 25 листьев и не менее пяти признаков.

При обработке данных у каждой пары случаев подсчитывается число несовпадающих чисел в правой и левой частях билатеральной структуры, эти данные заносятся в соответствующий столбик и строку. Для расчета коэффициентов асимметрии для каждого объекта (листа, побеги и т.п.) число случаев несовпадения делится на число признаков. Видно, что наиболее выраженную асимметрию имел объект № 2, а минималь-

Таблица 7.4. Расчет коэффициента асимметрии для меристических признаков

№ объекта (листа)	Признак						Число случаев несовпадения	Коэффициент асимметрии
	1		2		3			
	пр.	лев.	пр.	лев.	пр.	лев.		
1	1	1	1	2	1	2	2	0,667
2	1	0	0	1	1	2	3	1,000
3	1	1	1	1	1	1	0	0,000
4	2	2	2	1	3	1	2	0,667
Число случаев несовпадения	1		3		3		—	—
Коэффициент асимметрии	0,250		0,750		0,750		—	0,583

ную (нулевую) – объект № 3. Аналогично рассчитываются коэффициенты асимметрии по каждому из учитываемых признаков, только здесь число случаев несовпадения делится на число объектов. Оказалось, что наибольший вклад в общую асимметрию вносят признаки № 2 и № 3.

Для вычисления общего коэффициента асимметрии по признакам и объектам сумма полученных частных коэффициентов асимметрии делится на их число. Результаты по столбику и по строчке должны совпадать. В нашем модельном примере для некоторого растения при выборке всего четырех объектов и при учете трех признаков коэффициент асимметрии оказался равным 0,583.

В дальнейшем для проверки статистической достоверности полученного результата должна быть вычислена стандартная ошибка коэффициента асимметрии, а для проверки вклада признаков и объектов (повторностей) проведен дисперсионный анализ. Выполнение этих вычислений для крайне упрощенного модельного примера не имеет смысла.

**Метрические признаки** при изучении асимметрии учитывают в соответствующих единицах: г (мг), см (мм), радианах и др. Обычно используют следующие признаки: длина первой и второй жилки от основания листа, расстояние между первой и второй жилками, угол между главной жилкой листа и первой или второй боковыми жилками, ширина листа от главной жилки направо и налево в самой широкой части листовой пластинки и др.

В табл. 7.5 приведен упрощенный модельный пример вычисления коэффициента флюктуирующей асимметрии для билатеральной структуры. В этом примере было взято четыре объекта (листа), т.е. повторность равна 4, и у каждого объекта с правой и левой стороны учитывалось по пять признаков.

Для вычисления коэффициента флюктуирующей асимметрии использовалась формула вида (Palmer, 1994)

$$FA = \sum (|L - R| / (L + R) / 2),$$

Таблица 7.5. Исходные данные при учете метрических признаков у билатеральной структуры

№ объекта (листа)	Признаки									
	1		2		3		4		5	
	пр.	лев.	пр.	лев.	пр.	лев.	пр.	лев.	пр.	лев.
1	22	20	10	10	15	14	16	14	40	42
2	20	20	8	10	16	17	16	16	40	40
3	20	18	10	12	15	15	16	20	40	39
4	23	20	9	11	14	14	16	17	40	41

где  $R$  и  $L$  – значения метрических параметров для правой и левой стороны билатеральной структуры соответственно.

Вычисления проводят для каждой ячейки отдельно с учетом двух значений для правой и левой части по формуле

$$A = \frac{X_{iR} - X_{iL}}{X_{iR} + X_{iL}}$$

Вычисления проведены с использованием компьютерной программы FLAS\_5. Полученные результаты приведены в табл. 7.6.

После заполнения ячеек таблицы соответствующими величинами «объект / признак» вычисляются средние значения коэффициентов асимметрии для каждого из объектов (повторностей) и для каждого признака путем деления суммы по строчкам на число признаков и суммы по столбикам на число объектов. Как и при анализе коэффициентов асимметрии для меристических признаков, на этом этапе можно содержательно оценить вклад каждого из признаков в асимметрию. В модельном примере наибольший показатель асимметрии у признака № 2, а наименьший – у признака № 5. Аналогично можно посмотреть, насколько удачно были подобраны повторности (объекты). Значения  $FA$  лежат в амплитуде от 0,028 до 0,054, т.е. изменяются почти в два раза, что указывает на необходимость значительно увеличить число повторений для получения содержательного результата.

В заключение вычисляется общий коэффициент асимметрии  $FA$ . Он, естественно, одинаков для суммы признаков и для суммы объектов.

После овладения методом вычисления коэффициента флюктуирующей асимметрии расчеты в отношении полученного исходного материала

Таблица 7.6. Коэффициенты флюктуирующей асимметрии для метрических параметров

№ объектов	Признак					FA для объектов
	1	2	3	4	5	
1	0,048	0,000	0,034	0,067	0,024	0,035
2	0,000	0,111	0,030	0,000	0,000	0,028
3	0,053	0,091	0,000	0,111	0,013	0,054
4	0,070	0,100	0,000	0,030	0,012	0,042
FA для признаков	0,043	0,076	0,016	0,052	0,012	–
Общее значение FA для признаков	0,040					–
Общее значение FA для объектов	–					0,040

рекомендуется проводить, используя компьютерные программы. Это экономит время и гарантирует от чисто арифметических ошибок. Ошибки при компьютерных технологиях возможны только при вводе исходных данных, который требует внимательности и аккуратности.

## 7.6. Морфометрия во времени – рост

Морфометрические показатели состояния растений могут рассматриваться не только в какой-то фиксированной фазе их состояния, но и по шкале времени. Это ведет к накоплению данных о росте и формообразовании растений как динамических процессов, охватывающих практически весь онтогенез. Традиционная описательная морфология растений не включала анализ ростовых процессов растений. Но по мере изучения механизмов формообразования и понимания их существенных изменений в процессе онтогенеза растений стало очевидно, что без оценки особенностей роста растений невозможно представить достоверную картину морфогенеза растений в его динамике.

Рост – интегральное явление, отражающее уровень и соотношение всех физиологических и биохимических процессов, протекающих у растений, и одновременно рост является лучшим индикатором уровня жизнеспособности растений. Рост в общем виде может быть определен как увеличение размера растения и/или его структурных частей. Основным параметром, который характеризует рост, является размер фитомассы растений, высота, а также величина листовой поверхности как такая, что отражает уровень фотосинтетического процесса растений (табл. 7.1).

Для получения обобщающих показателей процесса роста растений в разных условиях используются следующие основные расчетные формулы:

$$AGR = (W_2 - W_1) / \Delta T,$$

где  $AGR$  – абсолютная скорость роста;

$W_2$  и  $W_1$  – размер фитомассы растения во второй и первый сроки регистрации соответственно;

$\Delta T$  – интервал времени в сутках между первым и вторым сроками регистрации. Размерность параметра: г/сутки.

$AGR$  используется для анализа роста растений одного вида, произрастающих в разных условиях, но не пригоден для широких межви-

довых сравнений. В этих случаях применяют другой параметр – относительную скорость роста

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / \Delta T,$$

где  $\ln$  – натуральный логарифм.

Поскольку у растений продукционный процесс обусловлен размером листовой поверхности, то как универсальный показатель часто используется «нетто-ассимиляция», или «чистая продуктивность фотосинтеза», рассчитываемая по формуле

$$NAR = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T} \cdot \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1},$$

где  $A$  – размер листовой поверхности.

Вместо обозначения  $NAR$  часто используют обозначение  $ULR$ , поскольку рост оценивается на единицу ( $\text{см}^2$ ,  $\text{м}^2$ ) листовой поверхности растения.

По предложению Д. Каустон и Дж. Венус (Causton, 1981) оценка роста растений приведенными выше обобщающими параметрами называется *классическим подходом* к анализу роста. Кроме того, рост растения может быть охарактеризован кривыми роста, в которых последовательно на протяжении онтогенеза отражено состояние того или иного метрического или меристического морфопараметра. Этот подход предложено выделять как *функциональный анализ* роста. Его завершают построением кривой роста и ее аппроксимацией логистической функцией или экспоненциальными полиномами 1, 2, иногда 3-го порядка (или другими математическими функциями) с целью получения возможностей для прогнозирования ростового процесса (рис. 7.15).

Функциональный анализ роста – активно разрабатываемая проблема общей морфометрии. Хотя характер большой кривой роста растений давно установлен (Злобин, 2004), выявление конкретных закономерностей сезонного и погодичного роста растений разных жизненных форм является исключительно трудной задачей. По этому поводу Р. Хант заметил, что рост – это «процесс, имеющий слишком комплексный характер для его понимания в деталях или вообще не требующий понимания этих деталей, но практически значимый именно как целостное явление» (Hunt, 1979 : 246). Полностью с этим согласиться нельзя. Изучение закономерностей роста в их конкретном



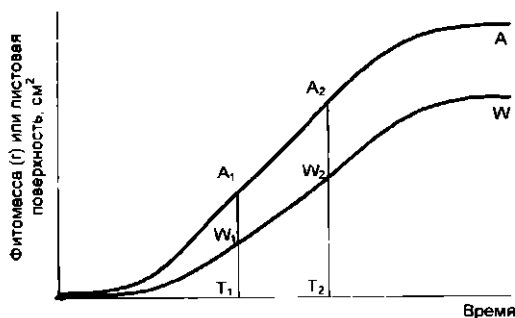


Рис. 7.15. Кривые роста растений и оптимальные сроки учета ростового процесса

выражении оправдано прежде всего тем, что между ростом и продукционным процессом наблюдается наиболее тесная скоррелированность. Поэтому во многих случаях оказывается важным установление закономерностей ростового процесса растений в определенных условиях, в их обусловленности генотипом растения, эколого-ценотической обстановкой в целом и ее отдельными составляющими с оценкой широты нормы реакции ростовых параметров. Оценка динамических ростовых параметров позволяет наиболее точно определять стратегии жизни растений (Garcia-Serrano, 2005). Для редких видов растений анализ ростовых процессов особенно важен, поскольку он является одним из определяющих факторов устойчивости и жизненного состояния особей.

### Методический блок

#### **Построение кривых роста**

Обзор основных методов анализа роста растений дан в работах Й. Квета и Р. Ханта (Květ, 1971; Hunt, 1978, Hunt, 2002, 2004). Для проведения классического и функционального анализа роста разработаны компьютерные программы. Функциональный анализ роста удобнее всего проводить на основе коммерческой программы TableCurve 2D фирмы Systat. Р. Хант написал специальный плагин для Excel, позволяющий быстро проводить все необходимые расчеты для классического анализа роста растений и доступный для некоммерческого использования на сайте <http://aob.oupjournals.org/cgi/content/full/90/4/485/DC1>.

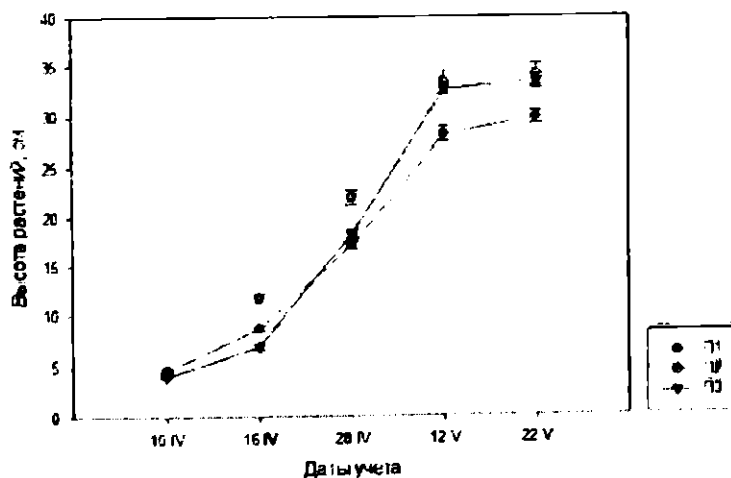
Таблица 7.7. Показатели ростовых процессов у особей трех локальных популяций *Pulsatilla patens*

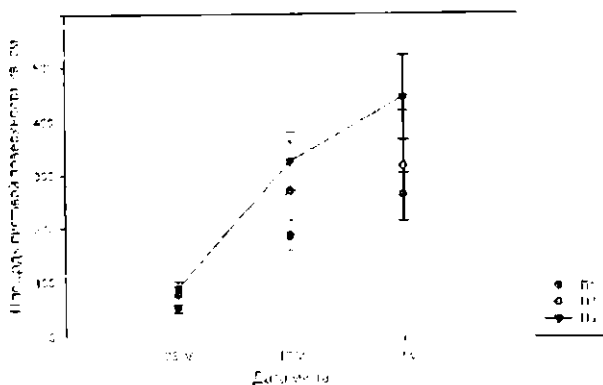
Вид	Показатель ростового процесса			
	AhR, см/день	RhR, см/см/день	AGR, см <sup>2</sup> /день	RGR <sub>A</sub> , см <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> /день
<i>Pulsatilla patens</i> (П1)	0,4089± ± 0,353 90	0,1665± ± 0,014 85	8,3726± ± 0,610 25	0,0608± ± 0,025 75
<i>Pulsatilla patens</i> (П2)	0,4582± ± 0,400 00	0,0167± ± 0,014 95	9,7408± ± 5,138 35	0,0564± ± 0,040 65
<i>Pulsatilla patens</i> (П3)	0,5868± ± 0,464 30	0,0217± ± 0,018 20	14,3754± ± 2,664 65	0,0623± ± 0,031 55

Примечание. AhR – абсолютная скорость роста в высоту, RhR – относительная скорость роста в высоту, AGR – абсолютная скорость формирования листовой поверхности, RGR<sub>A</sub> – относительная скорость формирования листовой поверхности.

Анализ ростовых и формообразовательных процессов у растений выполняется на основании результатов учета в фазу их активного роста (участок «лог-фаза» в кривой роста). Необходимо от 3 до 5–7 учетов, которые проводят с интервалом 5–7 дней. Выборки особей должны быть репрезентативны, при обработке материала необходимо оценивать средние значения, дисперсию, ошибку среднего арифметического, уровень варьирования.

В табл. 7.7 на основе данных А.А. Клименко представлены основные показатели ростового процесса особей *Pulsatilla patens*, вычисленные за

Рис. 7.16. Динамика роста растений *Pulsatilla patens* в высоту



**Рис. 7.17.** Динамика формирования листовой поверхности у растений *Pulsatilla patens* в разных популяциях (П1, П2 и П3)

период активного роста растений (16 апреля – 12 мая). Как видим, по всем показателям ростовые процессы были более активными у особей в популяции П3 из фитоценоза *Pinetum callunoso-hylocomiosum* в сравнении с растениями популяций П1 и П2 из *Querceto-Pinetum corylosoluzulosum* и *Querceto-Pinetum frangulosofestucosum* соответственно.

На рис. 7.16 и 7.17 представлены кривые роста растений *Pulsatilla patens* в высоту и по размеру листовой поверхности соответственно в трех разных локальных популяциях. Видно, что интенсивность роста растений в высоту в сопоставляемых популяциях была очень близкой. По конечному результату несколько меньшими по высоте были растения из популяции № 1. По динамике формирования листовой поверхности растения трех сравниваемых популяций различались более существенно. Лучше всего листовая поверхность развивалась в популяции № 3, значительно меньшим был размер листовой поверхности у растений из популяции № 1.

## 7.7. Целостность морфологической структуры

Важным показателем состояния любой особи растения является уровень ее морфоструктурной и физиологической интегрированности – целостности. Основным методом оценки целостности растения является изучение изменчивости признаков и корреляции между ними. Изменчивость оценивают коэффициентом вариации, а соотношения

между признаками – коэффициентами парной корреляции и коэффициентами канонической корреляции. Последние позволяют устанавливать взаимосвязь между группами признаков (Злобин, 2007). Совокупность коэффициентов корреляции между признаками особей растений составляет матрицу, структура которой отображает силу и степень взаимосвязанности признаков друг с другом.

Морфометрические признаки скоррелированы по-разному. Одни имеют между собой высокие положительные или отрицательные коэффициенты корреляции, для других пар признаков, напротив, характерны низкие значения коэффициентов корреляции, отражающие малую зависимость сопоставляемых структурных частей растения. Корреляция тех или иных признаков не является постоянной во времени и пространстве. В большинстве случаев между морфоструктурными признаками преобладают положительные и довольно высокие значения коэффициентов корреляции. Это особенно характерно для растений, произрастающих в оптимальных условиях. У сильно генетически детерминированных признаков корреляционные связи оказываются стабильными, а для признаков, связанных с адаптивными возможностями растений, они подвижны. Система корреляций морфологических признаков специфична как для отдельных видов растений, так и для особей разного жизненного состояния, составляющих самостоятельную популяцию. Е.Н. Синская (1961) подчеркивала, что наименее скоррелированные признаки часто «обнаруживают более прямую зависимость от факторов среды» и поэтому наиболее пригодны для выявления реакции растений на условия произрастания. Таким образом, оценка системы скоррелированности основных признаков является индикатором состояния растений (Злобин, 1989; Schlichting, 1989).

Под влиянием стресса степень скоррелированности структур растения меняется. В некоторых случаях в стрессовых условиях у растений повышается степень связности корреляционной матрицы и, следовательно, интегрированность морфологической структуры, а в других, напротив, связность матрицы падает в более жестких условиях произрастания (Тихонова, 2004). На этой основе был предложен метод оценки состояния особи растения – корреляционная адаптометрия (Горбань, 1997; Разжевайкин, 2007).

Скоррелированность морфологических структур растений можно рассматривать как показатель целостности растительного организма, его структурной интегрированности. Ю.А. Злобиным (2007) была проведена проверка четырех индексов, предлагаемых разными авторами

для оценки морфологической целостности особей растений. Из них наиболее эффективным оказался индекс целостности, вычисляемый по следующей формуле (Злобин, 1989):

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

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

Матрицы коэффициентов корреляции симметричны, подсчет числа статистически значимых коэффициентов корреляции ведется в этой связи только в одной ее половине, обычно ниже главной диагонали, которая заполнена 1,000. Поскольку вычисления индекса морфологической интеграции основаны на коэффициентах корреляции, выборки должны быть достаточно большими для обеспечения достоверности результата (Миттеп, 2002).

Находит применение и другой коэффициент, оценивающий общую связность корреляционной матрицы (Горбань, 1997)

$$G = \left( \sum_{|r| > \alpha} |r| \right) / n.$$

Но использование этого коэффициента имеет ряд жестких ограничений: у сопоставляемых растений должно учитываться равное число признаков, и объемы выборок также должны быть одинаковыми.

Достаточно эффективным для решения поставленной задачи оказался и факторный анализ, по итогам которого размер вклада в первый фактор является показателем уровня морфологической интегрированности изучаемых растений.

Фактические данные показывают, что в зависимости от условий произрастания уровень морфологической целостности растений может существенно изменяться. Так, В.В. Кричфалуший и Г.М. Мезев-Кричфалуший (1994) установили, что при ухудшении условий произрастания величина индекса  $I$  у птицемлечника зонтичного *Ornithogalum umbellatum* падает с 42 до 35%. Снижение скоррелированности между морфологическими параметрами растений регистрировалось и во многих других случаях. М.М. Ишмуратова и др. (2003) наблюдали это явление у представителей семейства Orchidaceae, А.Д. Монастырева (2008) – у бескильницы *Puccinellia tenuiflora*. С ухудшением

условий произрастания происходит спад морфологической целостности особей у *Platanthera bifolia*, что выражается в снижении индекса морфологической целостности от 0,17 до 0,11 – в различных типах сообществ и от 0,39–0,48 до 0,08 – в различных ценопопуляциях (Федченко, 2010). У *Vaccinium vitis-idaea* стрессовая обстановка также ведет к морфологической дезинтеграции и индекс морфологической целостности снижается с 17,5 до 7,5% (Чиркова, 2007).

Имеет место и противоположный процесс, когда при нарастании стрессов у растений скоррелированность признаков увеличивается. Ряд таких ситуаций описывали Н.С. Ростова (2002), М.М. Ишмуратова и Н.И. Барышникова (2002) и Н.Р. Веселкова (2012). Такое явление указывает на высокую приспособляемость изучаемых ими растений к неблагоприятным условиям произрастания.

Вероятно, достаточно типичный вариант изменения морфоструктурной целостности особей растений по градиенту нарастания стресса описан О.В. Пушкаревой (2011) на примере редкого вида *Epipactis helleborine*, когда по мере воздействия стресса индекс морфологической целостности снижается, но потом возрастает (рис. 7.18). Аналогичная реакция на ухудшение условий установлена и у *Rhodiola iremelica* (Ишмуратова, 2002).

В целом, по проблеме морфологической целостности растений и ее зависимости от эколого-ценотической обстановки и параметров конкретной популяции у редких видов растений проводилось пока

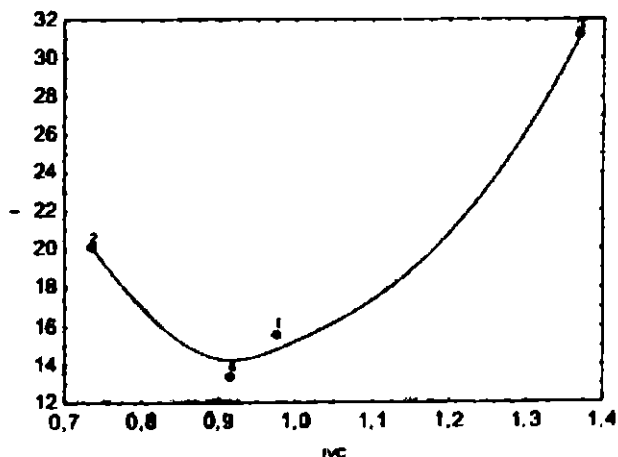


Рис. 7.18. Изменение морфологической целостности (I) *Epipactis helleborine* в ряду ухудшения эколого-ценотических условий (IVC) (по О.В. Пушкаревой, 2011)

очень мало исследований, и делать какие-либо обобщения здесь преждевременно, хотя само по себе данное направление исследований в популяционной экологии растений обещает быть результативным.

## Методический блок

### Расчет индекса морфологической интеграции

Расчет индекса морфологической интеграции начинается с создания электронной таблицы, содержащей набор морфометрических параметров, характеризующих особи популяции. Затем вычисляется матрица коэффициентов корреляции. Для иллюстрации возможностей метода использованы данные А.А. Клименко для двух редких видов растений Национального природного парка «Деснянско-Старогутский» – *Epipactis helleborine* и *Circaea alpina*.

Для 32 особей *Epipactis helleborine* фрагмент такой корреляционной матрицы представлен на рис. 7.19.

В дальнейшем подсчитывается число статистически достоверных коэффициентов корреляции и по формуле вычисляется индекс морфологической интеграции.

Для рассматриваемого примера индекс морфологической целостности, рассчитанный по приведенной выше формуле при числе признаков 12 и числе статистически значимых коэффициентов корреляции 42, оказался равным

Variable	Means	Std Dev	h	Lfl	Nfl	Nl	LI	Sl	al
h	31 73761	9 1104	1 000000	0 641973	0 74595	-0 128162	0 496382	0 494762	0 613563
Lfl	4 3625	3 37436	0 641976	1 000000	0 614121	-0 169995	0 316970	0 317531	0 421310
Nfl	10 3750	5 13527	0 745951	0 614122	1 000000	-0 052877	0 314129	0 416571	0 504797
Nl	4 5000	0 95038	-0 128162	-0 169995	-0 052877	1 000000	-0 168268	-0 138855	-0 180052
LI	9 8156	1 64397	0 496382	0 316970	0 314129	-0 168268	1 000000	0 362483	0 756035
Sl	3 3531	0 77006	0 494252	0 317631	0 416571	-0 138855	0 362483	1 000000	0 877111
al	23 3844	6 02123	0 613563	0 421618	0 504797	-0 180052	0 756035	0 877111	1 000000
A	103 9000	36 79438	0 613563	0 209853	0 504797	0 491516	0 491531	0 747682	0 616213
Nfl/h	0 1537	0 05111	-0 427519	0 672105	0 687365	0 079634	0 476746	0 466303	0 520389
Lfl/h	0 1252	0 06375	-0 365221	0 941755	0 867151	-0 087342	0 181415	0 201021	0 268759
Nfl/A	0 1067	0 05437	0 153816	0 404871	0 039197	0 165018	0 093316	0 141023	0 123264
Nl/A	0 4606	0 22373	0 6538	0 431163	0 2472	0 143421	0 200421	0 216836	0 224407

Рис. 7.19. Фрагмент корреляционной матрицы для группы морфометрических параметров *Epipactis helleborine*. Обозначения признаков: *h* – высота, см; *Lfl* – длина соцветия, см; *Nfl* – число цветков, шт.; *Nl* – число листьев; *LI* – длина листа, см; *Sl* – ширина листа, см; *al* – средняя площадь одного листа, см<sup>2</sup>

$$I = \frac{42}{(12^2 - 12)/2} \cdot 100\% = 63,6\%.$$

В другом случае в популяции *Circaea alpina* из фитоценоза *Pinetum coryloso-caricoso-hylocomiosum* индекс морфологической целостности, рассчитываемый по признакам вегетативных органов растений, составил 13,3%, а в популяции из фитоценоза *Quercetum coryloso-dryopteriosum* с более жестким световым режимом и наличием мощных конкурентов этот индекс был равен только 4,8%, что свидетельствует о снижении морфоструктурной целостности особей этого вида в неблагоприятных условиях.

Сопоставляя особи разных локальных популяций одного и того же вида растения и используя одинаковые наборы признаков, можно установить, в каких из популяций уровень целостности особей снижен, и попытаться установить, какие факторы это вызвали.

Результаты корреляционного анализа можно одновременно использовать для установления признаков растений, которые тесно скоррелированы между собой, и признаков автономных, независимых. Для этого обычно используется метод корреляционных плеяд Терентьева. Методика построения корреляционных плеяд описана В.М. Шмидтом (1984).



## Специфика репродукции и возобновительного процесса

---

Изучение процессов воспроизведения и размножения у редких растений является ключевой проблемой при оценке самоподдержания и устойчивости их популяций. Только за счет этих процессов обеспечивается сменяемость поколений, которая необходима для устойчивого существования популяций растений.

Большинство современных авторов термины «воспроизведение», «размножение» и «репродукция» используют как синонимы, хотя, по мнению И. Б. Батыгиной (2000а), целесообразнее термин «размножение» относить к особи, а «возобновление» – к популяции, связывая с этим понятием пополнение популяции новыми особями. Термин «репродукция» в большинстве случаев применяется в наиболее широком смысле как воспроизведение особей в процессе размножения.

Размножение растений реализуется разными способами: вегетативным, бесполом и генеративным. В итоге происходит формирование диаспор – особых образований разной структуры, являющихся зачатками новых организмов. Популяционно-ценотическая роль генеративного и вегетативного возобновления у семенных растений неодинакова: первое в основном обеспечивает расширение популяционного поля, образование новых локальных популяций и поддерживает генетический полиморфизм, а второе в большей степени способствует более плотному заселению популяционного поля новыми особями и его постепенному увеличению. Для многих редких видов растений характерно сочетание генеративного и вегетативного размножения.

Значимость репродуктивного процесса неодинакова для растений с разными эколого-фитоценотическими стратегиями: для *r*-стратегов она важнее в связи с короткой продолжительностью их жизни. После перехода поликарпических растений в репродуктивное состояние интенсивность репродукции в разные годы бывает неодинаковой. По-

этому о параметрах репродукции того или иного редкого вида растений и репродуктивном успехе нельзя судить по одногодичным учетам и наблюдениям.

Установление закономерностей прохождения растениями репродуктивного цикла и выявление особенностей репродуктивной стратегии являются основными задачами при изучении репродукции редких видов растений.

## 8.1. Цветение и плодоношение

Половая репродукция у цветковых растений охватывает более или менее длительный промежуток времени, на протяжении которого последовательно сменяются процессы от закладывания генеративных структур до окончательного формирования диаспор (семян и плодов) и их диссеминации. Для каждого этапа репродукции существуют свои параметры, которые могут использоваться для оценки общего репродуктивного успеха. По основным фазам репродукции они выглядят следующим образом (Злобин, 2000б):

1. Фаза бутонизации – количество бутонов.
2. Фаза цветения – величина репродуктивной фитомассы; число цветков; репродуктивное усилие, общее число семязачатков.
3. Опыление и оплодотворение – фертильность пыльцы; количество пыльцы, поступающей на рыльца; число оплодотворенных семязачатков.
4. Фаза семяношения – величина репродуктивной фитомассы, сосредоточенной в диаспорах; количество плодов и семян; всхожесть и жизнеспособность семян; гетерогенность семян, т.е. их дифференциация по размеру и качеству.
5. Фаза дисперсии семян – количество семян (плодов), вступающих в дисперсию; агенты разноса и дальность разноса семян.
6. Покой семян – глубина покоя семян; возможность формирования почвенного банка семян и его размер.
7. Фаза прорастания семян – количество семян, сохранившихся к началу прорастания; количество семян, давших всходы.
8. Формирование всходов и проростков – количество всходов и проростков и их пространственное размещение.

Все эти показатели могут рассматриваться как характеристика репродуктивного успеха особей растений, и тогда они определяются в

расчете на одну особь. Они же дают информацию о состоянии популяции и о ее ценотических и экосистемных связях, и тогда каждый из вышеприведенных параметров вычисляется на единицу площади популяционного поля или биоценоза.

**Формирование цветков и цветение** – важнейший этап генеративно-го размножения у растений. Прохождение этого этапа целиком определяется онтогенетическим и жизненным состоянием особей.

Цветки растения отличаются по способности формировать пестичные, тычиночные и обоеполые, по этому признаку подразделяются на несколько типов. Т.А. Карасева и др. (2011) выделяет 9 гендерных типов. Основными вариантами распределения тычиночной и пестичной функции цветков являются следующие (рис. 8.1):

- а) андромоноэцидные – растения с наличием на одной особи обоеполых и тычиночных цветков;
- б) гиномоноэцидные – наблюдаются в случае образования на одном растении как обоеполых, так и пестичных цветков;
- в) андрогинодиэцидные – формируют на одной особи только однополые либо тычиночные, либо пестичные цветки;

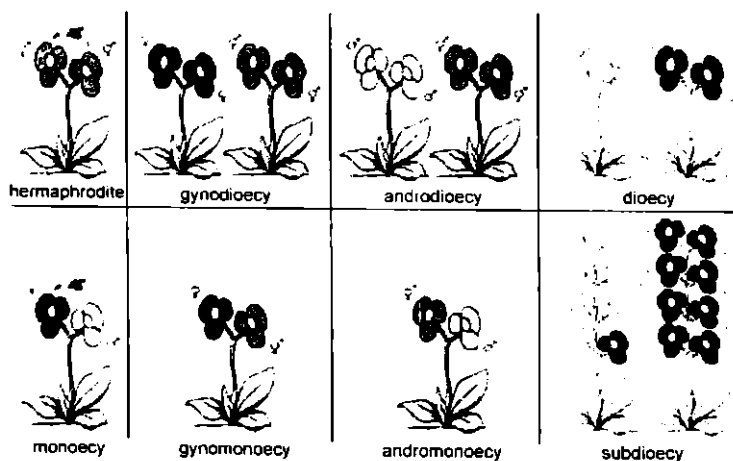


Рис. 8.1. Соотношение тычиночных и пестичных цветков у растений (по Т. De Jong, Р. Klinkhamer, 2005): ♂♀ – обоеполые цветки; ♀ – однополые пестичные; ♂ – тычиночные

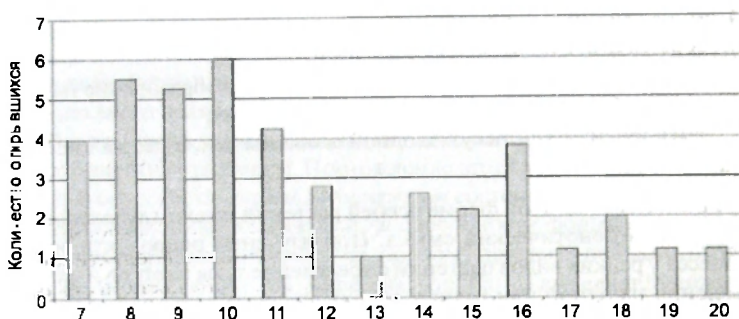
- г) гинодиэцидные – в популяции имеются особи с обоеполыми и особи только с пестичными цветками;
- д) диэцидные (двудомные) – для них характерно образование тычиночных и пестичных цветков на разных особях;
- е) гермафродитные – несут на одной особи цветки, содержащие андроцей и гинецей.

Различия в половой форме особей растений имеют глубокий популяционно-ценотический смысл. При изучении репродуктивного процесса у редких видов растений определение типа цветков и их размещения на одной или разных особях является исходной задачей. Особи, формирующие пестичные цветки, отличаются по многим морфологическим и экологическим особенностям. У многих видов растений они выше, имеют более толстый стебель, формируют больше цветков и раньше начинают вегетацию (Дмитрах, 2004).

Важным показателем репродукции является количество формируемых растением соцветий и цветков. Этот процесс контролируется многими факторами. С одной стороны, это гормональная готовность особи, а с другой – многообразные внешние факторы. У представителей семейства орхидных, к которому относится много видов редких растений, репродуктивные показатели существенно зависят от формирования микоризы (Лысякова, 2006).

Пусковыми механизмами для начала цветения выступают температура и режим освещения. Для репродуктивного успеха имеет значение сезонная и суточная ритмика цветения. Она должна быть адекватной условиям произрастания растений и сопряжена как с погодными условиями, так и с активностью агентов, обеспечивающих перенос пыльцы. На рис. 8.2 представлена суточная ритмика цветения редкого растения *Aristolochia manshuriensis* (Наконечная, 2005). Как видим, что часть цветков этого растения оказывается открытой на протяжении суток, но четко выражены два пика цветения – утренний и вечерний.

**Опыление и оплодотворение.** Следующей задачей при комплексном изучении репродукции редких видов растений является анализ способа переноса пыльцы с тычинок на рыльца пестиков. Такой перенос может охватывать разные группы цветущих растений. Различают *ксеногенное опыление*, которое происходит между цветками разных особей, *гейтоногенное* – между цветками одного соцветия и *автогенное* – в пределах одного цветка.



**Рис. 8.2.** Суточная ритмика цветения *Aristolochia manshuriensis* (по О.В. Наконечной, 2005)

Перенос пыльцы, за исключением случаев самоопыления, требует внешнего посредника. По этому признаку способы опыления делятся на два вида: *абиотическое опыление*, осуществляемое с помощью ветра или воды, и *биотическое*, при котором пыльца переносится различными животными. Среди абиотических способов опыления преобладает анемофилия. Из-за больших потерь она требует производства большого количества пыльцы. В группе биотического опыления господствует энтомофилия – перенос пыльцы насекомыми. У биотического опыления тоже есть свое «узкое» место: необходимы аттрактанты (нектар, запах, внешний вид цветка) и наличие достаточной численности соответствующей группы насекомых – переносчиков пыльцы, поскольку цветки энтомофильных растений по форме, окраске и запаху ориентированы на определенные виды насекомых (Фегри, 1982; Peisl, 1997). Цветущее растение с этой позиции рассматривается как консорт, а его опылители составляют коадаптивный комплекс. М.М. Кривошеев (2012) исследовал коадаптивные комплексы у 12 видов орхидных в Южном Предуралье. Им выявлено 70 видов насекомых, опыляющих цветки орхидных. В основном это были представители отрядов Hymenoptera, Diptera, Coleoptera и Lepidoptera. Перенос пыльцы у исследованных видов варьировал в широких пределах (от 23 до 92%) и зависел от фитоценотического окружения популяции, а также наличия мест обитания опылителей. Плодообразование составляло от 50 до 100%. В большинстве случаев оно определя-

лось длительностью цветения, численностью насекомых-опылителей и морфолого-функциональными адаптациями орхидных.

Особенностью разноса пыльцевых зерен является его жесткая векторизованность: разнос эффективен только в случае, если он обеспечивает контакт жизнеспособного пыльцевого зерна с рыльцем пестика, способного к его восприятию. Этот этап репродукции у редких видов растений очень часто оказывается критическим (Knight, 2005).

Число пыльцевых зерен, приходящихся на один семязачаток, в природных условиях значительно варьирует – от 1–3 штук до нескольких миллионов. По расчетам В. Гранта (1984), у облигатных перекрестников в среднем приходится 5859 шт. пыльцевых зерен на один семязачаток, а у факультативных перекрестников – 797 шт. Крупные особи продуцируют больше пыльцевых зерен в расчете на один цветок.

В природных условиях независимо от способа опыления потери пыльцы колоссальны, и для плодозавязывания дефицит пыльцы часто является критическим фактором. Дефицит пыльцы особенно существенен для видов растений с узкой специализацией опыления, когда перенос пыльцы могут осуществлять насекомые только одного вида. Так, у группы видов семейства *Orchidaceae* плодозавязываемость полностью определяется уровнем опыления (Calvo, 1990). По причине нехватки пыльцы до состояния зрелого семени у многих видов растений доживает только 2,5% семязачатков (Феллер, 1985). Многочисленные опыты с доопылением цветков показывают, что недостаток пыльцы является очень важным фактором, который обычно недооценивается. В опытах Д. Кэмпбелл (Campbell, 1987) с *Veronica cusickii* дополнительное опыление повышало выход семян на 82%. По средним подсчетам у трав из-за недостатка пыльцы завязывается только 55% семязачатков, а у деревьев – 11% (Howe, 1986). При произрастании растений большими группами потери пыльцы бывают существенно меньшими. Потери пыльцы у энтомофильных растений оказываются не меньше, чем у анемофильных.

В целом, у анемофилов и энтомофилов переопыление охватывает лишь небольшие группы совместно произрастающих растений, у изолированно растущих особей на рыльцах чаще всего преобладает чужая пыльца, ингибирующая прорастание нативной пыльцы, и часто встречается самоопыление (Голубев, 1986).

Немалое значение в репродуктивном успехе энтомофилов имеет и количество производимого в цветках нектара. Количество нектара в цветках неодинаково, и насекомые-опылители почти не посещают

цветки с небольшим количеством нектара, как и одиночные цветущие растения (Aston, 1987). Этот вопрос малоизучен, но известно, что максимальное количество насекомых-опылителей привлекают цветки с большим количеством нектара (Willson, 1983). Имеют преимущества и виды с выраженным гелиотропизмом цветков, повышающим их прогреваемость, что особенно важно для лесной и тундровой зон.

В условиях многовидовых сообществ часто обостряется конкуренция за опылителей, и экосистемные связи такого типа оказываются очень важными (Фегери, 1982). Для успешного опыления энтомофильных растений необходима синхронность цветения с деятельностью опылителей. Обычно густые одновидовые заросли растений привлекают больше опылителей, и, таким образом, контагиозный тип размещения особей оказывается выгодным как для энтомофилов, так и для анемофилов и должен поддерживаться отбором (Klinkhamer, Jong, 1990). Лучшие шансы на опыление имеют более крупные особи, несущие большее количество цветков (Pleasants, 1990).

Еще в 1988 г. Г. Г. Жиляев отмечал, что «главным итогом исследований последних лет в области биологии опыления является опровержение прежних выводов о больших расстояниях переноса жизнеспособной пыльцы анемофильных растений» (Жиляев, 1988 : 121). Дальнейшие работы в этом направлении полностью подтвердили такое заключение. К. А. Малиновский с соавторами (1998) установил, что у анемофильного редкого вида Карпат *Petasites kablikianus* расстояние разноса пыльцы по радиусу не превышает 10–12 м, при этом в зоне с радиусом 2 м остается 81% всей пыльцы.

У энтомофильных растений расстояния, на которые транспортируются пыльцевые зерна, также невелико. Исследования с мечеными насекомыми показали, что в 99,9% радиус разноса пыльцы при насекомопылении не превышает 100 м.

В специальном обзоре, посвященном особенностям опыления редких видов растений, К. Уилкок (Wilcock, 2000) подчеркивал, что для этой группы существует целый ряд предпосылок к снижению эффективности опыления. К их числу в первую очередь относятся отсутствие или малочисленность специализированных опылителей, небольшое количество цветущих особей, которое делает их малопривлекательными для опылителей, перекрывающихся на посещение массово цветущих растений. Фрагментация популяций редких растений усиливает действие этих негативных факторов. К. Уилкок заключает, что «плохая опыляемость цветков и низкая оплодотворяемость семязачатков у редких видов растений могут прямо вести к их выми-

ранию, особенно в случаях, когда отсутствует вегетативное размножение» (Wilcock, 2000 : с. 136).

Замечено, что у редких видов растений в процессе естественного отбора реализуются специальные приспособления, повышающие эффективность перекрестного опыления. Например, у редкого болотного вида орхидей *Dactylorhiza lapponica* сформировалась флоральная микромикрия, делающая цветки этого растения похожими на цветки массового вида *Pedicularis sylvatica* (Wilcock, 2000). Высказана гипотеза, что у редких видов растений в связи с недостатком опылителей проявляется тенденция перехода к самоопылению (Nager, 1979), однако из-за меньшей генетической изменчивости самоопыляющиеся виды оказываются более уязвимыми к разного вида стрессам.

Анализ закономерностей цветения и опыления позволяет заключить, что наряду с другими обстоятельствами важным фактором устойчивости популяций является ритмика цветения. Она устанавливается путем проведения тщательных фенологических наблюдений, которые позволяют выявить степень согласованности цветения на внутри- и межпопуляционном уровне. Н. П. Стецук (2006) для редкого вида *Epipactis helleborine* в зависимости от сроков цветения установила наличие трех феноритмотипов растений: ранние формы, промежуточные и поздние. Такая дифференциация растений по феноритмам повышала устойчивость изученных популяций.

При очевидной важности рассмотренных проблем для сохранения видов редких растений степень изученности цветения и опыления остается пока невысокой.

## Методический блок

### **Изучение цветения у редких видов растений**

Основы методики изучения цветения растений детально разработаны А.Н. Пономаревым (1960, 1970), Н.И. Бейдеман (1954, 1974) и Ф. Шенле (1961). В зависимости от морфобиологических особенностей репродуктивных структур методика изучения цветения конкретизируется.

Первоначально должна быть тщательно изучена морфология цветков редкого вида растений. Особое внимание следует обратить на положение тычинок и рылец пестиков, а также на структуры, связанные с обеспечением опыления.

Дальнейшую работу следует проводить на специально подобранных особях, которые маркируются этикетками. За этими особями ведутся наблюдения с интервалом не более 1–3 дней с регистрацией начала,



продолжительности и конца цветения. При наличии нескольких локальных популяций изучаемого вида такие наблюдения проводятся в каждой из них. В ходе наблюдения за цветением подсчитывается количество соцветий, количество бутонов и количество цветков.

Итоговые данные приводят или в таблицах, или в форме диаграмм. В качестве примера на рис. 8.3 приведен график, показывающий, что у *Circaea alpina* среднее число цветков в 2009 и 2010 годах в расчете на одну особь составляло 12–14 шт., а в 2011 году увеличилось до 25 шт.

По итогам учетов сроков прохождения фенофаз составляется фенограмма (феноспектр) цветения изучаемого редкого вида растения. Методика составления феноспектров разработана И.Н. Бейдеман (1960). Имеется атлас-определитель фенофаз растений И.Н. Елагина и А.И. Лобанова (1979). Для 102 видов редких растений юго-востока Украины фенологические спектры приведены Р.И. Бурда и др. (1995) в «Атласе охраняемых растений».

В качестве иллюстрации на рис. 8.4 приведены феноспектры *Cerastium arvense* за четыре года наблюдений.

Целесообразно на примере отдельных маркированных особей специально изучить суточную динамику цветения, когда регистрируется состояние цветков с интервалом в один час. Полученные материалы сопоставляются с суточной активностью насекомых-опылителей. Для установления состава опылителей цветка проводится отлов насекомых, которые их посещают.

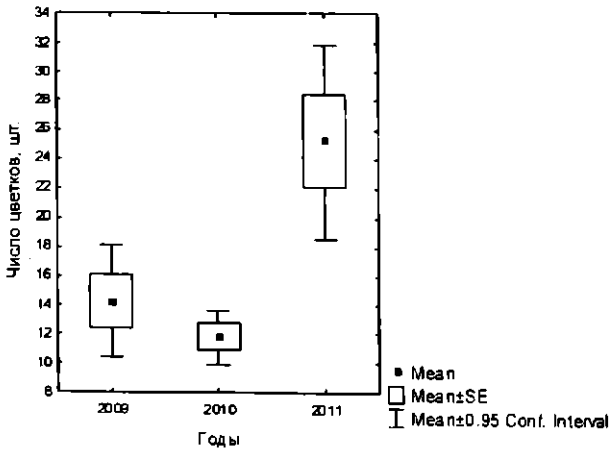


Рис. 8.3. Количество цветков, формируемых в популяции *Circaea alpina*, в течение трех последовательных лет

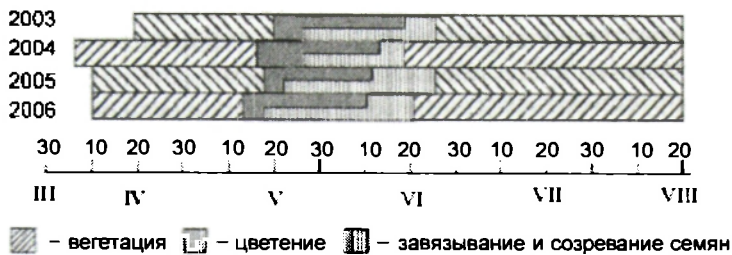


Рис. 8.4. Феноспектры *Cerastium arvense* за четыре года наблюдений (по О.А. Егоровой, 2008)

При изучении цветения редких видов растений полезно параллельно учитывать температуру и влажность воздуха.

Выделение нектара у цветков определяется методом капилляров с диаметром не более 0,2 мм. При проведении этой работы цветки изолируются от насекомых марлей или капроновой сеткой. Содержание сахаров в нектаре определяют методом рефрактометрии.

На цветках, изолированных от опылителей, оценивают возможность самоопыления.

У анемофильных растений проводится улавливание пыльцы путем раскладывания на определенных расстояниях предметных стекол, смазанных глицерином. Такие стекла рекомендуется размещать на уровне положения соцветий изучаемого вида растения.

Фертильность пыльцы может определяться ацетокарминовым методом (Барыкина и др., 2004).

**Плодозавязываемость, плоды и семена.** Формирование плодов с семенами рассматривается в рамках понятия о *репродуктивном выходе* у растений (Bazzaz, 2000), под которым понимается количество образующихся единиц дисперсии (семян или плодов), приходящихся на одну особь или на единицу территории популяционного поля.

Генеративные диаспоры могут иметь разную структуру: голые семена, семена с околоплодником, соплодия и др. Вес семян изменяется в очень широких пределах – от  $10^{-6}$  г у *Orchidaceae* до 27 кг у *Lodoicea maldivica*. Определяет его не только эколого-фитоценотическая стратегия, реализуемая данным видом растения, но и размер материнских растений. По большим выборкам подсчитано, что для деревьев в среднем характерны семена массой в 328 мг, для кустарников – в 69 мг, а для трав – 7 мг. Существует зависимость размера семян и от условий произрастания растений. Между весом и числом продуцируемых

семян существует обратная зависимость: чем тяжелее отдельное семя, тем меньше их образуется на растении (Kawano, 1985). Вес семян по сравнению с другими репродуктивными параметрами наиболее устойчив и мало варьирует в пределах данного вида даже при существенной смене условий произрастания.

Число производимых диаспор может выражаться в пересчете на особь или на единицу площади популяционного поля. Таким образом, семенная продуктивность может быть характеристикой или отдельных особей, или популяции.

Плодозавязываемость определяется на разных, последовательно сменяющихся этапах репродукции, поэтому с позиции динамики формообразования семян принято выделять потенциальную и реальную семенную продуктивность. *Потенциальной семенной продуктивностью* покрытосеменных растений называют максимально возможное количество семян, которое способны производить растение, популяция или фитоценоз за определенный промежуток времени при условии, что все заложённые в цветках семязачатки смогут сформировать зрелые семена. *Реальная семенная продуктивность* показывает итоговое количество жизнеспособных диаспор. Реальная семенная продуктивность в природных условиях всегда ниже, чем потенциальная.

Величина потенциальной семенной продуктивности варьирует у разных видов растений. Она контролируется четырьмя группами факторов:

- 1) *генетическими* – определяют верхний предел возможной плодovitости растения;
- 2) *физиологическими* – включают возрастное и жизненное состояние особей;
- 3) *экологическими* – в их число входят ресурсы и условия среды обитания растений;
- 4) *ценогическими* – охватывают сферу сообитания растений со всеми живыми организмами сообщества.

Следует отметить, что если плодolistиков в цветке много, то их число от цветка к цветку изменяется в достаточно широких пределах, а, если плодolistиков мало (1–5), их число, как и число семязачатков в них, более жестко контролируется генотипом и варьирует незначительно (Хохряков, 1975).

Исследования последнего десятилетия свидетельствуют, что потенциальная семенная продуктивность связана с общим размером растения (Неггел, 1991; Weiner, 2009 и др.). Роль размера особей и мощ-

ности их развития для репродукции может маскироваться в оптимальных условиях произрастания растений, но она часто оказывается критической при дефиците ресурсов (Oleso, 2002). Самые высокие показатели потенциальной семенной продуктивности зарегистрированы у растений, произрастающих в условиях эколого-ценотических оптимумов. Влияет на уровень репродукции также календарный возраст растений и их онтогенетическое состояние (на этапе  $g_2$  семязачатков у растений закладывается всегда больше).

Важным физиологическим процессом, влияющим на величину потенциальной семенной продуктивности растений, является аллокация органических веществ в органы репродукции. Широкое варьирование величины репродуктивной аллокации от особи к особи в пределах одной популяции и от популяции к популяции в пределах одного вида растения делает оценку потенциальной семенной продуктивности очень важной для определения потенциального репродуктивного давления растений на среду обитания (Goldman, 1986).

Как было отмечено выше, реальной семенной продуктивностью называют количество полноценных семян, производимое растением в расчете на одну особь или на единицу площади популяционного поля (Левина, 1981). Она зависит от вида растений, варьируя в пределах от нескольких штук до нескольких десятков или сотен тысяч штук на одну особь. Так, Т.В. Сиренко (2012) у редкого вида *Сymbochasma borysthenica* установлено, что в одной из популяций при 25% генеративных особей вызревшие плоды имели 2%, из них во второй при 40% генеративных растений плодоносили 15%.

На величину реальной семенной продуктивности влияет продолжительность периода созревания семян. При его растянутости вероятность рисков повышается.

Распределение количества семян, производимых одной особью, у растений одной популяции обычно имеет положительную асимметрию, что свидетельствует о производстве основного количества семян небольшим числом крупных особей (Hutchings, 1986). Такие сверхплодовитые особи, реальная семенная продуктивность которых превышает среднюю для популяции в 2,4–80,0 раза, играют важную роль в поддержании устойчивого существования популяций у всех растений (Salisbury, 1976).

Малоизученным остается вопрос о том, связано ли количество семязачатков, которое закладывается на материнском растении, с их созреванием, т. е. о соотношении размеров потенциальной и реальной семенной продуктивности. Первая, как правило, всегда выше

второй. Но это только самая общая закономерность. Отдельные наблюдения показывают, что «величина кладки» – так называют этот признак в общей экологии – существенно влияет на итоговое количество спелых семян и их полноценность: чем больше заложено семян-зачатков, тем больше будет количество вызревших семян. Экологические стрессы в фазу формирования семян могут существенно снижать реальную семенную продуктивность, тогда как в благоприятных условиях она может быть ниже потенциальной всего лишь на доли процента. Для более полной характеристики репродуктивного процесса растений было предложено использовать коэффициент продуктивности ( $K_{пр}$ ), который равен отношению реальной семенной продуктивности к потенциальной и выражен в процентах (Левина, 1982).

Заметный урон формирующимся семенам приносит деятельность «едоков» семян – фитофагов. В годы массовых всплесков численности вредителей, питающихся семенами, или в условиях жестких экологических стрессов потенциальный урожай диаспор теряется практически полностью. Воздействие этих факторов особенно опасно для редких видов растений в связи с малочисленностью особей в их популяциях. Соотношения между размером реальной семенной продуктивности и динамикой численности фитофагов очень непростые. Так называемые «семенные годы», когда количество производимых семян резко возрастает, позволяют растениям успешно возобновляться и сохранять свою позицию в сообществах, поскольку всплески численности фитофагов не успевают за такими неожиданными подъемами количества их пищи.

Величина реальной семенной продуктивности в конечном счете определяет успех размножения растений. На ее основе разрабатываются модели репродуктивного процесса растений, которые показывают, что как генетические программы онтогенеза, так и экологические условия их реализации чрезвычайно поливариантны и пластичны.

#### Методический блок

#### **Изучение плодозавязываемости и семяношения у редких видов растений**

При изучении размножения редких видов растений в фазу плодозавязываемости следует руководствоваться методами, разработанными Т.А. Работновым (1960), Р.Е. Левиной (1960) и И.В. Вайнагий (1974).

Анализ плодоношения у редких видов растений начинается с тщательного изучения морфологии плодов и семян. Необходимо установить, что является объектом диссеминации: семена, плоды, соплодия или другие структуры. Оценивается наличие специальных приспособлений, которые обеспечивают дисперсию (сочные ткани, шипики, волоски и т.п.). На этой основе определяется тип дисперсии зачатков размножения.

Для изучения генеративного размножения на этапе формирования плодов основными учитываемыми параметрами являются: число плодов (шт.), число плодов в соцветии (шт.), процент плодоцветения (плодозавязываемость), рассчитываемая как отношение числа плодов к числу цветков (%), потенциальная (ПСП) и реальная (РСП) семенная продуктивность (шт.), число недоразвитых и поврежденных семян в соцветии (шт.), доля недоразвитых и поврежденных семян в соцветии (%), коэффициент семенной продуктивности ( $K_{pp}$ ), рассчитываемый как отношение РСП к ПСП (%), масса 1000 семян (г).

Потенциальная семенная продуктивность оценивается по количеству цветков, реальная – по количеству сформировавшихся жизнеспособных семян или плодов.

Для редких видов растений целесообразно рассчитать так называемую условно-реальную семенную продуктивность (УРСП), которая оценивается как число семян или плодов в расчете на особь, включая не только вызревшие и жизнеспособные, но и незрелые, поврежденные и т.п. Характеризовать репродуктивные возможности растения в конкретных условиях произрастания может и коэффициент жизнеспособности семян (ЮКС), который рассчитывают как отношение жизнеспособных семян к общему числу сформировавшихся семян.

Все учеты проводятся в период от конца цветения до конца периода дисперсии семян с регистрацией календарных дат. По рекомендации О. Кагало и Н. Панькив (2005) число семян или плодов следует подсчитывать в фазу их созревания, когда по внешним признакам можно отличить полноценные и неполноценные семена или плоды.

На рис. 8.5 показана динамика плодозавязываемости у *Lilium martagon* на протяжении трех лет. Видно, что она составляет 28–46%, для редкого вида растения это является достаточно высоким показателем.

Оценка жизнеспособности семян проводится тетразолным методом. Семена замачивают в 1% растворе 2,3,5-трифенилтетразолхлорида при рН в пределах от 6 до 7. Затем с них снимается семенная кожура и оценивается окраска зародыша семени. В живых семенах зародыш принимает красную окраску, в мертвых он остается бесцветным.

Отдельной оценке подлежат средняя семенная продуктивность, которая показывает количество формируемых диаспор в расчете на одну особь популяции, и урожай семян, вычисляемый как их количество, приходящееся на единицу площади популяционного поля. Для упрощения расчетов можно оценивать количество генеративных особей (или побегов)

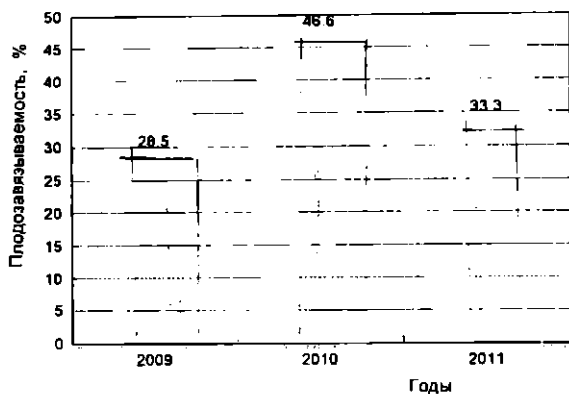


Рис. 8.5. Плодозавязываемость *Lilium martagon* на протяжении 2009–2011 годов (по А.А. Клименко)

в популяции, затем подсчитывать количество плодов, которые продуцирует одна особь (или побег) и, наконец, подсчитывать число семян в плоде. Дальнейшие показатели находят методом пересчета.

В ряду этих признаков для редких видов растений наиболее важным является плодозавязываемость, отражающая успешность опыления и оплодотворения.

Как и показатели цветения, параметры семяношения варьируют по годам, и учеты следует проводить на протяжении нескольких лет. Для повышения объективности их проводят или на маркированных особях, или на постоянных учетных площадках.

**Дисперсия и банк семян в почве.** Процесс отделения диаспор от материнских растений и их дальнейшее распространение принято называть *дисперсией*, или *диссеминацией*. Этой проблеме посвящено несколько монографий и большое число статей (Левина, 1957; Felner, 1985; Cain, 2000; Levin, 2003 и др.). Дисперсия семян подчинена многим основным принципам: она должна обеспечивать действенность быстрого заселения свободных участков территории и не допускать обострения конкуренции с материнскими особями.

Э. Шупп и соавторы (Schupp, 2010) предложили различать в понятии «успешность дисперсии» семян две составляющие – количественную и качественную. Первая из них – это количество диаспор,

вступающих в процесс дисперсии и поступивших на площадь возобновления. Вторая составляющая предполагает сохранение жизнеспособности диаспор в процессе дисперсии и их способности прорасти и формировать новые растения. Рациональность такого подхода состоит в том, что в пространстве этих двух осей можно количественно оценить успешность дисперсии семян.

Безусловную биологическую эффективность обеспечивает векторизованность дисперсии семян. Она позволяет:

- а) избежать гибели семян и всходов в силу повышенной плотности распределения семян и всходов по территории;
- б) заселять новые перспективные местообитания;
- в) заселять местообитания, в которых условия для сохранения семян, их прорастания и выживаемости всходов наиболее благоприятны (Wenny, 2001).

В конечном итоге дисперсия определяет флористическое разнообразие любой территории, состав фитоценозов и структуру популяций.

Основными типами распространения семян и плодов являются зоохория, анемохория, гидрохория и автохория. Их реальные формы исключительно многообразны (Howe, 1982). Как и разнос пыльцы, дисперсия семян и плодов детерминирована: дисперсия только тогда успешна, когда диаспора попадает в условия (ниши возобновления), в которых возможно ее прорастание и закрепление проростка. В отличие от пыльцы, разнос которой ограничен небольшими расстояниями, семена и плоды у растений могут перемещаться на огромные дистанции от материнских растений. Это обеспечивают самые разные механизмы.

Перемещение диаспор на большие расстояния в первую очередь связано с зоохорией, особенно при перелетах птиц и миграциях других видов животных, с морскими течениями, с экстремальными погодными условиями и с хозяйственной деятельностью человека (Nathan, 2008). Благоприятствуют переносу семян и плодов на большие расстояния обширные открытые ландшафты.

Тем не менее обычно семена распространяются на расстояние от материнского растения в радиусе 100 м и менее, хотя в отдельных случаях это расстояние может достигать 500 км, но на такие расстояния разносится только очень небольшое количество семян. На примере 300 видов растений А. Моулс (Moles, 2006) было установлено, что, чем больше масса семени, тем на меньшее расстояние разносятся такие семена при их дисперсии. Но зато более крупные семена лучше



сохранялись и давали более жизнеспособные всходы. У зоохоров дисперсия семян улучшается при кучном расположении материнских растений (Manasse, 1983).

После попадания на поверхность почвы часть диаспор прорастает немедленно или весной следующего вегетационного периода, а часть (у некоторых видов растений значительная) сохраняется в почве, образуя банк покоящихся диаспор. Под *банком семян* подразумевается запас жизнеспособных диаспор, которые накапливаются в почве. Сохранение в почве жизнеспособных семян связано с особой стратегией защиты семян, которая обеспечивается особенностями их семенной кожуры или околоплодника, химическим составом, наличием периода органического покоя и другими компонентами (Dalling, 2011). Анализ формирования почвенного банка семян особенно важен для понимания устойчивости или деградации редких видов растений, как это было показано В. Адамс (Adams, 2005) на примере охраняемого растения *Helenium virginicum*.

Главные факторы гибели семян в почве – биотические (Thompson, 2000). Семядные животные поедают большое количество семян до их дисперсии, в ходе и после дисперсии, а также в почвенном банке. М. Кроули (Crawley, 2000) приводит в этой связи английскую поговорку: «Одно семя для грача, одно – для вороны, одно – для голубя и одно – для образования проростка». На фазу пребывания семян в почве и прорастание приходится пик их смертности. Потеря жизнеспособности вызывается главным образом почвенными фитофагами, патогенными грибами и резкими отклонениями в режимах влажности и температуры почвы.

По отношению к семенному банку у растений существует выраженный континуум стратегий с подразделением на следующие основные варианты:

- а) немедленное прорастание семян осенью без формирования почвенного банка;
- б) создание почвенного банка только на одну зиму с весенним прорастанием семян;
- в) формирование многолетнего почвенного банка из небольшой части семян;
- г) поступление в почвенный банк большей части семян.

Различаются почвенные банки и по типам растительных сообществ: в девственных лесах они небольшие, в злаковниках, напротив, значительные. Чем выше сукцессионный возраст местообитания, тем

меньше размер почвенного банка семян. По годам семенной банк сильно варьирует, и его размер во многом определяют фитофаги.

Формирование банка семян особенно характерно для травянистых растений и является противовесом для неблагоприятных условий, когда успешное формирование семян возможно не каждый год. В банке семян их может находиться до нескольких десятков тысяч штук в расчете на 1 м<sup>2</sup>, и сохраняться в жизнеспособном состоянии такие семена у некоторых видов растений могут десятилетиями и столетиями. По длительности сохранности жизнеспособных семян в почвенном банке их подразделяют на три группы: микробиотики (1–3 года), мезобиотики (до 15 лет) и макробиотики (более 15 лет). Классифицируют семенные банки также по признакам глубины расположения – на поверхности почвы, в верхних слоях, в нижних слоях и т.д. (Bakker, 1996).

Механизмы покоя семян в период их пребывания в почве различны. Обычно здесь выделяют органический и вынужденный покой семян. В первом случае семя находится в состоянии покоя из-за физиологической неготовности к прорастанию, во втором – прорастание контролируется сочетанием внешних факторов, главными из которых является влажность и температура. В более новых исследованиях период покоя семян подразделяют на несколько классов. Дж. Баскин и соавторы (Baskin, 2003) выделили пять таких классов покоя семян: морфологический, физиологический, морфофизиологический, физический и комбинированный. Они предложили специальный определитель для установления классов покоя семян.

При изучении дисперсии семян основным методом является подсчет семян на специальных пробных площадках с учетом их расстояния от источника семян (Nathan, 2000). Перспективны также методы использования:

- а) радиоактивных меток Sc-46 с периодом полураспада в 84,5 дней и образованием нерадиоактивного титана Ti-46;
- б) стабильных изотопов таких веществ, как <sup>13</sup>C, <sup>15</sup>N, <sup>34</sup>S, <sup>87</sup>Sr;
- в) меток из флуоресцирующих веществ;
- г) молекулярных генетических маркеров (Wang, 2002).

У редких видов растений необходимо при изучении дисперсии диаспор установить тип зачатков размножения, вступающих в дисперсию, календарные сроки и продолжительность созревания диаспор, категорию агентов, которые обеспечивают разнос диаспор, а также основные каналы потери жизнеспособных семян.

Методический блок**Оценка типа покоя у семян редких видов растений**

Формирование новых растений в популяциях редких видов зависит от типа покоя семян. Для его оценки целесообразно использовать определитель, разработанный Дж. Баскин и К. Баскин (Baskin, 2003).

**Определитель типа покоя семян растений** (По Baskin, 2003)

1. Семенная кожура или околоплодник непроницаемы для воды, зародыш семени полностью сформирован ..... 2
  2. Семена прорастают на протяжении первых 2 недель после скарификации
 

**ФИЗИЧЕСКИЙ ПОКОЙ**

+ Семена прорастают за более длительный срок даже после скарификации

**КОМБИНИРОВАННЫЙ ФИЗИЧЕСКИЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКОЙ**
- + Семенная кожура или околоплодник проницаемы для воды, зародыш либо полностью сформирован, либо недоразвит ..... 3
  3. Зародыш семени не дифференцирован или недоразвит ..... 4
    4. Зародыш не дифференцирован
 

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ИЛИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКОЙ**

+ Зародыш дифференцирован, но недоразвит (маленький) .... 5
 
      5. Зародыш у свежесобранных семян готов к прорастанию за первые 2–4 недели
 

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКОЙ**

+ Зародыш у свежесобранных семян не прорастает за первые 30 дней
 

**МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКОЙ**
- + Зародыш дифференцирован и полностью развит ..... 6
  6. Семя не прорастает за первые 30 дней
 

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКОЙ**

+ Семя прорастает за первые 30 дней
 

**ПЕРИОДА ПОКОЯ У СЕМЯН НЕТ**

## 8.2. Репродуктивное усилие

Репродуктивная фитомасса формируется в результате *репродуктивной аллокации* – перемещения веществ из вегетативных органов растения в структуры, обеспечивающие размножение. Представление о необходимости затрат материально-энергетических ресурсов на процесс размножения растений сложилось еще в классических работах по ботанике, но только к концу XX века оно оформилось как целостная биологическая концепция. Ядром этой концепции является понятие о репродуктивной фитомассе, под которой понимают совокупность всех структурных частей, обеспечивающих репродукцию (Willson, 1983). Репродуктивная фитомасса подразделяется на:

- а) *фитомассу собственно диаспор*: семян, спор или почек;
- б) *фитомассу обеспечивающих структур*, куда входят околоплодник, околоцветник, цветоносы и др.

Закономерности репродуктивной аллокации исключительно многообразны. Размер репродуктивной аллокации зависит от вида растения, жизненной формы, реализуемой эколого-фитоценотической стратегии и тактики, от условий произрастания растений. Установление этих закономерностей необходимо для понимания особенностей репродукции и устойчивости популяций редких видов растений. По мнению Ф. Баззаз и коллег (Bazzaz, 2000), оценка репродуктивной аллокации возможна в трех формах:

- 1) одномоментно;
- 2) за определенный период времени в несколько дней или недель;
- 3) за весь период жизни особи.

При количественной оценке репродуктивной фитомассы возможны два подхода:

1. Оценке подлежит количество репродуктивной фитомассы, которое существенно варьирует в зависимости от вида растений и условий их произрастания.
2. Оцениваться может доля репродуктивной фитомассы от общей фитомассы всего растения, которая оказывается важным показателем ориентированности жизнедеятельности растения на процесс размножения и называется репродуктивным усилием.

Общее принципиальное понятие о репродуктивном усилии сформулировать очень просто: *репродуктивное усилие* – это доля материально-энергетических ресурсов, направляемых на процесс репродукции

(Марков, 1987; Злобин, 1989б). Как количество репродуктивной фитомассы, так и репродуктивное усилие одинаково характеризуют метаболическую цену репродукции, но с разных ее сторон.

В ботанической литературе используют несколько методов вычисления репродуктивного усилия (*RE*) (Злобин, 2000а), которые фактически можно свести к двум основным вариантам: вычислению отношения того или иного репродуктивного параметра (весового или счетного) либо к фитомассе особи, либо к размеру ее листовой поверхности, поскольку физиологически наиболее активной частью растений являются их листья (табл. 8.1).

В отдельных работах оценку репродуктивного усилия проводят, основываясь на энергетических эквивалентах фитомассы. Расчетные формулы при этом остаются прежними, но вместо граммов веса используются калории или джоули.

Каждый из вариантов вычисления репродуктивного усилия имеет свой самостоятельный биологический смысл. При изучении репродуктивного усилия у редких видов растений преимущественно используют варианты вычисления репродуктивного усилия с оценкой отношения счетных параметров репродукции к единице площади листьев, что связано с недопустимостью уничтожения изучаемых растений.

Величина репродуктивного усилия (при ее оценке как *RE* 1) у растений варьирует в широких пределах: в среднем от долей процента до 51% (Bietzychudek, 1982). У многолетних растений она лежит в интервале 5–25%, у однолетников – в среднем до 20–40%. В отдельных случаях, преимущественно у однолетних растений, репродуктивное усилие может составлять около 61–70%. По данным К.А. Малиновского и др. (1998), у 19 редких видов Карпат репродуктивное усилие колебалось в диапазоне от 1,1 до 80,9% и при возрастании антропо-

Таблица 8.1. Определение репродуктивного усилия

На основе фитомассы особи	На основе листовой поверхности особи
$RE\ 1 = (W_R/W) \cdot 100\%$	$RE\ 4 = (W_{SM}/A) \cdot 100\%$
$RE\ 2 = (W_{SM}/W) \cdot 100\%$	$RE\ 5 = (N_F/A) \cdot 100\%$
$RE\ 3 = (W_{FI}/W) \cdot 100\%$	$RE\ 6 = (N_{SM}/A) \cdot 100\%$

Примечание. *W* – общая фитомасса растения; *W<sub>R</sub>* – фитомасса репродуктивных структур; *W<sub>SM</sub>* – фитомасса семян; *W<sub>FI</sub>* – фитомасса цветков; *N<sub>F</sub>* – количество цветков; *N<sub>SM</sub>* – количество семян; *A* – листовая поверхность растения.

генной нагрузки на сообщества имело тенденцию к увеличению. В связи с пылевидностью семян орхидных репродуктивное усилие у представителей этого семейства, как правило, очень низкое: 0,0011–0,06% (Вахрушева, 1997).

Размер репродуктивного усилия зависит от многих факторов: видовой принадлежности растения, реализуемой им эколого-фитоценотической стратегии, онтогенетического состояния особи, ее размера, от воздействия тех или иных стрессовых факторов (табл. 8.2). Д. Вайл и соавторы (Vile, 2006) на основании изучения аллокации веществ в генеративные органы у 34 видов травянистых растений пришли к заключению, что величина репродуктивного усилия зависит от величины фитомассы растения в предгенеративном состоянии. Увеличение репродуктивного усилия у более крупных особей растений выявили также и С. Боунсер и Л. Аарссен (Bonser, 2003) у группы однолетних видов. В целом, репродуктивная аллокация, конечной мерой которой является репродуктивное усилие, достаточно пластичный процесс, отражающий как физиологическое состояние растений, так и их эколого-фитоценотическую позицию в сообществе.

При очевидности понятия о репродуктивном усилии и простоте расчетных формул, получение информативных результатов, сопоста-

**Таблица 8.2.** Тенденции изменения величины репродуктивного усилия у растений в зависимости от эколого-ценотических условий (по Ю.А. Злобину, 2000а)

Вид растений	Характер изменения величины репродуктивного усилия
<i>Ambrosia trifida</i>	При стрессах репродуктивная аллокация направляется только в пестичные цветки
<i>Alemone nemorosa</i>	Максимальна в оптимальных ценотических условиях
<i>Chamaesyce hirta</i>	Снижается при экологических стрессах
<i>Galinsoga</i> spp.	При водных дефицитах снижается
<i>Polygonum cascadenae</i>	В нарушенных местообитаниях возрастает
<i>Rumex acetosella</i>	Снижается с увеличением сукцессионного возраста местообитания
<i>Scrophularia nodosa</i>	Уменьшается при снижении освещенности
<i>Spergula arvensis</i>	При водных дефицитах снижается
<i>Taraxacum officinale</i>	В нарушенных местообитаниях возрастает
<i>Tussilago farfara</i>	При возрастании плотности популяции увеличивается
Однолетники	С ухудшением условий стабилизируется или даже возрастает

вимых с данными других исследователей, является непростой задачей, требующей согласования теоретических представлений и методических приемов.

С точки зрения методики оценки репродуктивного усилия требуют согласования следующие основные вопросы:

- а) в какой срок проводится учет репродуктивной фитомассы – в фазу полного цветения, в фазу начала формирования плодов или в фазу завершения формирования плодов;
- б) коррекция срока учета для тех видов растений, у которых при растянутых сроках цветения в соцветиях имеются одновременно и цветки, и созревшие плоды;
- в) какие структурные части растения включаются в репродуктивную фитомассу – цветки, плоды, прицветники, ось соцветия, кроющие листья соцветия и т.п.;
- г) при расчетах в размер общей фитомассы включается только надземная фитомасса или полная, в состав которой входят все подземные органы растения;
- д) учеты фитомассы проводятся в сыром или в воздушно-сухом состоянии растений.

В целом, оценка величины репродуктивного усилия даст важную информацию об уровне репродуктивного процесса у изучаемых растений и при условии четкого выполнения методики позволяет сравнивать результаты, полученные разными исследователями.

## Методический блок

### **Оценка репродуктивного усилия**

Вычисления репродуктивного усилия проводят по формулам, в которых используются разные параметры репродуктивной и вегетативной сферы растения. У редких видов растений с учетом использования неразрушающих методов анализа состояния растений – это обычно число цветков или число плодов как параметры репродуктивной сферы и размер листовой поверхности.

В табл. 8.3 представлены результаты расчета репродуктивного усилия редкого вида *Circaea alpina*. Для его установления задействованы данные о количестве сформированных цветков и размере листовой поверхности растения. Репродуктивное усилие, таким образом, вычислялось по формуле

$$RE\ 5 = (N_{f/A}) \cdot 100.$$

Таблица 8.3. Динамика репродуктивного усилия в популяции *Circaea alpina* на протяжении трех лет

Годы	Репродуктивное усилие, %	
	среднее и стандартная ошибка	коэффициент вариации
2009	62,1 ± 6,97	49,0
2010	28,3 ± 1,59	43,9
2011	37,5 ± 4,16	49,7

Видно, что по годам в зависимости от состояния генеративных растений и погодных условий (2010 год был жарким и засушливым) величина репродуктивного усилия может меняться в два раза, но его варьирование в отношении среднего значения остается практически постоянным.

### 8.3. Возобновление

«Труден и полон опасности путь от семязачатка до семени, но не менее опасен – от прорастания семени до формирования новой особи», – писала Т.Б. Батыгина (2000б). В этих словах отражен тот важный факт, что смертность всходов и проростков оказывается максимальной по сравнению со всеми другими фазами репродуктивного процесса. Здесь важны даже тонкие детали положения семени на поверхности грунта (Peart, 1984). В отличие от чисто дарвинского представления, по мнению отдельных исследователей, критическим фактором круговорота поколений в популяциях является не плодовитость растений, а способность семян давать жизнеспособные всходы и проростки, которые могут выживать в трудных условиях. Очень метким является в этой связи замечание о том, что выводы об экологических связях взрослых особей могут быть ложными, так как растения растут там, где смогли сохраниться и прорасти семена, закрепиться всходы, а не там, где экологические условия оптимальны для взрослых растений (Sagar, 1961).

После окончания дисперсии и достижения семенем структурной и метаболической готовности к прорастанию пусковым механизмом прорастания является вода. При оптимальной температуре и хорошей обеспеченности кислородом прорастание идет быстрее, но сами эти факторы, в отличие от воды, триггером прорастания не являются (Maueг, 1975), хотя могут воздействовать на продолжительность периода покоя семян.



Факторы, контролирующие прорастание семян, многочисленны. У некоторых видов растений семена прорастают только на свету, у других – в темноте. Немалое воздействие на прорастание семян оказывает и аллелопатический фактор, т.е. наличие в почве колинов определенного типа (Гродзинский, 1965; Райс, 1978; Киршин, 1979; Bewley, 1994).

В фазу прорастания семена отличаются повышенной уязвимостью по отношению к стрессовым факторам. По мнению М. Ангевайн и О. Чабот (Angevine, 1979), есть две основные тактики прорастания:

- 1) избегание трудных для прорастания условий, что обеспечивается увеличением продолжительности периода покоя семян;
- 2) повышение устойчивости всходов к неблагоприятным факторам.

Концепция безопасного местообитания (Наггер, 1977) и ниш возобновления (Grubb, 1977) определяет, что для последних фаз репродукции территория ценоза неравноценна. Возобновление происходит на тех участках, где есть стимулы для прерывания периода покоя семян, либо где имеются оптимальные условия для их прорастания, либо где существуют доступные ресурсы, необходимые для роста всходов (Кобів, 2011). В конечном итоге характер размещения взрослых растений в популяции предопределяется полным набором физических и химических свойств, структурой и конфигурацией ниш возобновления. Экосистемные связи в этом отношении очень важны и многообразны. Семена многих видов прорастают, и всходы приживаются только в местах нарушений растительного покрова, но есть виды, которые лучше возобновляются под пологом материнских особей или под покровительством растений-нянек (Злобин, 1993б). У *Amaranthus retroflexus* прямо показана зависимость прорастания семян от размера прогалины, т.е. участка, где отсутствует растительный покров (Феллер, 1985).

Важной характеристикой возобновительного процесса у редких видов растений является установление закономерностей сезонного появления всходов. У одних видов растений массовое прорастание семян наблюдается весной, у других – осенью, а есть виды растений, прорастание семян у которых растянуто на весь вегетационный период. В случае неблагоприятных погодных условий в период прорастания семян их смертность бывает особенно высокой.

Возобновительный процесс, как и процесс формирования семян, имеет погодичные флюктуации. В зависимости от сочетания погодных факторов в отдельные годы прорастание семян и рост проростков носит массовый характер, тогда как в другие почти отсутствует. Это

ведет к появлению так называемых «волн возобновления». Волны возобновления имеют пролонгированный характер для структуры популяций и отражаются на онтогенетических спектрах растений: в последующие после волны возобновления годы пик численности особей последовательно приходится на имматурные, затем на виргинильные, потом на генеративные особи. При оценке онтогенетических спектров по однолетним или малолетним данным это может приводить к ошибкам в их смысловой интерпретации.

### Методический блок

#### **Оценка успешности возобновительного процесса**

Возобновительный процесс оценивают числом всходов, которые подсчитывают на специальных учетных площадках. Согласно рекомендации Т.А. Работнова (1960) следует регистрировать:

- а) дату начала появления всходов;
- б) устанавливать температуру и влажность почвы, при которых началось появление всходов;
- в) определять, с какой глубины почвы появляются всходы;
- г) оценивать эколого-фитоценоотические особенности участков, где появляются всходы.

Появляющиеся всходы маркируют или отмечают их положение на карте-схеме популяционного поля. На основании серии последовательных учетов устанавливают смертность всходов.

В табл. 8.4 приведены данные по результатам анализа возобновительного процесса редкого вида растения *Platanthera chlorantha* в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский». Учет численности всходов проводился на протяжении трех лет. Смертность всходов определяли как разность числа всходов и ювенильных растений, сохранившихся в следующем вегетационном периоде, и выражали в процентах.

Как видим, смертность всходов *Platanthera chlorantha* является высокой и составила в среднем за три года 77%.

**Таблица 8.4.** Характеристика возобновительного процесса *Platanthera chlorantha*

Годы	Число проростков, шт.	Плотность, шт. проростков/м <sup>2</sup>	Смертность, %
2009	49	0,87	85,7
2010	40	0,71	80,0
2011	29	0,52	65,6
В среднем за 3 года	39,3	0,70	77,1

#### **8.4. Эндогенные и экзогенные факторы, контролирующие репродукцию**

Специфической особенностью репродукции растений является ее обусловленность процессами, происходящими на уровне не только отдельных особей, но популяций, фитоценозов и экосистем. Концепция репродукции как процесса, связанного с высокими уровнями организации биосистем, доказываемая многими фактами. В частности, для всех перекрестников необходимы соседи по популяции как поставщики пыльцы и агенты по ее транспортировке. Автохоры сравнительно немногочисленны, и дисперсию семян также можно считать зависимой от соседей по биоценозу. Сохраняемость репродуктивных органов связана с пищевой деятельностью разнообразных фитофагов.

Деление семенной продуктивности на потенциальную и реальную отражает разрыв, который существует между числом закладываемых семязачатков и числом производимых семян. Этот разрыв в основном является результатом действия популяционных и ценологических механизмов.

Среди популяционных факторов контроля репродукции на первое место во многих случаях выдвигается достаточность опыления, которое сопряжено с рядом структурных особенностей популяций растений. Одновременность цветения всех особей популяции является условием поставки к цветкам полноценной пыльцы. Влияет и конкуренция за опылителей. Известно, что более крупные цветки и крупные особи больше привлекают опылителей. Поэтому избыточность цветения в популяционном смысле не является вредной или ошибочной. Она обеспечивает опыление большего количества цветков и повышает выход семян. Кроме того, такой «пустоцвет» выступает как производитель пыльцы. Годы обильного цветения (семенные годы), наличие которых установлено для многих деревьев, кустарников и даже трав, очень полезны, так как в эти годы фитофаги оставляют неповрежденными большее количество цветков и семян.

Играет роль и пространственная структура популяции: при повышенной плотности популяции и малых расстояниях дисперсии семян создаются предпосылки для переопыления близкородственных растений, что снижает жизнеспособность потомства (Willson, 1983). Но, с другой стороны, произрастание растений группами, которое возникает при контагиозном пространственном размещении особей в популяциях, в период цветения существенно увеличивает плодозавязь-

ваемость, как это показано на примере многих видов растений (Krahnitz, 1991). Такой результат, возможно, связан не только с визуальной привлекательностью, но и более высокой концентрацией пахучих веществ, на которые ориентируются многие насекомые-опылители (Robacker, 1988).

Основные механизмы ценотического регулирования репродукции связаны с уровнем диффузной конкуренции в фитоценозе и локальным соседством особей разных видов. Эти эффекты проявляют себя в изменениях жизненного состояния особей, которое четко коррелирует с репродукцией. Отдельные формы конкуренции в их действии на репродукцию пока изучены мало. Но, как правило, устранение конкурентов и снижение плотности популяции увеличивают репродуктивные показатели, особенно это сказывается на количестве формируемых цветков (Котов, 2009).

Влияет на репродукцию сукцессионный статус сообщества. В сериальных сообществах пик репродукции сопряжен с периодом доминирования вида. В климаксовых сообществах он удерживается на промежуточном уровне, флуктуируя по годам.

Многие виды антропогенных нагрузок на сообщества, которые имеют тенденцию к быстрому возрастанию, оказываются крайне неблагоприятными для репродукционного процесса прежде всего тем, что нарушают систему межвидовых связей в экосистемах, угнетая одни группы организмов и создавая благоприятные условия для развития других групп.

В целом, результаты репродукции как популяционно-ценотического процесса определяются его синхронизированностью между особями в пределах данной видовой популяции и соотношением с сезонной динамикой развития других видов сообщества. Заключительные этапы репродукции менее детерминированы состоянием особей растений по сравнению с начальными этапами и больше подвержены воздействию стохастических факторов. В итоге репродуктивный процесс оказывается «рыхлым» с плохо улавливаемыми закономерностями, поскольку детерминирован как мощными непосредственно действующими факторами, так и случайными. Роль последних в определенных ситуациях оказывается решающей для репродуктивного процесса. Гибкость и легкая смена репродуктивной стратегии у покрытосеменных растений объясняется тем, что они не требуют перестройки генома, а регулируются его состоянием (Малецкий, 2004).

В общем, родительская стратегия цветковых растений ориентирована на защиту репродукции от стрессовых факторов и сама по себе является результатом длительного эволюционного процесса.

## 8.5. Вегетативное размножение

*Вегетативное размножение* реализуется посредством специализированных зачатков, формируемых вегетативными органами растений и после отделения от них способных к самостоятельному существованию. От вегетативного размножения следует отличать *вегетативное возобновление*, состоящее в отрастании новых структурных частей растений вместо отмерших, и *вегетативное разрастание*, которое проявляет себя увеличением размера особи за счет формирования новых побегов (Шорина, 2000).

В вегетативном разрастании выделяют следующие основные формы:

- а) *сенильная партикуляция* – вегетативное отрастание наблюдается у постгенеративных растений и существенного значения для пополнения популяции новыми особями не имеет;
- б) *нормальная партикуляция*, происходящая у генеративных растений;
- в) *ювенильная партикуляция* – осуществляется у догенеративных особей.

Для вегетативного размножения значение имеют только два последних типа.

Само по себе вегетативное размножение по биологическим и ценологическим эффектам существенно отличается от генеративного. Оно, во-первых, полностью сохраняет и воспроизводит генотип материнской особи и, во-вторых, ориентировано прежде всего на закрепление вида в ценозе (Левина, 1981).

Формы вегетативного размножения очень разнообразны и нередко связаны с образованием специализированных структур. Такие структуры некоторые авторы называют *вегетативными диаспорами*. Например, у представителей семейства орхидных, все виды которого занесены в Красную книгу Украины, вегетативное размножение определяется способностью формировать либо корневища, либо корнеклубни, либо тубероиды (Куликов, 2000).

Итогом вегетативного размножения является формирование новых самостоятельных растений, которые в зависимости от морфологической формы и научных парадигм называют раметами, парциальными кустами, побегово-корневыми комплексами или демографическими счетными единицами.

Согласно точке зрения Л.Г. Наумовой и Ю.А. Злобина (2009), в формировании популяций растений с участием вегетативного размножения выделяются три периода:

1. *Инициальный* – популяция формируется на новой территории за счет генетов.
2. *Равновесный* – в популяции складывается равновесие между числом генетов и раметов. В это время доля генетов постепенно убывает, но популяционная плотность поддерживается на прежнем уровне за счет образования раметов в ходе вегетативного размножения.
3. *Старение* – большая часть генетов в популяции вымерла, и она поддерживается только за счет вегетативного размножения.

Важным параметром оценки вегетативного размножения является количество формируемых структур его обеспечения (корневищ, столонов и др.). Поскольку формирование нового растения связано с почками на этих структурах, то в популяционной экологии регистрируют их количество на единицу длины соответствующего несущего органа или на единицу площади популяционного поля. Это малоизученная проблема, хотя известно, что у разных видов растений указанные выше параметры существенно отличаются (Михайлова, 2006).

Как и генеративное, вегетативное размножение зависит от эколого-ценотической обстановки. Повышение влажности почв, как правило, ведет к росту эффективности вегетативного размножения (Гребенников, 2006). В ряде случаев между генеративным и вегетативным размножением наблюдается обратно пропорциональное соотношение, получившее название *трейд-офф*. Например, установлены отношения *трейд-оффа* между вегетативным и семенным размножением у одного из доминантов австралийских ветландов *Melaleuca ericifolia*: при частом затоплении преобладает вегетативное размножение, при редком – семенное (Salter, 2010). Для редких видов растений *трейд-офф* может оказаться особенно важным для их выживания.

## 8.6. Репродуктивный успех

Понятие репродуктивного успеха имеет разное содержание в зависимости от того, на каком уровне анализируется организация биосистем. Репродуктивный успех на уровне жизни отдельных особей связан с плодовитостью растений, т.е. с количеством и качеством производимых растением диаспор. Мерой репродуктивного успеха в этом случае являются общее число производимых семян, отношение числа плодов к числу цветков или отношение числа семян к числу семязачатков. На

уровне популяций мерой репродуктивного успеха является количество появившихся молодых растений, которые устойчиво закрепляются либо в данном популяционном поле, либо в других местах.

Репродуктивный успех как итоговый показатель процесса размножения оценивается также результативностью прохождения всех этапов репродукции. Основные количественные параметры, которые используются в популяционной экологии растений для суждения о репродуктивном успехе, приведены в табл. 8.5. Понятие о репродуктивном успехе близко к понятию «репродуктивная способность», введенному И. Царик и соавторами. (2001).

В фазы бутонизации и цветения репродуктивный успех определяется количеством закладываемых цветков и их сохраняемостью. Формирование цветков отражает состояние особей и их готовность к репродукции и зависит от доступности ресурсов в среде, а также размера репродуктивной аллокации, т.е. перемещения метаболитов из вегетативных органов растений в репродуктивные структуры. Должно иметь место соответствие требований растений фотопериоду и термопериоду. Цветков всегда больше по сравнению с количеством образующихся плодов. Главными причинами гибели цветков являются:

- а) недостаточное опыление у анемофильных и энтомофильных растений;
- б) нехватка ресурсов;
- в) генетические дефекты;
- г) экологические стрессы;
- д) деятельность вредителей и болезней растений.

**Таблица 8.5.** Основные репродуктивные показатели фитопопуляций

Параметр	Единицы измерения и показатели
Пестичный репродуктивный успех	Число пестиков на единицу площади
Тычиночный репродуктивный успех	Число тычинок на единицу площади
Плодозавязываемость	Доля оплодотворенных семязачатков от их общего числа
Репродуктивное давление популяции	Общее число семян, производимых популяцией
Семенная продукция популяции	Число семян на единицу площади
Размещение семян по популяционному полю	Индексы неравномерности размещения
Почвенный банк семян	Число жизнеспособных семян в почвенном банке

В период созревания семян и плодов, а затем их дисперсии повышается роль репродуктивной аллокации, от объема которой зависит «выкармливание» всех оплодотворенных семязачатков. Существует сложная связь уровня репродуктивного процесса с развитием вегетативных органов растения и с общим размером его фитомассы. С одной стороны, для репродукции необходим определенный размер растения, меньше которого репродукция невозможна, а с другой, по крайней мере у многолетних растений, – в годы активной репродукции явно снижен прирост вегетативных органов (например, у деревьев закладываются более узкие годичные кольца древесины, что явно свидетельствует о приоритете репродуктивной аллокации).

Е.А. Ходачек (2007) для интегральной оценки репродукции был предложен коэффициент генеративной активности ( $R$ ), вычисляемый по формуле

$$R = \frac{N_0}{N} \cdot d \cdot C_s \cdot C_r \cdot C_v,$$

где  $N_0$  – число лет с плодоношениями;  
 $N$  – период наблюдений в годах;  
 $d$  – число генеративных побегов на  $m^2$ ;  
 $C_s, C_r, C_v$  – коэффициенты.

Их значения рассчитывают по формулам:

$C_s = УРСП / ПСП$ , т.е. коэффициент семяобразования;

$C_r = РСП / УРСП$ , т.е. коэффициент вызревания семян;

$C_v =$  количество жизнеспособных семян / количество созревших семян, т.е. коэффициент жизнеспособности семян,

где  $ПСП$  – потенциальная семенная продуктивность;  
 $РСП$  – реальная семенная продуктивность;  
 $УРСП$  – условно-реальная семенная продуктивность;  
 отношение  $N_0 / N$  – это характеристика периодичности плодоношения изучаемого вида растения.

Формулируя принцип критических порогов для образования растениями органов репродукции, И. Екои (Yokoi, 1989) выделил два основных условия перехода растений к размножению – достижение определенного возраста и достижение определенного размера особи. Детальное исследование этой проблемы показало, что у однолетников переход к репродукции контролируется, прежде всего, возрастом



особи, у двулетников – размером особи, а у многолетних трав дополнительным фактором перехода к репродукции выступает характер местообитания. В богатых местообитаниях, имеющих высокоплодородные почвы, критическую роль для начала репродукции играет исходный размер особи, а в бедных – размер особи к началу цветения. Есть виды растений, которые цветут при любом размере особей, а есть виды, у которых критическим для начала цветения является один размер особи, а для плодоношения – другой. У многолетников значения репродуктивных показателей изменяются с возрастом, и обычно между размером особи и величиной семенной продукции существует положительная корреляция, тогда как для однолетников характерна обратная связь роста и репродукции.

На завершающих фазах размножения растений репродуктивный успех выражается числом производимых диаспор и их жизнеспособностью. С точки зрения репродуктивного успеха как два крайних решения выступает альтернатива: или производство небольшого количества семян, но с крупным зародышем и большим запасом питательных веществ, или значительного числа семян, но при этом мелких. Обычно эти тактики связывают с *K*- и *r*-стратегиями соответственно, которые реализуют растения при прохождении своих жизненных циклов. Как крупные, так и мелкие семена имеют свои экологические недостатки и свои преимущества с точки зрения конечного репродуктивного успеха. У крупных семян большой запас питательных веществ и хорошо развитый зародыш позволяют быстрее наращивать фотосинтезирующую поверхность, и в итоге проростки оказываются более конкурентоспособными, но зато крупные семена требуют для прорастания больше воды и чаще оказываются поврежденными фитофагами. К тому же крупные семена при дисперсии имеют тенденцию концентрироваться возле материнской особи, что в дальнейшем повышает конкуренцию между всходами.

Успех репродуктивного процесса связан с реализацией растением принципа экономии ресурсов на размножение. Один из крайних случаев реализации такой репродуктивной стратегии был описан Е.Н. Кучер и соавторами (1998) у безнектарной орхидеи *Cephalanthera longifolia*. У этого растения в условиях Крыма опыляется не более 10% цветков, но затраты на их формирование минимизированы за счёт того, что семязачатки образуются только через несколько недель и только после опыления. Неопыляемые цветки служат лишь для того, чтобы сделать растения более заметными для опылителей.

Р. Фишер (Fisher, 1930) при разработке концепции репродуктивной ценности видов подчеркивал, что нельзя связывать репродуктив-

ный успех с одним только количеством производимых диаспор. Это важная, но не единственная составляющая репродуктивного успеха. Итогом репродукции является новое поколение растений, и в этом смысле численность всходов и их закрепление – это главный и конечный индикатор репродуктивного успеха растений на популяционно-ценотическом уровне.

Поэтому в качестве общего критерия репродуктивного успеха может быть использовано число всходов, появившихся в данный вегетационный период в расчете на единицу площади популяционного поля изучаемой популяции. По предложению Л.А. Жуковой (1987), можно также использовать отношение числа появившихся всходов к числу генеративных особей в данной популяции.

Связь параметров репродукции, возобновительного процесса и состояния популяции не однозначна и всегда индивидуальна. Производство большого количества жизнеспособных семян далеко не всегда предопределяет успешный возобновительный процесс в популяции. Обильное появление всходов также не всегда сопряжено с формированием инвазионных или нормальных по онтогенетическому составу популяций. Иллюстрацией могут служить данные 10-летних наблюдений И.Т. Попоновой (1985) над популяцией *Pulsatilla patens*. В этой популяции ежегодно формировалось очень большое количество семян, но всходы были редкими, а сама популяция устойчиво сохраняла тип стареющей с преобладанием в ней субсенильных и старых генеративных растений.

Применительно к видам редких охраняемых растений при оценке репродуктивного успеха полезной оказывается классификация репродуктивных стратегий, разработанная Дж. Граймом (Grime, 1977). В ней выделяется пять основных вариантов:

- 1) *V-стратегия* – преобладание вегетативного размножения и отращивания;
- 2) *S-стратегия* – сезонное размножение семенами с весенним или осенним типом их прорастания;
- 3) *V<sub>s</sub>-стратегия* – существование популяции поддерживается в основном за счет банка жизнеспособных семян в почве;
- 4) *V<sub>p</sub>-стратегия* – существование популяции поддерживается за счет банка всходов и проростков, которые являются жизнеспособными на протяжении нескольких лет и поэтому долго сохраняются в фитоценозах;
- 5) *W-стратегия* – устойчивость популяции поддерживается за счет массового ежегодного образования диаспор в большом количестве.

Ценность подхода Грайма в связи с определением общего репродуктивного успеха состоит, в частности, в учете наличия вегетативного размножения и оценке его эффективности. Для редких видов растений репродуктивный успех в значительной степени зависит от реализуемой формы вегетативного размножения (Шейко, 2010).

В целом, репродуктивный успех определяется сочетанием большого числа факторов, основными среди которых является состояние растения, реализуемая им репродуктивная стратегия и многочисленные популяционные и экосистемные связи организма. Заключительные фазы репродукции полностью оказываются под контролем популяционных и ценотических факторов. В итоге для редких видов растений уровень репродуктивного успеха – только одна из многих составляющих, которые определяют устойчивое существование их популяций. Но это ключевая составляющая, и сбой в репродукции быстрее, чем какие-либо другие нарушения, могут стать критическими для популяций редких видов растений.

# Структура популяций редких видов растений

Структурными единицами любой фитопопуляции являются особи. Они не идентичны друг другу по многим признакам и свойствам. Это ведет к выраженному внутривидовому биоразнообразию. Разнообразие строения и свойств особей в пределах одной популяции обычно обозначают термином *гетерогенность*, имея в виду, что такое разнообразие является итогом генезиса, т.е. процесса образования и становления особей.

Чем сильнее выражена внутренняя гетерогенность популяций растений, тем выше их жизнеспособность и устойчивость. Более того, гетерогенные по внутреннему составу популяции устойчивы при меньшей численности особей в них по сравнению с менее гетерогенными популяциями (Кияк, 2004).

Детальное описание разнообразия внутривидового строения выполнено Ю.А. Злобиным (1980, 2009). И. Царик (2004) обращал внимание на пять типов разнообразия особей: по размеру, по морфологической структуре, по способам размножения, по ритму развития и его темпам.

С учетом характера неидентичности особей, которые составляют популяции растений, выделяют следующие основные категории структуры фитопопуляций:

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

Изучение структуры фитопопуляций как целостных биологических систем в последние годы является одной из актуальных проблем популяционной ботаники (Злобин, 2012б). Оно открывает перспективы для широкомасштабного мониторинга состояния популяций редких и исчезающих растений, а также позволяет отслеживать динамические процессы в популяциях на охраняемых природных территориях.

### 9.1. Принципы проведения структурного популяционного анализа

При проведении структурного популяционного анализа особи подразделяют на категории, характер и число которых зависит от того, какая форма неравноценности особей в популяции является объектом изучения. Для количественной характеристики структуры популяций и присвоения им определенного классификационного ранга вычисляют соотношение в них особей разных категорий. Это соотношение, как правило, представляют в процентах или в долях единицы от общей численности особей в данной популяции и называют *составом*, или *спектром популяции*. Соответственно можно говорить о гендерном, возрастном, виталитетном или других спектрах популяции. Обычно спектры представляют в форме графиков.

Спектр популяции независимо от того, по какому признаку подразделяются особи в популяции, оценивают по ряду его параметров. Основными вариантами популяционных спектров являются следующие:

- *полноценная популяция* – популяция, в которой представлены все категории особей. Например, при анализе онтогенетической структуры популяции ее полноценность означает, что в популяции есть особи всех возможных онтогенетических состояний;
- *неполноценная популяция* – популяция, в которой отдельные категории особей отсутствуют. Например, в спектре календарных возрастов особей древесных растений могут быть особи в возрасте 1–10 лет и 30–50 лет, а особи в возрасте 11–29 лет могут полностью отсутствовать. В некоторых случаях регистрируемая неполноценность популяций по календарному возрасту или онтогенетическому состоянию – это своего рода артефакт, являющийся результатом одно- или двухлетних данных о структуре популяций. Он

обусловлен тем, что возобновительный процесс часто не является ежегодным.

В зависимости от того, на какую часть популяции приходится пик численности особей, спектры оценивают как *левосторонние, правосторонние, центрированные, бимодальные* или *полимодальные*.

Лево- и правосторонность спектра определяют визуально или, что точнее, вычислением коэффициента асимметрии. Он указывает на преобладание в популяции особей какого-то маргинального типа.

Пик в спектре популяции может сильно выделяться или быть почти не выраженным. Эту особенность спектра популяции оценивают путем вычисления эксцесса. Низкие значения эксцесса показывают, что популяция выравнена в отношении участия в ней разных категорий особей.

Изучение структуры популяций растений по разным формам неравноценности особей в настоящее время является одной из выраженных «точек роста» популяционной ботаники. Оно дает важную информацию о состоянии популяций редких растений.

## 9.2. Генетическая структура популяций

Выявление генетической структуры популяций требует применения специальных методов и осуществляется специалистами по генетике популяций. Ценность анализа генетической структуры популяций у редких видов растений состоит в том, что внутри- и межпопуляционное генетическое разнообразие является одним из факторов устойчивости популяций и их способности адаптироваться к изменениям условий произрастания.

С точки зрения генетики прямой анализ генома и ДНК дает наиболее точные ответы о генетическом внутри- и межпопуляционном разнообразии. Анализ генома включает определение нуклеотидной последовательности в ДНК. Полиморфизм ДНК в масштабе целого генома можно изучать, опираясь на информацию о нуклеотидной последовательности всей геномной ДНК (полное секвенирование геномов), или использовать альтернативную технологию молекулярного маркирования.

В исследованиях зарубежных специалистов при анализе генетической структуры популяций абсолютно преобладают работы по анализу изоферментов как индикаторов биохимической и метаболической

самобытности особей популяций. Такие исследования проводят для решения широкого круга задач. В первую очередь это редкие и инвазионные растения. Разрабатываются молекулярные методы, которые позволяют различать нейтральные и адаптивные компоненты в генетическом разнообразии за счет установления локусов, непосредственно воздействующих на адаптацию. В обзорной работе (Allendorf, 2010) формируется представление об особой отрасли геномики – геномики охраны растений.

С начала XXI века получает развитие экологическая геномика, целью которой является установление зависимости между организацией генома и условиями обитания растений. Начала формироваться и ландшафтная геномика, изучающая на уровне генетики связи популяций с особенностями ландшафта. При этом используют нейтральные и ненейтральные маркеры, а также делается акцент на выявлении локусов генов, которые в пределах целых ландшафтов выполняют адаптивные функции (Schwartz, 2009). На основе анализа современной литературы М. Унгерер и соавторы. (Ungerer, 2008) подчеркивают, что пока геномы растений изучены очень слабо, а экологические взаимосвязи растений нуждаются в более четком количественном представлении. Трудности на этом пути связаны с отсутствием соответствующих специальных маркеров. Проблема обусловленности адаптационных возможностей растений структурой генома пока не имеет однозначного решения.

В целом, как отмечали М. Сайол и соавторы. (Siot, 2010), пока не установлено прямых и простых взаимосвязей таких популяционных характеристик растений, как адаптируемость и устойчивость с особенностями строения генома и уровнем генетического полиморфизма. В этом направлении предстоит еще очень большая работа.

### **9.3. Гендерная структура популяций**

У однодомных растений гендерная структура не устанавливается. Ее выявление имеет смысл только для растений, у которых пестичные и тычиночные цветки находятся на разных особях. В зависимости от вида растения и типа формируемых цветков устанавливают соотношение в популяции особей с цветками разных типов.

Согласно В.Н. Годину (2007), у растений выделяется три типа цветков: тычиночные, пестичные и обоеполые. По характеру распределения цветков разных половых типов выделяют мономорфные (все осо-

би образуют сходные типы цветков) и гетероморфные популяции (особи имеют разные типы цветков). К *мономорфным популяциям* относят моноклинные, моноэцидные, гиномоноэцидные, андромоноэцидные и полигамомоноэцидные. Среди гетероморфных популяций целесообразно выделять диэцичные, гинодиэцичные, андродиэцичные, полигамодиэцичные, субдиэцичные, пародиэцичные и триэцичные.

Моноклинные популяции состоят из особей, которые формируют обоеполые цветки. Моноэцидные популяции образованы растениями, несущими тычиночные и пестичные цветки. Гиномоноэцидные популяции содержат особи с обоеполыми и пестичными цветками. Андромоноэцидные популяции включают растения с обоеполыми и тычиночными цветками. Полигамомоноэцидные популяции образованы растениями с обоеполыми, тычиночными и пестичными цветками.

У однодомных растений генетический механизм, определяющий пол особи, обеспечивает расщепление потомства по полу в соотношении 1:1. В благоприятных условиях соотношение пестичных и тычиночных особей в популяциях более или менее постоянно. К числу таких растений относится ряд видов родов *Salix*, *Populus*, *Rumex* и др. У гинодиэцидных и андрогинодиэцидных форм в популяциях часто преобладает пестичная половая форма, а у андромоноэцидных, напротив, тычиночная (Малиновский, 1998). В силу разной жизнеспособности мужских и женских особей это первичное соотношение полов часто заметно отличается, отражая эколого-фитоценотические условия, в которых находится популяция (Коровякова, 2012; Дмитрах, 2011). В ряде случаев под влиянием рекреационных и пастбищных нагрузок в популяциях возрастает доля пестичных форм. И. Царик и соавторы (2001) рассматривают это явление как выражение стресс-толерантных свойств вида.

Описаны даже случаи изменения полового типа особей в зависимости от половой структуры популяций. Такое явление типично для тополей, когда в искусственных популяциях из мужских растений через несколько лет у части особей наблюдается смена пола на женский. Гендерная структура популяций редких видов растений остается пока малоизученной.



## 9.4. Возрастная структура

Возрастная структура популяций растений раскрывает соотношение в них особей растений разного календарного возраста. Анализ возрастной структуры популяций чаще всего используют в тех случаях, когда календарный возраст растений достаточно легко определяется в полевых условиях. Существует два основных метода определения возраста растений:

- 1) *хронометрический* – по календарной дате появления всходов;
- 2) *морфобиометрический* – по тем или иным морфологическим признакам, например, у древесных пород, возраст определяется по числу годовичных колец древесины, а у хвойных может оцениваться и по числу мутовок. Особи одного возраста составляют в популяции когорты, то есть *возрастные группы*. Каждая когорта, или возрастная группа, может содержать особи одного календарного возраста или одного возрастного периода.

Поскольку у многолетних трав достаточно точное определение календарного возраста в подавляющем большинстве случаев невозможно, возрастную структуру популяций оценивают в основном у древесных растений.

## 9.5. Онтогенетическая структура

Изучение онтогенетической структуры популяций базируется на классических работах Т.А. Работнова и А.А. Уранова и многих их последователей и учеников. Основной вклад в него внесли работы Л.А. Жуковой, Л.Б. Заугольной, О.В. Смирновой, К.А. Малиновского и В.И. Комендара.

Анализ онтогенетической структуры популяций реализуется в два этапа: сначала у изучаемого вида растения проводят расчленение онтогенеза на отдельные дискретные онтогенетические состояния (в прежней терминологии – возрастные состояния), а затем в популяциях этого растения подсчитывают соотношение особей разного онтогенетического состояния. В шкале онтогенетических состояний каждая фаза рассматривается как отдельный этап в росте и развитии особи, отличающийся морфологической структурой, физиолого-биохимическим состоянием и особым типом взаимоотношений с эколого-фитоценотической средой.

В жизненном цикле растений принято выделять четыре основных онтогенетических периода:

I. *Латентный период* – состояние жизнеспособных семян.

II. *Предгенеративный период* – охватывает состояние от всходов до взрослых вегетативных растений.

III. *Генеративный период* – соответствует цветущим и плодоносящим особям.

IV. *Постгенеративный период*, на протяжении которого особи утрачивают способность активно расти и размножаться и постепенно отмирают.

В свою очередь, каждый из этих онтогенетических периодов подразделяется на ряд онтогенетических состояний. Дробность шкалы онтогенетических состояний, как и критерии их установления, разумеется, зависят от объекта и целей исследования. В большинстве случаев выделяют следующие онтогенетические состояния:

- *семена (se)* – жизнеспособные непроросшие семена или нераскрывающиеся плоды в почве. В популяционных исследованиях эту возрастную группу выделяют редко;
- *проростки (p)* – молодые растеньица, сохраняющие связь с семенем и имеющие первичный корешок, семядоли, вынесенные на поверхность, или при подземном прорастании первичный листок;
- *ювенильные растения (j)* – отличаются упрощенной морфологической структурой, в частности имеют ювенильные листья;
- *имматурные растения (im)* – по морфологической структуре являются переходными от ювенильных к виргинильным и отличаются началом ветвления побега;
- *виргинильные растения (v)* – обладают всеми морфологическими признаками, присущими взрослым особям, но не цветут и не плодоносят;
- *генеративные растения ( $g_0 - g_3$ )* – отличаются наличием цветков и плодов. Подразделение генеративных особей на  $g_1$ -,  $g_2$ - и  $g_3$ -состояния имеет смысл только тогда, когда генеративное размножение одной и той же особи может осуществляться на протяжении нескольких лет. Скрытогенеративно-онтогенетическое состояние ( $g_0$ ) выделяют только для отдельных видов растений;
- *субсенильные (ss) и сенильные (s) растения* – отличаются преобладанием процессов отмирания, цветение и плодоношение отсутствуют или имеют рудиментарный характер;
- *отмирающие растения (sc)* – вообще не имеют живых надземных побегов.

У однолетних растений, цветение и плодоношение которых происходит один раз в их жизни, принято фазу бутонизации оценивать как  $g_1$ , полное цветение –  $g_2$ , формирование плодов –  $g_3$  (Злобин, 2009).

Обычно в популяционной литературе дискретное описание онтогенеза сопровождают схематическими рисунками, которые в полевых условиях позволяют устанавливать принадлежность растений к той или иной онтогенетической категории. На рис. 9.1 в качестве примера дискретного описания онтогенеза у представителя семейства Poaceae приведена схема подразделения на онтогенетические состояния для *Calamagrostis epigeios*.

Для редких видов растений подразделение растений на онтогенетические состояния приходится проводить только на основе структуры надземных частей растений. Примером такого подхода может служить периодизация онтогенеза *Dactylorhiza incarnata*, выполненная С.С. Белан (2011).

По результатам подсчета числа особей в популяции разных онтогенетических состояний строится онтогенетический спектр популяции (Заугольнова, 1985).

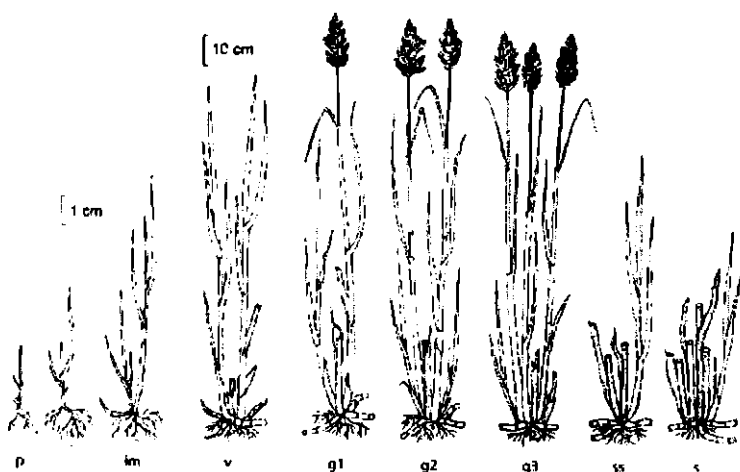


Рис. 9.1. Онтогенетические состояния *Calamagrostis epigeios* (по Н.Г. Улановой, 2007)

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

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

Л.А. Животовским (2001) была предложена система подразделения популяций на шесть категорий: молодые, зреющие, зрелые, переходные, стареющие и старые на основе соотношения возрастности популяции ( $\Delta$  А.А. Уранова) и индекса эффективности ( $\omega$ ). Для установления типа популяций Л.А. Животовским были предложены следующие амплитуды значений  $\Delta$  и  $\omega$ :

- молодые популяции  $\Delta < 0,35$ ,  $\omega < 0,60$ ;
- переходные популяции  $\Delta 0,35-0,54$ ,  $\omega < 0,70$ ;
- зреющие популяции  $\Delta < 0,35$ ,  $\omega > 0,60$ ;
- зрелые популяции  $\Delta 0,35-0,54$ ,  $\omega > 0,70$ ;
- стареющие популяции  $\Delta > 0,55$ ,  $\omega > 0,60$ ;
- старые популяции  $\Delta > 0,55$ ,  $\omega < 0,60$ .

Для интегральной характеристики онтогенетической структуры популяций предложены количественные индексы, разработанные Л.А. Жуковой (1987), позже модифицированные Н.В. Готовым (1998). Они основаны на соотношениях между разными онтогенетическими когортами, которые составляют популяцию. Так, например, индекс восстанавливаемости популяции выглядит следующим образом:

$$I_{\text{восст}} = \frac{\sum j - v}{\sum g_1 - g_3} \cdot 100.$$

Более удачный вариант вычисления индексов был разработан И.Н. Коваленко (2005), в котором оценивается доля каждой онтогенетической когорты по отношению к общей численности популяции.

Индексы И.Н. Коваленко имеют следующий вид:

а) индекс возобновляемости

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

б) индекс генеративности

$$I_{генер} = \frac{\sum_{i=1}^{\xi_1 - \xi_2} n_i}{\sum_{i=1}^{\rho - \xi} n_i} \cdot 100;$$

в) индекс старения популяций

$$I_{стар} = \frac{\sum_{i=1}^{\xi_1 - \xi} n_i}{\sum_{i=1}^{\rho - \xi} n_i} \cdot 100;$$

г) индекс общей возрастности популяции (вычисляется в виде отношения индекса старения к индексу возобновляемости данной популяции)

$$I_{возр} = I_{стар} / I_{возобв}$$

Эти индексы в их совокупности позволяют достаточно точно охарактеризовать общее состояние популяции и особенно удобны для сравнительного анализа популяций одного и того же вида растений при произрастании в разных эколого-ценотических условиях. В. Кияк (2009) показал, что для оценки устойчивости малых популяций редких видов растений особенно информативны значения коэффициента генеративности.

Ряд специалистов пытались выявить у каждого из изучаемых видов растений его онтогенетический спектр, складывающийся в оптимальных эколого-фитоценотических условиях. Это своего рода «идеальный онтогенетический спектр» (Злобин, 2009). Для онтогенетического спектра, который у данного вида реализуется в широком диапазоне условий, был предложен термин «базовый», или «характерный» (Заугольнова, 1976). В.А. Чермушкина (2008) предлагала для спектра такого типа более адекватный термин – «модальный» (от слова «мода»), т.е. наиболее часто встречающийся случай. Для таких спектров используется также термин «обобщенный онтогенетический спектр» (Скользнова, 2003).

Собрания особей одного вида растения, содержащие все характерные для вида онтогенетические группы, устойчиво существующие и обеспечивающие на занятой ими территории непрерывный круго-

оборот поколений, соответствуют «элементарной демографической единице» (Заугольнова, 1993а). Наиболее существенным признаком элементарной демографической единицы является полночленный онтогенетический спектр. Определение размеров этой единицы осуществляется методом наращивания пробных площадей до такого уровня, когда спектр этой выборки окажется полночленным, что рассматривается как условие, необходимое для устойчивого оборота поколений (Попадюк, 1999).

Фактически при изучении популяционной структуры редкого вида растений полезно, прежде всего, установить идеальный онтогенетический спектр, структура которого определяется типичной для особей данного вида продолжительностью пребывания в том или ином онтогенетическом состоянии в оптимальных условиях. Дело в том, что пребывание растений в отдельных онтогенетических состояниях имеет подчас значительную продолжительность, а главное, разную для разных онтогенетических состояний. Например, у *Lilium martagon* период от прорастания семени до появления первого листа занимает три зимы и два лета, а фаза ювенильного растения растянута на 5 лет (Ивашкина, 1985). Естественно, что доля растений этих онтогенетических состояний будет определяться в популяции именно этими сроками, а популяционный спектр будет приобретать левосторонний характер.

Правосторонний спектр характерен для растений, у которых генеративные особи являются длительно живущими при общей большей продолжительности онтогенеза. Именно такого типа онтогенетические спектры, например, характерны для клубневых орхидей Крыма (Попкова, 2012).

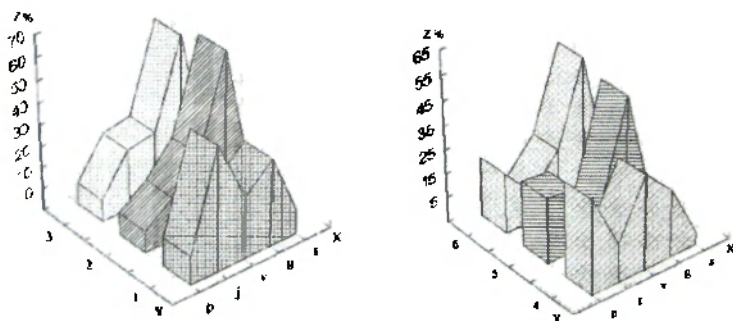
К.А. Малиновский и соавторы (1998) у редких видов растений Карпат выявили, что под воздействием антропогенных факторов (выпас, рекреация и др.) продолжительность пребывания особей в генеративном состоянии резко укорачивается, но зато удлиняются периоды их пред- и постгенеративных состояний. Естественно, что это ведет к соответствующим изменениям онтогенетического состава популяций. В силу этого биолого-экологическая интерпретация типа онтогенетического спектра является отнюдь не тривиальной задачей.

Анализ литературных данных показывает, что онтогенетическая структура популяций растений достаточно четко реагирует на действие экологических факторов (освещенность, плодородие почвы и т.п.), на тип фитоценоза, в котором находится данная локальная популяция, и на общую эколого-ценогическую обстановку. К этим факторам

оказываются чувствительными растения разных жизненных форм и разных сред обитания. Ю.Л. Скляр (2006а) показано, что в водоемах онтогенетическая структура популяций *Nymphaea candida* изменяется так, что популяционный спектр может быть то правосторонним, то левосторонним (рис. 9.2).

В соответствии с традициями популяционной экологии России, Украины и Беларуси закономерности прохождения редкими видами растений этапов онтогенеза и онтогенетическая структура их популяций оказались наиболее изученными в сравнении с другими категориями структуры популяций. Поскольку онтогенетическая структура популяций редких видов отражает закономерности сменяемости поколений, она часто рекомендуется как один из параметров для длительного мониторинга их популяций (Ильина, 2011).

Отдельные исследователи обнаруживали, что онтогенетические спектры даже исчезающих видов, занесенных в Красные книги, являлись полночленными и расценивали это как устойчивость популяции. Например, у редкого вида *Liparis loeselii* такую ситуацию зарегистрировал М.И. Хомутовский (2011). О.Ф. Кирсанова (2011) установила, что у редкого вида *Paeonia anomala* в заповеднике на Урале в период



**Рис. 9.2.** Онтогенетическая структура популяций *Nymphaea candida* в разных сообществах: 1 – *Nuphar lutea purum*; 2 – *Nymphoides peltata* – *Ceratophyllum demersum*; 3 – *Nuphar lutea* + *Potamogeton natans*; 4 – *Nymphaea candida purum*; 5 – *Nuphar lutea* + *Ceratophyllum demersum*; 6 – *Nymphaea candida* – *Potamogeton lucens*. Онтогенетические состояния обозначены общепринятыми символами (по Ю.Л. Скляр, 2006).

с 1997 по 2007 год две его популяции по онтогенетическому составу были нормальными, зрелыми с долей генеративных особей не менее 50–85%.

Есть и данные противоположного характера. В Архангельской области у *Pulsatilla patens* все 11 изученных ценопопуляций были неполночленными, нормальными, в них отсутствовали проростки (Сидорова, 2011). Установлена и погодичная сменяемость онтогенетических спектров в одной и той же популяции. Так, Н.И. Игошева (2006) установила, что у *Listera ovata* в 1999 году и 2004 году онтогенетический спектр был бимодальным, но его пики в разные годы были неодинаковыми. У *Cypripedium calceolus* с 1999 года к 2003 году пик сместился с генеративных особей на виргинильные. А.А. Клименко (2012б) при изучении онтогенетической структуры популяции *Listera ovata* в течение трех лет установила, что по годам в популяциях изменялось соотношение вегетативных и генеративных особей, но сама популяция сохраняла тип инвазионной и, по мнению автора, была устойчивой. Во многих случаях между долей в популяции генеративных особей и популяционной плотностью существует положительная корреляционная связь (Сулейманова, 2006). Рекреационная нагрузка, по сравнению с нетронутыми лесными сообществами, у орхидных разных жизненных форм приводит к снижению общей средней плотности, плотности предгенеративных и генеративных групп, индекса восстановления, возрастанию коэффициента возрастности ( $\Delta$ ) и индекса эффективности ( $\omega$ ) (Быченко, 2011).

В целом, результаты такого рода исследований однотипны и позволяют сделать вывод, что у редких растений онтогенетическая структура популяций может варьировать, и эти вариации иногда мало сопряжены с устойчивостью вида. Популяции редких видов независимо от угрозы их выпадения оказываются полночленными или неполночленными, моно- или бимодальными, левосторонними или правосторонними (Загульский, 1991; Малиновский, 1998; Остапко, 2005; Любинец, 2006). У некоторых видов редких растений нормальный тип онтогенетической структуры может сохраняться даже при крайне низкой численности особей в популяции (Зибенко, 2006). В Карадагском заповеднике (Крым) у большинства (45 видов) из 53 видов редких растений популяции имели нормальный тип (Миронова, 1987). В Тверской области у 22 видов орхидных онтогенетические спектры в подавляющем большинстве случаев полночленные (Пушай, 2007).

Тем не менее у редких видов под действием стрессовых факторов регистрируются и некоторые типичные изменения онтогенетических



спектров популяций: происходит повышение доли догенеративных и особенно иматурных растений, что отражает растянутость сроков прохождения онтогенеза. При выраженных антропогенных изменениях в фитоценозах, с которыми связаны редкие виды растений, онтогенетический спектр популяций иногда становится правосторонним, неполночленным и популяции приобретают характер регрессивных. У редких лесных растений выявлены подобные негативные изменения онтогенетических спектров популяций при увеличении полноты и возраста древостоев.

Онтогенетическая структура популяций по годам подвержена волновым изменениям. У редких видов растений, особенно при неблагоприятных условиях, она более выражена, чем у широко распространенных (Вернигор, 1998). Это хорошо иллюстрируют онтогенетические спектры популяций полевицы тонкой и луговика дернистого (рис. 9.3 и 9.4). При учете популяционного спектра за период 6 лет и 23 года соответственно при устойчивом существовании популяций на лугах за счет популяционных волн онтогенетические спектры имели резко разный состав.

М.Г. Вахрамеевой (2009) на примере группы редких видов растений из семейства орхидных было показано, что при неблагоприятных условиях особи могут переходить в состояние вторичного покоя на период один-три года. Генеративные растения обычно цветут не каждый год, а с перерывами от одного до пяти-семи лет. Это свойственно не только орхидным. Поэтому для получения материала, пригодного для оценки устойчивости популяций редких видов растений на основе характера онтогенетических спектров, необходимы достаточно долгосрочные наблюдения, охватывающие период не меньше, чем время сменяемости одного поколения растений изучаемого вида, а их интерпретация с точки зрения устойчивости популяций — привлечения дополнительных данных.

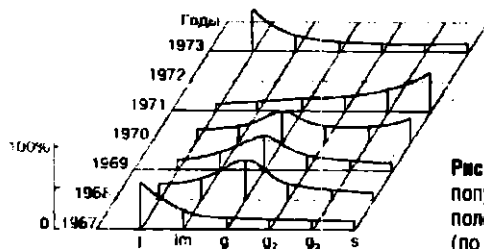


Рис. 9.3. Погодичные изменения популяционного потока у полевицы тонкой (по Е.И. Курченко, 1974)

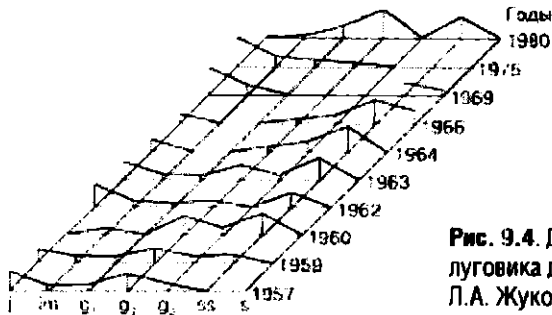


Рис. 9.4. Динамика ценопопуляций луговика дернистого на окских лугах (по Л.А. Жуковой, 1986)

Онтогенетическая структура популяции – это ее автономная характеристика. На основании изучения большой группы редких видов Карпат К.А. Малиновский и соавторы (1998, с. 67) подчеркивали: «Возрастная структура популяций не зависит от их пространственных типов, а также от типов биоморф и распределения по площади» (К.А. Малиновский, 1998 : 67). Согласен с этим мнением и В.М. Остапко (2005), изучивший популяционную структуру большого числа видов растений на юго-востоке Украины.

В целом, изучение особенностей прохождения растениями онтогенеза на основе его дискретного описания и выявление онтогенетических спектров является мощной методологией познания организации популяций, и она далеко еще себя не исчерпала.

### Методический блок

#### **Дискретное описание онтогенеза и построение онтогенетического спектра**

Проведение анализа онтогенетической структуры популяций состоит из нескольких этапов:

1. Установление типа счетной единицы.
2. Подразделение онтогенеза на дискретные этапы с учетом особенностей биоморфы и неразрушающих методов учета, вытекающих из недопустимости уничтожения растений в популяции.
3. Подготовка бланков. (Примерный образец бланка дан в табл. 9.1).
4. Закладка пробных учетных площадок и подсчет особей.

При обработке полученных данных для выполнения расчетов рекомендуется использовать компьютерную программу ANONS (Анализ Онтогенетической Структуры популяций), разработанную Ю.А. Злобиным.

Таблица 9.1. Примерный образец бланка для установления онтогенетической структуры популяции

Номер учетной площадки	Онтогенетические состояния									
	<i>p</i>	<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>	<i>ss</i>	<i>s</i>	

После введения полученных при полевых учетах данных программа выдает следующую информацию:

1. Общее число учтенных особей растений, шт.
2. Число особей каждого выделяемого онтогенетического состояния отдельно в штуках и в процентах от общего количества оцененных особей.
3. Индексы интегральной оценки популяции И.Н. Коваленко, Л.А. Жуковой и Н.В. Глотова, Л.И. Воронцовой.
4. Индексы Д.А.А. Уранова и Л.А. Животовского.
5. Оценка типа популяции по Т.А. Работнову и по классификации Л.А. Животовского.

В табл. 9.2 приведены популяционные характеристики онтогенетических состояний растений по А.А. Уранову (1975) и Л.А. Животовскому (2001).

Так, например, на основе описанной методики был проведен анализ онтогенетической структуры пяти популяций *Pulsatilla patens* в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» на основе данных, предоставленных А.А. Клименко. На рис. 9.5 показаны восемь выделенных

Таблица 9.2. Характеристика онтогенетических состояний растений

Онтогенетическое состояние	Условное обозначение	Индекс возрастнойности А.А. Уранова	Индекс эффективности Л.А. Животовского
Семена	<i>sm</i>	0,0025	0,0099
Проростки	<i>p</i>	0,0067	0,0266
Ювенильные растения	<i>j</i>	0,0180	0,0707
Имматурные растения	<i>im</i>	0,0474	0,1807
Виргинильные растения	<i>v</i>	0,1192	0,4200
Молодые генеративные	<i>g<sub>1</sub></i>	0,2689	0,7864
Зрелые генеративные	<i>g<sub>2</sub></i>	0,5000	1,0000
Старые генеративные	<i>g<sub>3</sub></i>	0,7311	0,7864
Субсенильные	<i>ss</i>	0,8808	0,4200
Сенильные	<i>s</i>	0,9526	0,1807
Отмирающие	<i>sc</i>	0,9820	0,0707

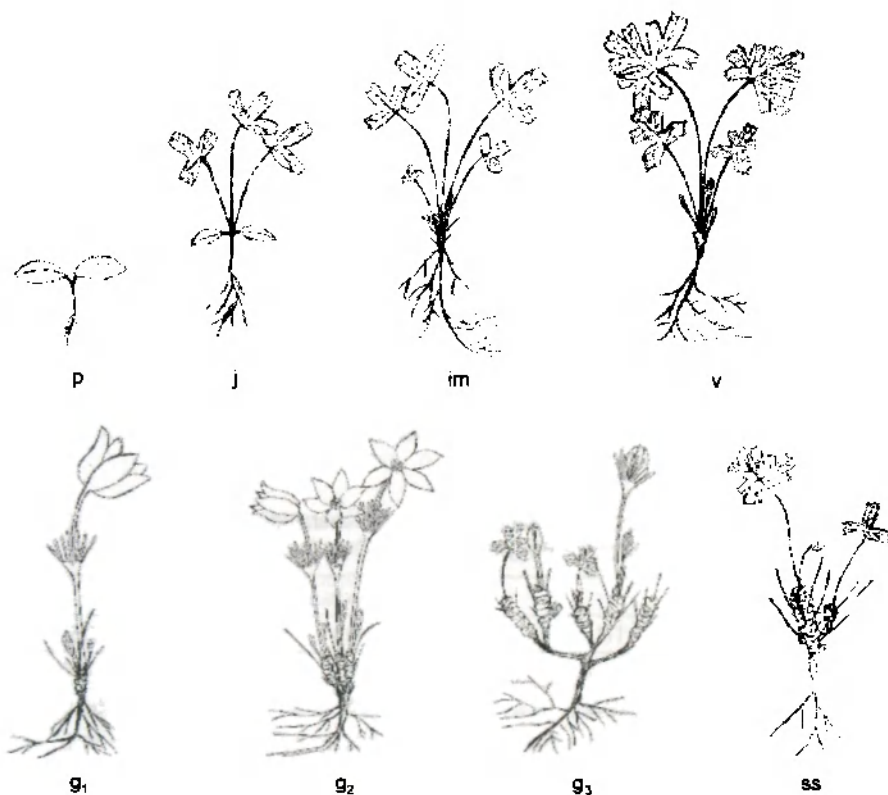


Рис. 9.5. Периодизация онтогенеза *Pulsatilla patens* (по А.А. Клименко)

онтогенетических дискретных состояний этого растения с использованием признаков их надземной части.

На основании трехлетних учетов численности особей в этих популяциях установлены их онтогенетические спектры (рис. 9.6) и вычислены онтогенетические индексы с использованием компьютерной программы ANONS (табл. 9.3).

Из полученных материалов видно, что популяции *Pulsatilla patens* существенно отличаются между собой по многим показателям. Четыре популяции являются неполноценными – в них отсутствуют проростки. Они зарегистрированы только в популяции № 3. В трех популяциях пик численности приходился на генеративные растения, в одной на виргинильные и в одной на субсенильные. Таким образом, онтогенетические спектры

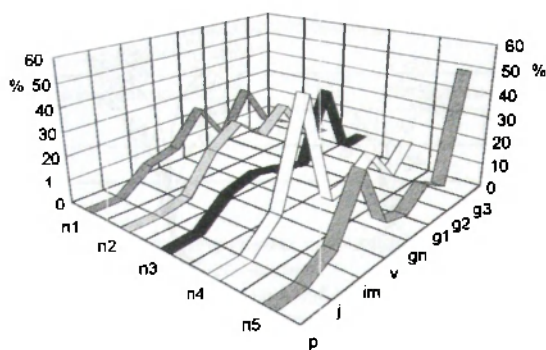


Рис. 9.6. Онтогенетические спектры пяти популяций *Pulsatilla patens*

Таблица 9.3. Онтогенетические индексы по И.Н. Коваленко и индексы Уранова – Животовского для популяций *Pulsatilla patens*

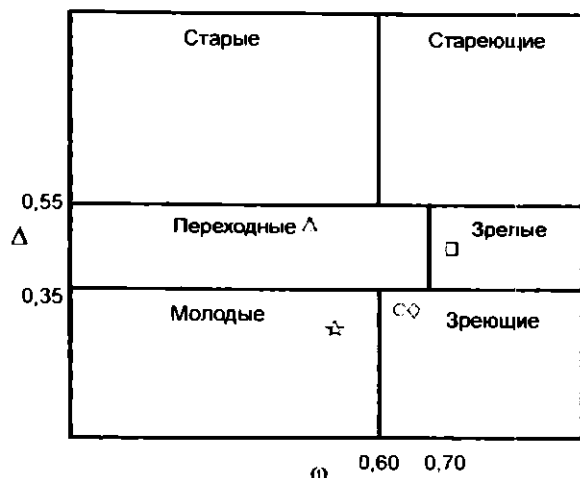
Онтогенетический индекс	Популяция				
	П1	П2	П3	П4	П5
$I_{возр}$	49,4	46,2	19,2	67,6	40,6
$I_{стип}$	12,9	12,8	20,1	10,9	50,0
$I_{зотип}$	46,5	48,7	70,3	21,9	11,6
$I_{ваар}$	0,3	0,3	1,0	0,2	1,2
$\Delta(\epsilon)$	0,32/0,63	0,32/0,65	0,45/0,74	0,26/0,51	0,53/0,47

популяций № 1, 2 и 3 были центрированными, у популяции № 4 – спектр был левосторонним, а у популяции № 5 – правосторонним.

Рассмотренные популяции существенно отличались индексом возрастнойности, который колебался в амплитуде от 0,2 до 1,2. По классификации Т.А. Работнова популяции № 1, 2 и 3 являлись нормальными, № 4 – инвазионной, № 5 – регрессивной. Аналогичные результаты дала и классификация популяций по Л.А. Животовскому (табл. 9.4 и рис. 9.7).

Таблица 9.4. Типы популяций *Pulsatilla patens*

Тип популяции	П1	П2	П3	П4	П5
По Т.А. Работнову	нормальная	нормальная	нормальная	инвазионная	регрессивная
По Л.А. Животовскому	зреющая	зреющая	зрелая	молодая	переходная



**Рис. 9.7.** Положение популяций *Pulsatilla patens* в пространстве  $\Delta/\omega$ . Популяция № 1 – круг; популяция № 2 – ромб; популяция № 3 – квадрат; популяций № 4 – звездочка; популяция № 5 – треугольник

Регрессионный тип популяций у редких видов растений может свидетельствовать об очень низкой устойчивости популяции. Поэтому полезно уточнить классификацию, используя предложение Л.А. Жуковой (1995) о подразделении популяций регрессионного типа на четыре подтипа:

- 1)  $R_1$  – популяция включает субсенильные и сенильные растения, а также цветущие, но неплодоносящие особи;
- 2)  $R_2$  – в популяции имеются только особи постгенеративного состояния, т.е. ss-, s- и sc-состояний;
- 3)  $R_3$  – в популяции имеются только сенильные (s) и отмирающие (sc) растения;
- 4)  $R_4$  – популяция включает только отмирающие (sc) растения.

В рассматриваемом примере популяция *Pulsatilla patens* П5 может быть отнесена к подтипу  $R_1$ .

## 9.6. Размерная структура

Одним из вариантов установления неравноценности особей в популяциях растений является анализ размерной структуры. Изучение размерной структуры популяций чаще всего проводится в отношении древесных растений (Ставрова, 2007). Фундаментальные работы по

размерной структуре древесных пород были выполнены В.С. Ипатовым (1968), а затем С.А. Дыренковым (1984). Значительный вклад в раскрытие закономерностей формирования размерной структуры лесобразующих древесных пород на этапах от проростков до взрослого древостоя внесен исследованиями В.Г. Скляр (2011, 2012).

Информативен анализ размерной структуры и для травянистых растений, поскольку раскрывает позицию отдельной особи и групп, сходных по размеру особей, по отношению к другим особям изучаемой популяции. Кроме того, известно много фактов, когда выживание и репродукция особей растений были тесно связаны с их размером (Solbrig, 1981; Котов, 2001 и др.).

Однозначного определения размера особей растений в популяционной литературе нет. Обычно под размером имеют в виду или полную величину фитомассы растения, или величину его надземной части. В качестве размерного показателя иногда используются высота растений и размер листовой поверхности (Казанцева, 2009). У древесных растений часто используют диаметр ствола. Биологический смысл этих показателей разный. Фитомасса особей отражает уровень продукционного процесса, выраженность эдификаторной функции и устойчивость, но при этом (особенно у многолетних растений – деревьев, кустарников и кустарничков) перегружена биологически неактивными частями, несущими структурами и т.п. Физиологически более важным показателем размера являлась бы оценка метаболически активных поверхностей растений – поверхности листьев и поверхности сосущих корней. Но первый из этих показателей не учитывает качества листьев: известно, что теневые листья при большем размере, чем световые, практически не вносят вклада в продукционный процесс, а иногда тратят на дыхание больше, чем производят при фотосинтезе. Второй показатель – поверхность корневой системы в полевых условиях, особенно при изучении редких видов растений, практически никогда не используется.

В связи с этими обстоятельствами одномерный подход к оценке размера растений может дать только приблизительные результаты, требующие значительной коррекции. Хотя в ряде случаев он достаточно информативен. Более точной является оценка размера особей сразу по двум параметрам, которые дополняют друг друга. У редких видов растений такими параметрами в первую очередь могут быть высота растений и размер листовой поверхности.

Ю.А. Злобин подчеркивал, что «универсальным критерием размерности особей выступают полные амплитуды изменения значений

любых количественных параметров, характеризующих величину растения» (Злобин, 1988 : 85). Поэтому наиболее информативным с эколого-биологической точки зрения является многомерный подход к оценке размера особей растений, который является первым приближением к анализу виталитета особей.

К.М. Хайлов (2012) на большом количестве растений разных жизненных форм показал, что чем меньше размер организма, тем интенсивнее идет метаболизм в расчете на единицу массы. Эта закономерность имеет важное значение для редких видов растений. Их особи, как правило, меньше по размеру, чем особи ценозообразующих видов растений, тогда как их потребность в ресурсах находится на том же уровне. Поэтому в условиях дефицита ресурсов, обычного для закрытых фитоценозов типа лесов или лугов, виды растений, менее крупные по размеру фитомассы, с меньшей поверхностью листьев и всасывающих корней оказываются первыми кандидатами на вытеснение из биоценоза. Как следствие этих взаимосвязей сама по себе размерная структура популяции редкого вида растений не дает полной информации, для оценки ценотического статуса редкого вида необходимо сопоставление размеров его особей с размером особей видов, произрастающих совместно с ним.

### Методический блок

#### **Анализ размерной структуры особей в популяциях редких видов растений**

Алгоритм установления размерной структуры особей включает в себя следующие этапы:

- а) выбор размерного признака, зависящий от жизненной формы изучаемого растения;
- б) создание электронной таблицы на основании материалов, полученных при полевой работе;
- в) расчет основных статистических параметров, включая минимальное и максимальное значения признака, среднее арифметическое и ошибку среднего арифметического;
- г) установление числа классов и их амплитуд;
- д) установление для каждой особи ее размерного класса;
- е) содержательная интерпретация результатов и их визуализация в виде графиков.

Рассмотрим реализацию этого алгоритма на примере изучения размерной структуры популяции *Circaea alpina*. Материал был получен



	1	2	3	4
	h	A	class	Class
			a b c	A B C
1	13.5	66.8	ab	A
2	6.5	18.8	cc	C
3	5.9	19.6	cc	C
4	2.9	10	cc	C
5	13.8	24.3	ac	B
6	11	38.3	ab	A
7	10.6	15.4	ac	B
8	9.5	23.7	bc	C
9	12	20.9	ac	B
10	11	14.6	ac	B
11	15.5	16.5	ac	B
12	7.8	22	cc	C
13	11	26.7	ac	B
14	10.2	20	ac	B
15	13.3	40	ab	A
16	6.8	12.5	cc	C
17	7.2	12.2	bc	C
18	6.5	16.6	cc	C
19	11.3	47.8	ab	A
20	6.2	72.5	cb	C

Рис. 9.8. Фрагмент электронной таблицы с данными по высоте ( $h$ , см) и размеру листовой поверхности ( $A$ , см<sup>2</sup>) в популяции *Circaea alpina* с подразделением на подклассы (a – c) и классы размера (A, B и C)

А.А. Клименко. В качестве индикаторов размера особей в этом случае были взяты высота растений и размер листовой поверхности. На основе полученных промеров составлена электронная таблица (рис. 9.8). Для каждого из статистических рядов вычислены основные статистики (рис. 9.9).

В соответствии с обычной практикой для анализа размерной структуры популяции статистический ряд подразделяется на три интервала так, что они соответствуют трем классам размера: А (высший) – самые крупные особи; В (промежуточный) – особи промежуточного размера и С (низший) – мелкие особи. Разделение статистического ряда на три размерных класса можно проводить произвольно, просто разделив его на три

Descriptive Statistics (Circaea_09_011.sta)							
Variable	Valid N	Mean	Minimum	Maximum	Variance	Std Dev.	Standard Error
h	39	9.17949	2.90000	15.5000	7.944	2.81847	0.45132
A	39	57.88205	10.00000	297.1000	4269.655	65.34260	10.46319

Рис. 9.9. Вычисление основных статистических параметров выборки для высоты растений ( $h$ ) и размера листовой поверхности ( $A$ ) в популяции *Circaea alpina*

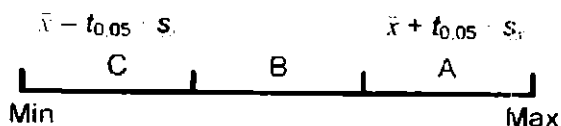


Рис. 9.10. Подразделение статистического ряда размерного признака на три классовых интервала

равные части. Более правильно с учетом того, что статистические ряды размеров, как правило, соответствуют нормальному статистическому распределению, провести подразделение интервала значений параметра по формуле

$$\bar{x} \pm t_{0,05} \cdot s_{\bar{x}}$$

где  $t_{0,05}$  – значение критерия Стьюдента при числе степеней свободы  $df = N - 1$  (приложение 7). В этом случае класс B лежит в промежутке от  $\bar{x} - t_{0,05} \cdot s_{\bar{x}}$  до  $\bar{x} + t_{0,05} \cdot s_{\bar{x}}$ . Значения признака ниже этого интервала будут соответствовать классу C, а выше – классу A. Графически этот алгоритм представлен на рис. 9.10.

В рассматриваемом примере для высоты растений при  $df = 39 - 1$  критерий Стьюдента при  $p = 0,05$  равен 2,024 и промежуточный интервал составил

$$9,179 \pm 2,024 \cdot 0,451,$$

что дает

$$9,179 + 2,024 \cdot 0,451 = 10,09 \text{ и } 9,179 - 2,024 \cdot 0,451 = 8,266.$$

Таким образом, в класс C входят особи высотой менее 8,3 см, в класс B – высотой от 8,3 до 10,1 см, а в класс A – высотой более 10,1 см.

Аналогичные вычисления по параметру «размер листовой поверхности» дали для класса C – растения с листовой поверхностью меньше 36,7 см<sup>2</sup>, в класс B вошли растения с этим показателем от 36,7 до 79,1 см<sup>2</sup> и в класс A – более 79,1 см<sup>2</sup>.

В соответствии с полученными результатами для каждой особи *Circaea alpina* в электронной таблице (рис. 9.7, колонка 3) проставляется ее принадлежность к размерному классу по высоте и по размеру листовой поверхности. Так, например, для особи № 1 проставляется ab, так как она принадлежит к классу A по высоте и классу B по размеру листовой поверхности. В следующем столбце этой таблицы проставляется принадлежность особей к классам A, B или C при двумерной оценке размера особей. При этом следует руководствоваться схемой, представленной на рис. 9.11.

Итоговое распределение особей рассматриваемой популяции *Circaea alpina* по размерным классам представлено на рис. 9.12. Вычисление

a	Класс В – ca	Класс А – ba	Класс А – aa
b	Класс С – cb	Класс В – bb	Класс А – ab
c	Класс С – cc	Класс С – bc	Класс В – ac
	c	b	a

Рис. 9.11. Распределение особей в соответствии с размером по классам при двумерном подходе

долей особей каждого из классов размера в данной популяции показало, что особей класса А в ней 28,2%, класса В – 33,3% и класса С – 38,5%. Гистограмма размерной структуры популяции приведена на рис. 9.13.

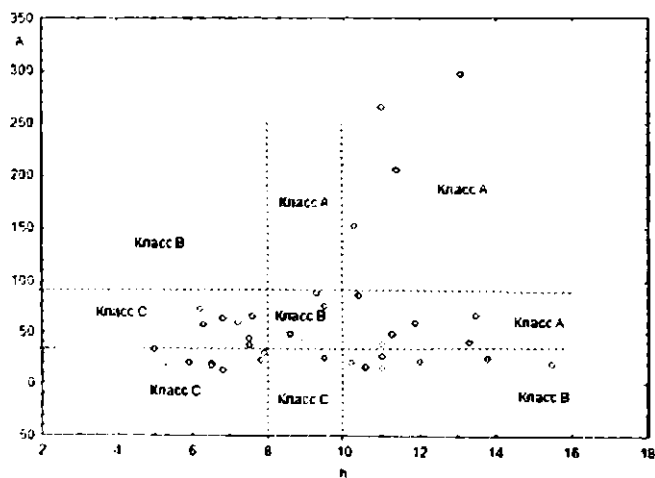


Рис. 9.12. Положение особей *Circaea alpina* в пространстве двух признаков размера – высоты растений и площади листовой поверхности с подразделением на классы размера А, В и С

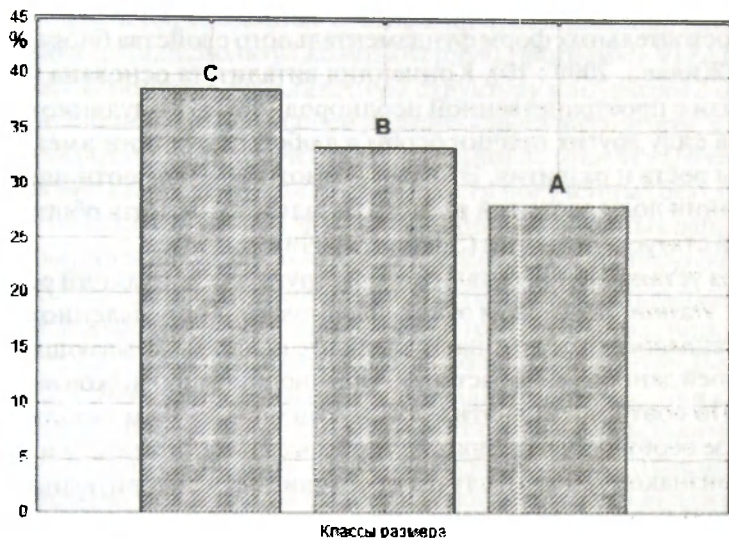


Рис. 9.13. Гистограмма размерной структуры популяции *Circaea alpina*

Видно, что распределение по классам размера в рассматриваемой популяции *Circaea alpina* было примерно равномерным с небольшим преобладанием растений низшего класса.

В качестве упрощенного экспресс-метода сравнительной оценки размерной структуры нескольких популяций может быть рекомендован индекс дивергенции, предложенный А. Клюге и В. Керфутом (Kluge, 1973):

$$RDi = x_i(\max) - x_i(\min),$$

т.е. разница между наибольшими и наименьшими средними размерами особей сопоставляемых популяций.

## 9.7. Виталитетная структура

Виталитет является морфоструктурным выражением жизненного состояния растений. Понятие о виталитетной структуре популяций растений и методика ее оценки были предложены в 1984 году (Злобин, 1984) и в дальнейшем получили активное развитие. Значительный вклад в развитие концепции виталитета внесли работы Г.Г. Жилева (2005а). Накопление фактического материала показало, что «дифференциация особей по их жизненному состоянию является

одной из самостоятельных форм фундаментального свойства биоразнообразия» (Жилияев, 2009 : 10). Концепция виталитета основана на том, что в связи с пространственной неоднородностью популяционных полей и в силу других причин особи в любой популяции имеют разные темпы роста и развития. Это дает возможность по соотношению в популяции доли растений разного виталитета оценить общий виталитетный статус популяции (Злобин, 1989в).

Процедура установления виталитетной структуры популяций состоит из двух этапов. На первом этапе на основании определенного алгоритма устанавливаются признаки, наиболее полно раскрывающие виталитет особей данного вида растения. Обычно таких признаков выбирают три. По соотношению этих признаков при базовом виталитетном анализе особи подразделяют на три класса виталитета:  $a$ ,  $b$  и  $c$ . Поскольку признаков три, то в случае необходимости виталитетный анализ позволяет подразделить особи популяции на девять классов качества: от 1А до 3С. Это помогает уточнить виталитетную структуру популяции (Скляр, 2009 а).

На втором этапе оценивается доля в популяции особей разных классов виталитета и определяется виталитетная структура популяции. В зависимости от преобладания в популяции особей определенного класса виталитета популяции по виталитетной структуре делятся на три категории: процветающие, равновесные и депрессивные.

*Процветающие популяции* характеризуются преобладанием особей, несущих признак, который относится к высшему классу градации. Критическое условие их выделения

$$0,5(a + b) > c.$$

*Равновесные популяции* выделяются при равном соотношении особей всех трех градаций виталитета. Критическое условие их выделения:

$$0,5(a + b) \approx c.$$

*Депрессивные популяции* характеризуются преобладанием особей, несущих признак, который относится к низшему классу градации. Критическое условие их выделения:

$$0,5(a + b) < c.$$

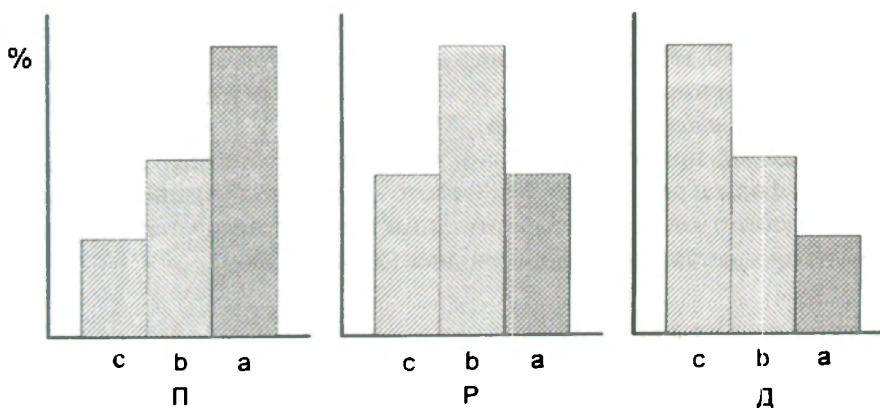
В графической форме соотношение особей разного уровня виталитета в трех основных категориях виталитетной структуры популяций представлено на рис. 9.14.

Расчеты, связанные с виталитетным анализом, наиболее удобно проводить, используя компьютерную программу VITAL. Она позволяет установить виталитетную структуру популяции с определением соотношения в ней особей разного класса виталитета, а также оценивать виталитетное качество популяции по индексу  $Q$  с установлением уровня статистической достоверности полученных результатов. Оценка виталитета особей может выполняться в разных вариантах: по одному признаку или по их комплексу (обычно используют три признака). Программа позволяет проводить сопоставительный анализ виталитета разных популяций одного и того же вида растений. В этом случае также предусмотрен выбор нескольких вариантов. В качестве стандарта может использоваться генеральное среднее, или классы интервалов виталитета пользователь может устанавливать самостоятельно.

Виталитетный анализ по своей сущности – это сравнительный метод: чем больше взято локальных популяций для анализа, тем точнее оценка виталитетной структуры каждой отдельной популяции. Хотя оценка виталитета отдельно взятой популяции также информативна.

Приближенная, но достаточно точная оценка виталитета может быть выполнена на основе индекса IVC (Ишбирдин, 2004; Ишмуратова, 2006):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \overline{X_i}}{N},$$



**Рис. 9.14.** Модельные спектры виталитетного состава популяций растений: П – процветающие; Р – равновесные; Д – депрессивные популяции; а – особи наивысшего класса виталитета; б – особи промежуточного класса виталитета; с – особи низшего класса виталитета

где  $\bar{X}_i$  – среднее значение  $i$ -го признака в популяции;  
 $X_i$  – среднее значение  $i$ -го признака для всех сравниваемых популяций;  
 $N$  – число признаков. Авторы рекомендуют в случае увеличения значений признаков в неблагоприятных условиях использовать обратное соотношение, т.е.  $\bar{X}_i / X_i$ . Наибольшие значения индекса  $IVC$  соответствуют более высокому уровню виталитета.

При маршрутных геоботанических обследованиях для оценки жизненного состояния редких видов растений может быть использована система деления особей на три класса жизнеспособности. На примере *Soldanella hungarica* Г.Г. Жилиев (2005) разработал таблицу качественных признаков по каждому из этих трех классов для всех выделяемых онтогенетических состояний особей.

Анализ виталитетной структуры популяций оказался высокоинформативным и к настоящему времени многократно использовался специалистами в области популяционной экологии растений, в том числе и для оценки устойчивости популяций редких видов растений (Рассвич, 2005; Афанасьева, 2008; Сулейманова, 2008; Пархоменко, 2009; Марценюк, 2009; Клименко, 2010; Кондакова, 2010; Куприюшина, 2010; Гаврилова, 2011; Морозова, 2011 и др.). Несмотря на то что водная среда обитания является более стабильной, чем сухопутная, виталитетная структура популяций реагирует и на ее изменения. Ю.Л. Скляр (2006б) установил, что у редкого, охраняемого в Украине вида *Traça naians* в зависимости от типа сообщества виталитетная структура популяций меняется от депрессивной ( $Q = 0,14$ ) до процветающей ( $Q = 0,50$ ). В зависимости от особенностей водного фитоценоза существенно (от  $Q = 0,1$  до  $Q = 0,4$ ) изменялся и виталитет популяций *Nymphoides peltata* (Скляр, 2012).

На многих примерах показано, что у редких растений разных жизненных форм и разного ценогического статуса при ухудшении условий виталитетная структура популяций трансформируется с переходом из процветающих в депрессивные (Злобин, 2009).

## Методический блок

### **Анализ виталитетной структуры популяции**

Алгоритм проведения виталитетного анализа разработан Ю.А. Злобиным (1984, 1989а). На этапе полевой работы особи для морфометрии отбираются в случайном порядке. В нее включают особи только одного и того же

онтогенетического состояния. Обычно используют генеративные растения ( $g_2$ ). При обследовании популяций редких видов генеративные особи зачастую могут вообще отсутствовать. В таком случае для установления виталитетного состояния популяций, как это было показано А.А. Клименко и С.М. Панченко (2010) на примере *Lilium martagon*, используют вегетативные особи, но строго одного онтогенетического состояния. Все остальные моменты проведения виталитетного анализа остаются неизменными. Выборка по размеру должна быть репрезентативной по отношению к изучаемой популяции.

Следующий этап работы состоит в морфометрии особей. Выбираемые для морфометрического анализа параметры должны соответствовать жизненной форме растения и включать метрические, аллометрические и динамические признаки растений. При работе с малочисленными популяциями редких видов растений этот набор ограничивает необходимость использования только неразрушающих методов морфометрии. Поэтому морфометрия в этих случаях выполняется без изъятия растений из популяции. Такую модификацию метода К.В. Дорошенко (2012б) назвал экспресс-методом. Завершается этот этап работы созданием компьютерной матрицы исходных морфометрических данных. Фрагмент такой матрицы на примере редкого растения *Listera ovata* приведен на рис. 9.15.

Используемые при морфометрии особей признаки имеют разную биологическую и экологическую информационную ценность. Поэтому третий

	1	2	3	4	5	6	7
	h	LI	Sl	al	A	LN	NH
1	48.8	11.7	7.3	58.9	117.9	16.1	22
2	53.5	11.2	5.6	43.3	86.6	19.8	31
3	61.7	10.2	8.7	61.2	122.5	25.5	30
4	60.4	11.2	9.4	72.6	145.3	24.8	31
5	49	13.1	8.7	78.6	157.3	14.1	22
6	63.5	11.5	8.6	68.2	136.5	21.2	36
7	55	8.4	6.7	38.8	77.7	22.8	29
8	57.9	10.3	6.4	45.5	91	26	39
9	50.3	10.6	7.4	54.1	108.2	15.8	18
10	22.8	8.6	6.3	37.4	74.8	21.6	24
11	48.7	9.2	5.5	34.9	69.8	116.3	15
12	54.2	9.9	6.3	43	86.1	19.3	19
13	67.3	9.9	7.3	49.9	99.7	21.1	24
14	50.7	8.7	6.4	38.4	76.8	17	23
15	51.3	8.7	5.7	34.2	68.4	19.6	30
16	47.6	8.5	8.6	50.4	100.9	19.1	27
17	67	10.4	9.5	68.2	136.3	26.6	33
18	41.1	5.8	4.4	17.6	35.2	14.6	23
19	49.4	9.6	5.7	37.8	75.5	13.1	28
20	49.6	9.9	5.6	38.3	76.5	16.4	32

Рис. 9.15. Фрагмент компьютерной базы данных для выборки особей из популяции *Listera ovata*



этап работы заключается в выборе признаков (обычно трех), которые наиболее точно отражают жизненное состояние растений. Для объективизации выбора этих признаков последовательно анализируются: а) средние значения признаков и уровень их варьирования; б) корреляционная матрица признаков и коррелограмма; в) результаты факторного анализа корреляционной матрицы. Для рассматриваемого примера с *Listera ovata* они приведены на рис. 9.16–9.19.

При конструировании детерминирующего виталитет-комплекса предпочтение отдается биологически значимым признакам с высокой степенью варьирования, входящим в разные корреляционные плеяды и вносящим наибольший вклад в первый и второй факторы, выделенные в ходе факторного анализа. Комплекс признаков, детерминирующий виталитет особей, разный для растений разных жизненных форм и разных эколого-фитоценологических стратегий, но обычно в него входят фитомасса надземной части растения или какой-то признак, наиболее тесно с ней коррелирующий, размер листовой поверхности и один из показателей репродукции.

Variable	Descriptive Statistics (Spreadsheet3)		
	Mean	Variance	Standard Error
h	50.0745	90.501	0.924004
IL	10.2877	2.119	0.141388
sl	7.6547	2.011	0.137753
al	55.3077	250.657	1.537756
A	110.0472	1006.431	3.081336
Lfl	24.4292	165.829	1.250771
Nfl	30.8491	85.806	0.899715

Рис. 9.16. Вычисление среднего арифметического, дисперсии и ошибки среднего для выборки растений из популяции *Listera ovata*

Variable	Correlations (Spreadsheet3)									
	Means	Std Dev	h	sl	al	A	Lfl	Nfl		
h	50.0745	9.51320	1.000000	0.370291	0.312041	0.369484	0.316232	0.300290	0.519310	
IL	10.2877	1.41568	0.370291	1.000000	0.987725	0.983095	0.849300	0.127060	0.248620	
sl	7.6547	1.41829	0.312041	0.987725	1.000000	0.940995	0.894166	0.039084	0.278502	
al	55.3077	15.83217	0.369484	0.983095	0.940995	1.000000	0.952975	0.084347	0.283040	
A	110.0472	31.72429	0.316232	0.849300	0.894166	0.952975	1.000000	0.071981	0.239067	
Lfl	24.4292	12.87747	0.300290	0.127060	0.039084	0.084344	0.071981	1.000000	0.285288	
Nfl	30.8491	9.26313	0.519310	0.248620	0.278502	0.283040	0.239067	0.285288	1.000000	

Рис. 9.17. Корреляционная матрица морфометрических признаков особей *Listera ovata*



Рис. 9.18. Корреляционные плеяды, построенные методом максимального корреляционного пути для морфометрических параметров особей *Listera ovata*

Variable	Factor Loadings (Unrotated) (Spreadsheets) Extraction: Principal components (Marked loadings are >  0.50000 )	
	Factor 1	Factor 2
h	0.530967	0.630661
IL	0.665390	-0.740974
sl	0.602564	-0.228228
aL	0.871814	0.209152
A	0.840365	0.247188
Lf	0.206748	0.711526
Nf	0.442871	0.636832
Exp. Var.	3.948551	1.488896
Prp. Totl.	0.564079	0.212699

Рис. 9.19. Результаты факторного анализа корреляционной матрицы для *Listera ovata*

На базе выбранных для дальнейшей работы признаков проводится виталитетный анализ с использованием компьютерной программы VITAL. По результатам виталитетного анализа устанавливается виталитетная структура популяции, определяется коэффициент виталитета Q и оценивается статистическая достоверность полученного решения.

В качестве примера реализации завершающего этапа виталитетного анализа можно привести его результаты для популяций *Listera ovata*.

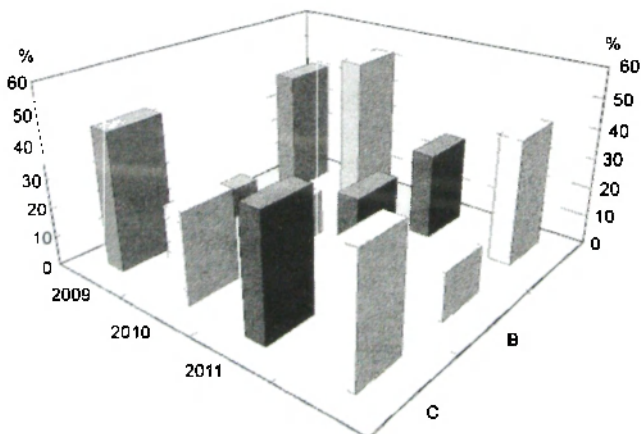
Таблица 9.5. Виталитетная структура популяции редкого вида *Listera ovata* в 2009, 2010 и 2011 годах

Год	Классы виталитета особей			Индекс качества, Q	Достоверность оценки, %	Тип популяции
	С	В	А			
2009	46,4	10,7	42,9	0,268	97,0	Равновесная
2010	30,8	15,3	53,9	0,346	50,0	Процветающая
2011	41,6	29,2	29,2	0,292	92,5	Равновесная
В среднем	41,5	16,0	42,5	0,293	99,9	Равновесная

На основании величин коэффициентов вариации, структуры корреляционной плеяды и итогов факторного анализа признаками, детерминирующими виталитет особей *Listera ovata*, оказались высота растений, площадь листовой поверхности и число цветков и плодов.

По результатам виталитетного анализа, проведенного с помощью компьютерной программы VITAL, были получены результаты, приведенные в табл. 9.5 и в графической форме на рис. 9.20.

Установлено, что в 2009 и 2011 годах популяция *Listera ovata* по типу виталитетной структуры являлась равновесной, а в 2010 году – процветающей с явным преобладанием в ней особей высшего класса виталитета А.

Рис. 9.20. Виталитетный спектр популяции редкого вида *Listera ovata* в разные годы наблюдений

Статистическая достоверность полученного заключения была достаточно высокой и составляла 70–97%. На основании полученных результатов автор этого исследования А.А. Клименко (2011б) пришла к обоснованному выводу, что в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» популяция *Listera ovata* находится в благоприятных эколого-фитоценологических условиях и достаточно устойчива.

Виталитетный анализ может быть сопряжен с картированием положения особей на площади популяционного поля при одновременной регистрации их жизненного состояния. Линии, соединяющие на картосхеме особи одинакового класса виталитета, называют *изовиталиями* (Злобин, 1989). Анализ изовиталей дает дополнительную и часто трудно получаемую другими способами картину действия стрессовых факторов на растения, раскрывает природу и источник таких стрессов.

## Методический блок

### Анализ виталитета популяций по индексу *IVC*

Индекс *IVC* был разработан А.Р. Ишбирдиным и М.М. Ишмуратовой в 2004–2006 годах и в настоящее время находит широкое применение как приближенный метод сравнительной оценки виталитета популяций растений. Вычисления проводятся по приведенной выше формуле и выполняются в четыре этапа.

**Первый этап.** Из числа морфометрических признаков особей изучаемого редкого вида растения выбирают несколько признаков, которые характеризуют размер особей. Метод не ограничивает их количества, и их может быть от одного до неопределенно большого числа. Выбор признака или признаков полностью зависит от квалификации исследователя. Из этих признаков составляется компьютерная база данных для каждой из популяций в отдельности.

**Второй этап.** Для каждой популяции и для каждого признака вычисляется значение среднего арифметического ( $\bar{x}$ ).

**Третий этап.** Компьютерные базы данных для сравниваемых популяций объединяются в одну, и для каждого из выбранных признаков отдельно вычисляется общее среднее арифметическое ( $\bar{x}$ ).

**Четвертый этап.** По приведенной выше формуле вычисляется индекс виталитета *IVC* для каждой из сравниваемых популяций.

В качестве примера приводится вычисление индекса виталитета *IVC* для четырех популяций *Pulsatilla patens* из Национального природного парка «Деснянско-Старогутский». В качестве признаков виталитета особей были выбраны число листьев ( $N_l$ ) и число цветков ( $N_f$ ) в расчете на одну особь. Исходные данные и значение индекса *IVC* приведены в табл. 9.6.

Таблица 9.6. Вычисление индекса *IVC* для четырех популяций *Pulsatilla patens* (по данным А.А. Клименко)

Параметр	Популяция 1	Популяция 2	Популяция 3	Популяция 4
Среднее $N_{ff}$	3,21	1,00	2,42	1,77
Среднее $N_f$	28,21	69,00	27,80	20,75
<i>IVC</i>	1,26	1,66	1,06	0,78
<i>Q</i>	0,32	0,25	0,26	0,10

Для сравнения в последней строке этой таблицы приведены индексы виталитета популяций *Q*, вычисленные стандартным способом. Видно, что результаты, полученные при вычислении *IVC* и *Q*, принципиально совпадают. Высокий виталитет по обоим индексам имеют популяции № 1 и 2, а самый низкий виталитет – популяция № 4.

Преимуществом метода *IVC* является упрощение вычислительной процедуры, а недостатком – полный субъективизм при определении признаков, детерминирующих виталитет особей изучаемого растения.

Утверждение А.Г. Быструшкина (2006) о том, что метод *IVC* позволяет получать устойчивые оценки виталитета даже при условии неполного охвата локальных популяций изучаемого вида, явно несостоятельно. При вычислении индекса *IVC* используется общее среднее для сопоставляемых популяций  $\bar{x}$ , и потому величина индекса виталитета *IVC*, как и при использовании типовой процедуры вычисления виталитета, дает сравнительную оценку виталитета только для тех популяций, которые включены в обработку. При том и другом методе добавление данных о новых популяциях изменяет  $\bar{x}$ , а следовательно, и значение коэффициента виталитета. Как и типовая процедура, метод *IVC* является методом сравнительным и работающим только в пределах популяций, данные о которых включаются в обработку.

В заключение следует подчеркнуть, что с точки зрения установления устойчивости популяций редких видов растений оценки структуры популяции одновременно по нескольким категориям не дублируют друг друга. Они несут разную биолого-экологическую информацию, а параллельный анализ основных вариантов структуры популяций (в первую очередь, онтогенетической и виталитетной) позволяет делать более достоверные заключения о возможной судьбе популяций редких видов растений.

# Редкие виды растений в условиях оптимума и эколого-фитоценотического стресса

---

В результате интенсивного развития промышленности и сельского хозяйства, урбанизации и демографического взрыва на Земле к началу XXI века природная среда оказалась глубоко трансформированной. Прямые и косвенные воздействия человека на природу привели к загрязнению суши и водоемов пестицидами, остаточными количествами минеральных удобрений и различными ксенобиотиками, которые являются отходами сельскохозяйственного и промышленного производства. Уголки природы, не затронутые хозяйственной деятельностью человека, встречаются все реже и находятся либо в малодоступных местах, либо в заповедниках и национальных парках. На этом фоне условия формирования и существования популяций растений во многом изменились. Все большее количество видов растений стало получать статус редких и находящихся под угрозой полного исчезновения.

В экологии принято факторы среды, которые не потребляются растениями, но оказывают на них воздействия, составляя фон для жизнедеятельности, называть *условиями*. К основным условиям относятся рН почвенного раствора, температура и т.п. Факторы, которые непосредственно потребляются растениями и делятся между конкурентами, называют *ресурсами*. Это солнечная энергия, вода, углекислый газ, элементы минерального питания растений. Используя эти понятия, можно утверждать, что условия произрастания для редких видов растений часто оказываются неблагоприятными, а ресурсы ограниченными.

Как природная трансформация среды обитания растений, так и ее изменения под влиянием деятельности человека стали создавать для растений стрессовые ситуации. Выживание в стрессовой среде требует наличия высокого адаптационного потенциала и дополнительных затрат большого количества материальных ресурсов и энергии.

В условиях стрессов разных типов у растений трансформируются структурные части, изменяется характер аллокации веществ и возникают новые аллометрические соотношения между органами и модулями организма.

### 10.1. Концепция стресса в популяционной экологии растений

Растительные организмы неподвижны и поэтому более уязвимы для разного рода экологических стрессов по сравнению с животными, которые имеют возможность активно избегать неблагоприятных условий существования путем миграции, кочевок, выбора мест гнездования и т.п. Локальные эколого-ценотические условия произрастания оказываются у растений, таким образом, важным регулирующим фактором, действующим как на отдельные особи, так и на их популяции в целом. При воздействии неблагоприятных факторов у растений нарушаются физиолого-биохимические процессы, что ведет к отклонениям от нормы в росте и формообразовании. Такое состояние определяют как стресс. *Стресс* – это общая неспецифическая реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов. Стресс у растений возникает под действием обширного комплекса неблагоприятных эколого-ценотических воздействий, и его проявления оказываются комплексными и разноуровневыми (Weiner, 2004; Яковец, 2009).

В популяциях рецепторами восприятия стрессовых факторов являются отдельные особи растений – индивидуумы. Их реагирование на неблагоприятные условия отличается значительной сложностью и неоднозначностью. Как общее правило, практически любой эколого-фитоценотический стресс ведет к подавлению продукционного процесса и снижению общего размера фитомассы растения. В итоге происходит общая миниатюризация особей растений, при которой пропорционально снижению размера общей фитомассы уменьшается размер всех частей растения. Но это только одна, хотя и широко распространенная реакция растений на стресс. При наличии компенсаторной адаптации к стресс-фактору наблюдаются и другие трансформации: пропорциональное уменьшение отдельных размерных показателей, стабильное сохранение их размера или увеличение отдельных размерных морфопараметров.

Число вариантов отклика на стресс достаточно велико, так как они зависят от жизненной формы растений и реализуемой ими стратегии жизни. Например, Л.К. Дадашева и О.В. Ибадлы (2010) изучили четыре вида рода *Tulipa* и пять видов рода *Iris* в условиях антропогенеза и нашли, что для всех растений было характерно общее измельчание особей, которое сопровождалось увеличением доли генеративных растений в популяциях и уменьшением общего фенотипического разнообразия особей.

Биологическая интерпретация подобных морфоструктурных изменений не простая, поскольку у растений наблюдаются как адаптивная, так и стрессовая пластичность (Ackerly, 2005). Первая повышает приспособляемость растения к неблагоприятным условиям, вторая отражает уровень ингибирования физиолого-биохимических и формообразовательных процессов при стрессе.

Стрессовое ингибирование особей растений в популяциях может быть выявлено разными способами:

- а) по одному наиболее характерному признаку, в качестве которого часто выступает «размер» особи, понимаемый либо как общая ее фитомасса, либо как надземная фитомасса, либо как высота и т. п.;
- б) по набору из трех ключевых для уровня жизнедеятельности растения признаков;
- в) по достаточно полному набору признаков, включающему как статистические метрические, так и динамические метрические и аллометрические признаки.

В любом случае оцениваемые таким способом особи растений в локальной популяции при их репрезентативной выборке составляют статистический ряд распределения, в котором уровень стрессового подавления особи возрастает справа налево.

Наиболее характерная и почти универсальная реакция растений на стресс – это изменение размера особей. Компьютерное моделирование и обширный полевой материал, полученный разными исследователями, показывают, что размерное разнообразие особей в популяции как отклик на стресс может быть сведено к пяти основным моделям (Злобин, 2008б). Они представлены на рис. 10.1.

Тип распределения особей по размеру отражает степень благоприятствования среды обитания для растений изучаемой популяции. В местообитаниях, близких к оптимальным с мало выраженной мозаичностью, распределение особей в репрезентативной выборке соответствует типу А. В этом случае в популяциях преобладают особи



со средними морфометрическими показателями, а особей с отклонениями от этих показателей тем меньше, чем сильнее эти отклонения. Такой тип реагирования на стресс часто свойственен эдификаторам. Тип *А* хорошо аппроксимируется нормальным статистическим распределением. Тип *Б* характерен для растений, произрастающих в местообитаниях с выраженной мозаичностью и примерно равной площадью основных элементов мозаики. Встречаемость особей разной размерности здесь примерно одинакова. Тип *Б* аппроксимируется либо нормальным распределением с низкими значениями эксцесса, либо равномерным статистическим распределением. Тип *В* характерен для растений контрастных местообитаний с наличием элементов мозаики, благоприятных для растений данного вида, и элементов, крайне неблагоприятных. На этой основе появляются разные варианты двухвершинных типов статистического распределения. Типы *Г* и *Д* свойственны популяциям растений, произрастающим в благоприятной и неблагоприятной среде соответственно. Распределение особей в статисти-

ческих рядах в этих случаях асимметрично. По результатам виталитетного анализа они часто соответствуют процветающим (тип *Г*) и депрессивным (тип *Д*) популяциям, тогда как типы *А*, *Б* и *В* обычно оцениваются как равновесные популяции.

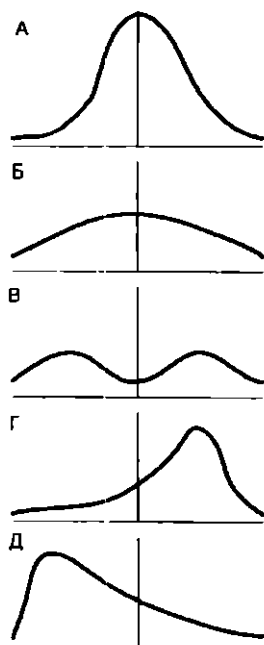


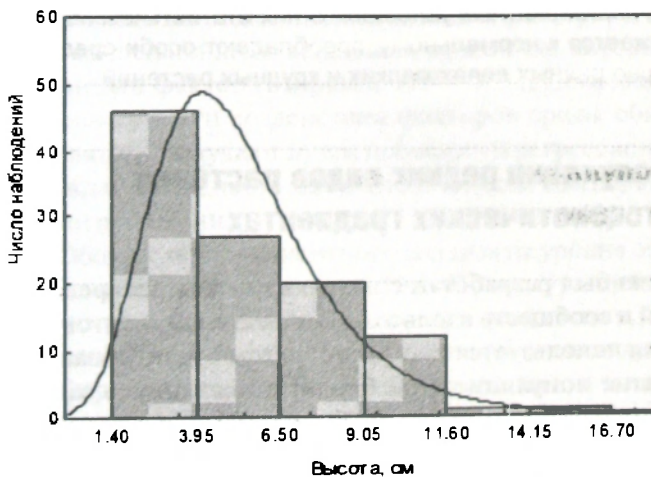
Рис. 10.1. Основные типы распределения особей растений по их размеру в популяциях. А, Б, В, Г, Д – основные типы распределения особей в популяциях растений по уровню их стрессового ингибирования

Методический блок**Установление типа размерной структуры особей в популяции как индикатора оптимальности среды обитания**

В качестве признаков размера особей для оценки характера распределения можно использовать любые признаки, отражающие размер растений. Это фитомасса надземной части, величина листовой поверхности, высота и др. Выбранный признак составляет статистический ряд. Он визуализируется с помощью построения гистограммы и на ее основе сопоставляется с одной из установленных категорий размерной структуры популяции А, Б, В, Г или Д.

В качестве примера использования методики такой анализ был проведен для двух популяций *Circaea alpina*. Как оказалось, в популяции № 1 особи были мельче по размеру, средняя высота их составляла  $5,3 \pm 0,27$  см, а коэффициент вариации был достаточно высоким – 53,1%. В популяции № 2 особи *Circaea alpina* были заметно крупнее: их средняя высота составляла  $13,2 \pm 0,38$  см. При этом их выравненность по высоте была большей. Коэффициент вариации этого признака был равен только 15,9%.

Гистограмма для статистического распределения размера особей *Circaea alpina* по высоте в популяции № 1 приведена на рис. 10.2. Как видим, ряд распределения четко левосторонний: в популяции преобладали мелкие особи. По характеру распределения этот статистический ряд отвечал типу Д, что свидетельствует о явной угнетенности данной популяции.



**Рис. 10.2.** Статистический ряд распределения растений *Circaea alpina* по высоте в популяции № 1 (по материалам А.А. Клименко)

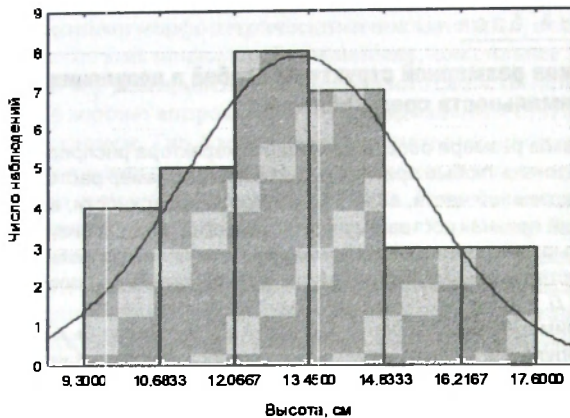


Рис. 10.3. Статистический ряд распределения растений *Circaea alpina* по высоте в популяции № 2 (по материалам А.А. Клименко)

Гистограмма для статистического распределения размера особей *Circaea alpina* по высоте в популяции № 2 приведена на рис. 10.3. Статистический ряд распределения растений по высоте в этой популяции был другим: в нем преобладали средневысотные особи, а гистограмма соответствовала типу А. Такие ряды распределения характерны для популяций, находящихся в благоприятных условиях. В них статистическое распределение приближается к нормальному, преобладают особи среднего размера при примерно равных долях мелких и крупных растений.

## 10.2. Особи и популяции редких видов растений на эколого-фитоценологических градиентах

Градиентный анализ был разработан с целью изучения распределения видов растений и сообществ вдоль экологических градиентов. Он и в настоящее время используется главным образом в исследованиях такого рода. Развитие популяционной биологии выдвинуло задачу изучения закономерностей поведения особей растений и их популяций на эколого-ценологических градиентах. Градиентный анализ оказался наиболее адекватным инструментом для исследований такого рода (Злобин, 1996). Он позволяет установить порядок размещения

локальных популяций одного и того же вида растения в зависимости от реагирования на простой или комплексный градиент.

В широком смысле слова *градиентным анализом* называют метод выявления воздействия тех или иных факторов среды и их сочетаний на организмы. При этом термином «градиент» обозначают упорядоченный ряд возрастания или убывания значений факторов среды, а термином «ординация» – процесс размещения экосистем, сообществ, популяций, видов или особей растений вдоль градиентов. Градиенты могут быть простыми, но чаще они являются комплексными, когда вдоль градиента наблюдается изменение значения группы сопряженных между собой экологических и ценогических факторов.

В популяционной экологии возможно широкое применение двух модификаций градиентного анализа:

- 1) *прямой градиентный анализ* – изучаемые экологические или ценогические факторы, действие которых на растения предполагается, регистрируются непосредственно;
- 2) *непрямой градиентный анализ* – объекты анализа (особи или популяции) в зависимости от их свойств располагают в некотором абстрактном факторном пространстве, оси которого интерпретируют как факторы в зависимости от взаимного расположения объектов анализа.

Доказательство правильности выделения ведущего фактора получают методом дисперсионного анализа, который обычно дополняют процедурой вычисления силы влияния фактора, что позволяет исключить из дальнейшего анализа те признаки, которые мало реагируют на данный фактор (Миркин, 1985). Конечные модели, уточняющие закономерности воздействия факторов среды обитания на особи и популяции, получают путем проведения регрессионного анализа, подтверждая валидность найденной модели дисперсионным анализом линии регрессии.

Общая схема градиентного анализа на уровне особей и популяций растений приведена на рис. 10.4. Процедура прямого градиентного анализа линейна и в целом проще в реализации, но ей свойственен серьезный недостаток – субъективность учета ведущих факторов среды. Определение ведущего фактора во многом зависит от интуиции и профессиональной грамотности исследователя. Экологическая информативность прямого градиентного анализа повышается при учете сразу нескольких факторов среды обитания. В этом случае значимость и скоррелированность факторов может устанавливаться путем

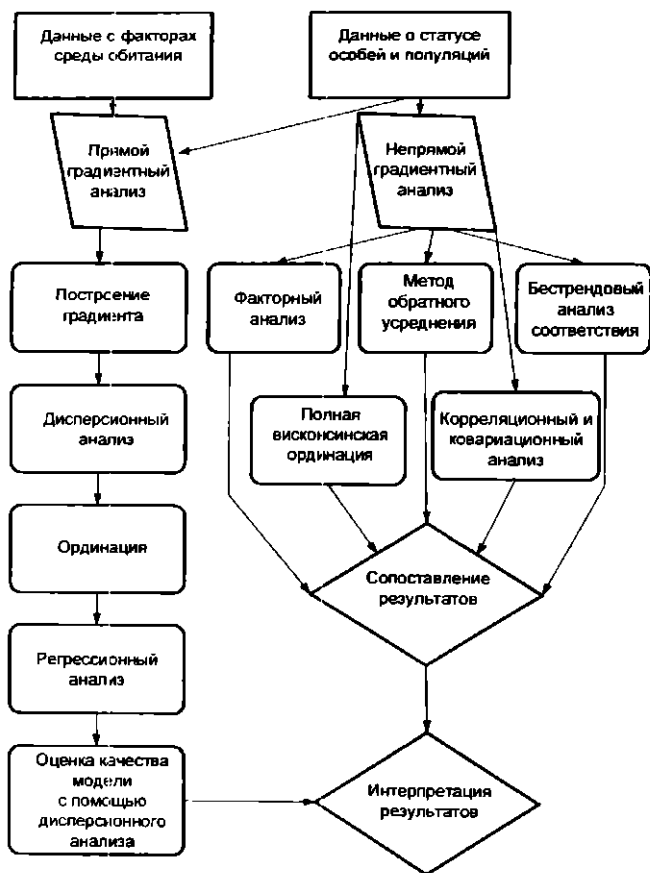


Рис. 10.4. Общая схема градиентного анализа при его использовании в популяционно-экологии растений (по Ю.А. Злобину, 1996)

использования пошаговой множественной регрессии с перебором комплекса фактор-признаков.

Непрямой градиентный анализ ведет к явному выделению ведущего или группы ведущих факторов, однако их не просто интерпретировать. Проблема интерпретации облегчается в случае использова-

ния нескольких методов многомерной статистики одновременно. Это факторный и кластерный анализ, полярная висконсинская ординация или бестрендовый анализ соответствия. Центральное место среди этих методов, безусловно, занимает факторный анализ, который позволяет определять и число ведущих факторов, и их вклад в варьирование свойств объекта – особей или популяций. Но в геоботанике чаще используют бестрендовый анализ соответствия, поскольку его результаты легче интерпретировать в эколого-биологическом смысле (Hill, 1980, Holland, 2008).

Основное своеобразие градиентного анализа на уровне особей и популяций растений состоит не в применяемых математических методах, а в особенностях признаков, которые характеризуют состояние объектов анализа. Выбор признаков для учета отзывчивости растений на ресурсы и условия среды обитания является одной из сложных и экологически наиболее содержательных частей градиентного анализа. Главное требование состоит в нахождении таких параметров особей и популяций, которые являются биологически значимыми и одновременно отзывчивыми на данный ресурс или данное условие жизни растений. У редких видов растений наиболее информативными и доступными признаками для измерения без уничтожения особей являются число листьев, общий размер листовой поверхности, число соцветий, цветков и плодов. Для диагностики изменения состояния особей растений вдоль градиентов среды обитания могут использоваться также значения коэффициентов вариации этих признаков и коэффициенты корреляции между ними.

Популяции характеризуются достаточно широким набором структурных и функциональных признаков, которые используются при градиентном анализе. К их числу, в первую очередь, относятся численность особей в популяции, популяционная плотность, индексы, оценивающие онтогенетический и виталитетный состав популяций растений.

Ю.Л. Сляяр (2006б) методом прямого градиентного анализа провел оценку виталитетной структуры популяций редкого вида *Trapa natans*, произрастающих в водоемах с разной глубиной воды. Оказалось, что в водоемах с толщиной слоя воды 145 см индекс виталитета популяции  $Q$  у *Trapa natans* был равен 0,50, при толщине слоя воды 130 см он составлял 0,27, при 90 см – 0,14, а при 60 см – 0,0. Таким образом, градиентный анализ показал, что экологический оптимум этого охраняемого вида, занесенного в Красную книгу Украины, соответствует слою воды 100–150 см.

В геоботанической литературе представлено большое число публикаций с результатами использования разных форм градиентного анализа, но в большинстве случаев они касаются широко распространенных видов растений и их популяций. Изучение популяций редких видов растений на основе методологии градиентного анализа проводится реже.

## Методический блок

### Непрямой градиентный анализ на популяционном уровне

Наиболее эффективным методом реализации непрямого градиентного анализа является бестрендовый анализ соответствия, который еще иногда называют «смещенным» (*Detrended Correspondence Analysis – DCA*). Современной модификацией этого метода является компьютерный пакет PAST.

В создаваемую базу данных для проведения бестрендового анализа соответствия включают общие признаки популяций и морфоструктурные признаки особей, которые входят в их состав. Их набор должен быть максимально полным и включать основные признаки, характеризующие популяции и особи. На рис. 10.5 приведен фрагмент базы данных для пяти популяций *Lilium martagon* из Национального природного парка «Деснянско-Старогутский». В этом случае использовались восемь признаков: шесть из них – это признаки популяций, а два – признаки особей, входящих в каждую из популяций. Фактический материал был собран А.А. Клименко в 2009–2011 годах.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	1	135	0.03	0	0.03	0.11	0.29	49.56	2.3
2	2	5.7	1.8	0	0.03	0.12	0.1	33.34	1.9
3	3	288.3	0.04	0	0.02	0.08	0.28	24.72	1.3
4	4	2	1.5	16.9	0.15	0.38	0.07	201.12	8.3
5	5	32.3	1.3	21.6	0.17	0.41	0.06	387.84	11.6
6									

Рис. 10.5. Фрагмент базы данных для проведения бестрендового анализа соответствия популяций *Lilium martagon*. Столбцы: А – номер популяции (при проведении вычислений этот столбец не используется); В – площадь популяционного поля, м<sup>2</sup>; С – популяционная плотность, шт./м<sup>2</sup>; D – индекс генеративности; E – дельта Уранова; F – омега Животовского; G – виталитет популяции, Q, H – средняя листовая поверхность особей, см<sup>2</sup>; I – число листьев, шт.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
1	119	25	25
2	23	16	10
3	156	0	0
4	0	135	135
5	11	19	19
B	163	-1	11
C	-23	295	295
D	-49	304	304
E	9	268	268
F	31	265	265
G	136	49	49
H	2	16	16

Рис. 10.6. Координаты популяций *Lilium martagon* по трем осям

По итогам вычислений при выборе опции бестрендовый анализ соответствия выдаются значения координат для популяций по первым трем осям (рис. 10.6).

Для удобства интерпретации результатов обычно используют положение популяций в пространстве первой и второй осей (рис. 10.7). Видно, что

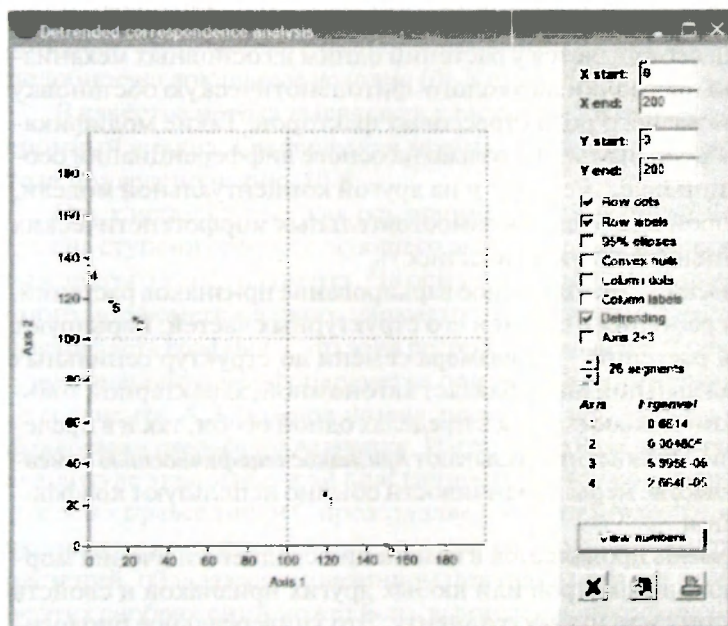


Рис. 10.7. Положение пяти популяций *Lilium martagon* в пространстве первой и второй осей бестрендового анализа соответствия



рассматриваемые популяции расположены в пределах очень вытянутого эллипса (почти по прямой линии) в нисходящем порядке: 4, 5, 2, 1 и 3.

По первой оси этот ряд соответствует ценобитическому градиенту в нисходящей последовательности: *Pinetum coryloso-maianthemosum* → *Fraxinetum coryloso-convallariosum* → *Pinetum coryloso-convallariosum* → экотон *Pinetum coryloso-convallariosum* и *Betuletum corylosum* → *Pinetum coryloso-sparsiherbosum*. В ряду этих популяций изменялся видовой состав напочвенного живого покрова и возрастало его проективное покрытие, что отражало увеличение плодородия почвы. Соответственно, у популяций *Lilium martagon* № 3 и 1 был зарегистрирован самый высокий коэффициент виталитета Q, а у популяции № 4 – самый низкий. Вторая ось может быть интерпретирована как режим освещенности, поскольку уровень развития листовой поверхности у особей в популяции № 3 – самый низкий, а в популяциях № 4 и 5 – самый высокий, что характерно для растений, произрастающих при недостаточной освещенности.

### 10.3. Морфологическая изменчивость и пластичность как выражение адаптационных и стрессовых реакций

Способность к модификации онтогенеза, ростовых и формообразовательных процессов является у растений одним из основных механизмов их тонкой настройки на эколого-фитоценотическую обстановку и воздействие разного рода стрессовых факторов. Такие модификации могут анализироваться не только на основе дифференциации особей в популяции по размеру, но и на другой концептуальной модели, в основу которой кладутся два самостоятельных морфогенетических явления – изменчивость и пластичность.

*Изменчивость* – это свободное варьирование признаков растений. Она касается растения в целом и его структурных частей. Варьируют все признаки растений – от размера семени до структур сенильных растений. Каждый признак обладает автономной, характерной только для него изменчивостью как в пределах одной особи, так и в пределах популяции. Это явление называют *признакоспецифичностью изменчивости*. В качестве меры изменчивости обычно используют коэффициент вариации.

*Пластичность* проявляется в изменении среднего значения морфометрических параметров или любых других признаков и свойств растения по тому или иному градиенту. Это универсальное биологическое явление. Оно имеет огромное адаптационное значение и вы-

ступает как достаточно важный феномен популяционной жизни растений (Кордюм, 2001, 2011).

Пластичность включает в себя две компоненты – адаптационную и стрессовую. Первая компенсирует действие неблагоприятных условий и позволяет растениям поддерживать оптимальную морфологическую структуру и оптимальное функционирование, а вторая отражает процесс деградиционных изменений в формообразовании и жизнедеятельности растений. Многие исследователи справедливо оценивали пластичность как форму адаптации растений к экологическим условиям произрастания (Sultan, 2003).

Дж. Вайнер (Weiner, 2004) у растений выделяет три основные формы пластичности, проявляющиеся в таких изменениях:

- 1) аллометрии ростовых процессов;
- 2) разрастании отдельных модулей организма и чисто физиологических адаптациях;
- 3) в уровне морфологической интеграции организма в целом.

Модульная конструкция растительных организмов ведет к тому, что очень часто фенотипическая пластичность проявляется не как реакция целого организма на тот или иной фактор, а ответ листового аппарата, системы ветвления, направления роста корней или тому подобное на локальные условия (de Kroon, 2005).

В качестве метода выявления пластичности используется регрессионный анализ. Графическая модель принципиальной основы метода приведено на рис. 10.8.

Ось  $x$  используется как ось ординации популяций и подразделяется на ступени соответствующего эколого-ценотического градиента или другого типа градиента. На оси  $y$  откладываются значения изучаемого морфометрического параметра. Выделенная пунктирными линиями часть графика – это зона регрессии признака. Точка  $A$  соответствует значению морфопараметра при исходном значении выбранного градиента.  $A.A.$  Уранов назвал значение признака в точке  $A$  *коэффициентом свободного развития*. Интервал  $AB$  на оси  $y$  соответствует амплитуде экологической пластичности изучаемого признака. Участок оси  $x$  правее точки  $C$  представляет собой зону конкурентного или экологического исключения, так как на этом участке градиента нет растений, обладающих значением признака меньше, чем  $B$ . На основе этих соображений может быть вычислен *индекс фитоценотической пластичности* изучаемого признака (Злобин, 1989а):

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

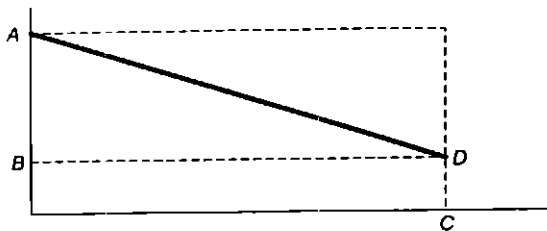


Рис. 10.В. Регрессия морфометрического признака по градиенту ухудшения эколого-ценотических условий. На оси абсцисс – степени градиента, на оси ординат – значения морфометрического признака. А – коэффициент свободного развития А.А. Уранова; В – нижнее значение учитываемого признака

где  $I_p$  – индекс фитоценотической пластичности;  
 А – максимальное найденное значение признака;  
 В – минимальное значение признака.

Значения индекса фитоценотической пластичности лежат в интервале от 0 до 1. Чем ближе к 1 значение индекса, тем выше уровень пластичности рассматриваемого признака.

В целом, способность особей растений к выраженной изменчивости и пластичности составляет их тактику защиты от неблагоприятных факторов и компенсирует неподвижность растительных организмов, выступая как еще один инструмент тонкой настройки на среду обитания. И не только на среду вообще, но и на конкретных соседей по фитоценозу. «Поскольку растения проявляют высокую степень пластичности как реакцию на присутствие соседних растений, и даже на специфические свойства этих соседей, фенотипическая пластичность может позволять видам растений приспосабливаться к составу сообщества, в котором они произрастают, содействуя сосуществованию видов и биоразнообразию в фитоценозах», – к такому выводу пришли Р. Коллоуэй и соавторы (Callaway, 2002 : 1115). Хорошей иллюстрацией сказанного могут быть данные, полученные К.О. Звягинцевой (2012), которая при изучении флоры г. Харькова выявила в ней 95 редких охраняемых видов сосудистых растений, особи и популяции которых оказались в достаточной степени адаптированными к урбанизированной среде обитания.

## Методический блок

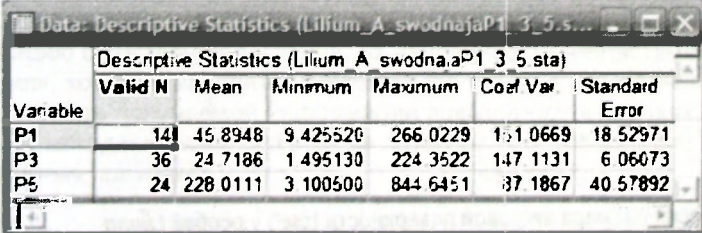
### Оценка изменчивости и пластичности у особей редких видов растений

Рассмотрим в качестве примера оценку изменчивости и пластичности трех популяций *Lilium martagon* (П1, П3 и П5), изученных А.А. Клименко в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский». Популяции находились в следующих фитоценозах: П1 – на экотоне между фитоценозами *Betuletum corylosum* и *Pinetum coryloso-convallariosum*, П3 – в фитоценозе *Pinetum coryloso-sparsiterbosum* и популяция П5 – в *Fraxinetum coryloso-convallariosum*. Для анализа были выбраны особи, находящиеся в предгенеративном состоянии (v). В качестве параметра, характеризующего особи этих популяций, использовался размер листовой поверхности.

Как видно из данных, приведенных на рис. 10.9, растения в этих популяциях существенно различались по среднему размеру листовой поверхности, вычисляемому в квадратных сантиметрах. В анализируемых популяциях средняя величина этого параметра составила 45,9, 24,7 и 228,0. Особи с большой листовой поверхностью были зарегистрированы в П5 из фитоценоза *Fraxinetum coryloso-convallariosum*.

Амплитуды варьирования размера листовой поверхности особей во всех трех популяциях были широкими. Минимальный размер листовой поверхности находился на уровне 1,5–9,4 см<sup>2</sup>, максимальный 224,4–844,6 см<sup>2</sup> (рис. 10.10).

В качестве примера на рис. 10.11 приведена регрессия размера листовой поверхности особей *Lilium martagon* в популяции № 1, а на рис. 10.12 – регрессия листовой поверхности для сводной выборки особей из трех популяций. Индексы фитоценотической пластичности в трех сопоставляемых популяциях *Lilium martagon* оказались практически одинаковыми – 0,965, 0,933 и 0,996 соответственно. Они близки к единице, что является показателем высокой фитоценотической пластичности размера листовой поверхности у растений в виргинильном состоянии в каждой из популяций.



Descriptive Statistics (Lilium_A_swodnajaP1_3_5 sta)						
Variable	Valid N	Mean	Minimum	Maximum	Coef Var	Standard Error
P1	14	45.8948	9.425520	266.0229	151.0669	18.52971
P3	36	24.7186	1.495130	224.3522	147.1131	6.06073
P5	24	228.0111	3.100500	844.6451	37.1867	40.57892

Рис. 10.9. Статистические данные об особях трех популяций *Lilium martagon*

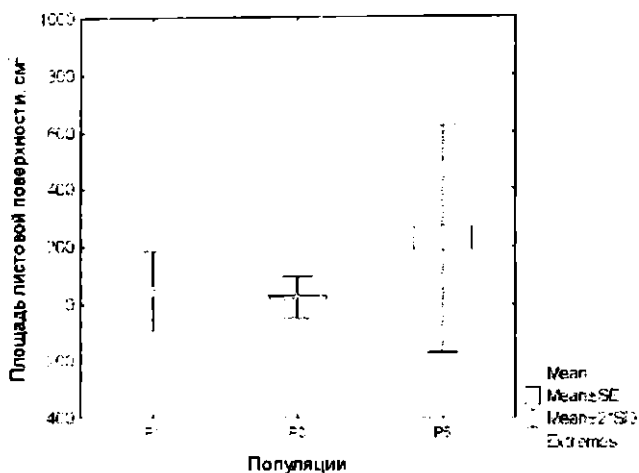


Рис. 10.10. Средние значения и амплитуды варьирования размера листовой поверхности у особей *Lilium martagon*. Mean – среднее арифметическое; Mean  $\pm$  SE – среднее арифметическое плюс/минус ошибка; Extremes – максимальное значение

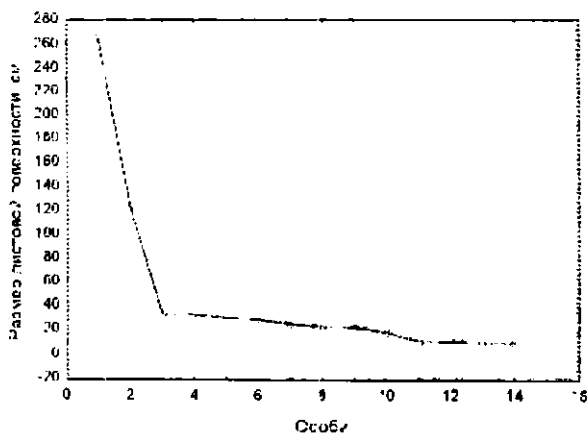
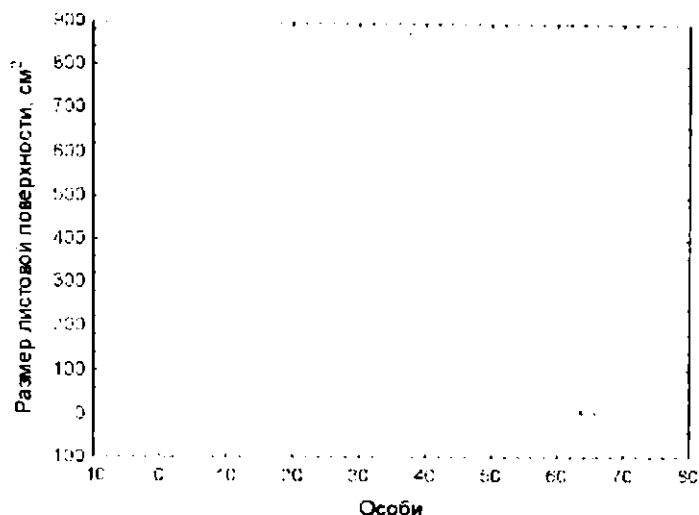


Рис. 10.11. Регрессия размера листовой поверхности (см²) у особей *Lilium martagon* в популяции № 1



**Рис. 10.12.** Регрессия размера листовой поверхности (см<sup>2</sup>) у особей *Lilium martagon* в объединенной выборке (популяции № 1, № 3 и № 5)

Вычисленный для сводной выборки из трех популяций индекс фитоценотической пластичности размера листовой поверхности особей *Lilium martagon* также оказался высоким – 0,993. Такие высокие значения индекса пластичности соответствуют и биологической природе анализируемого признака: листовая поверхность является одной из структурных частей растения, наиболее быстро воспринимающей любые внешние воздействия на растение и гибко на них реагирующей.

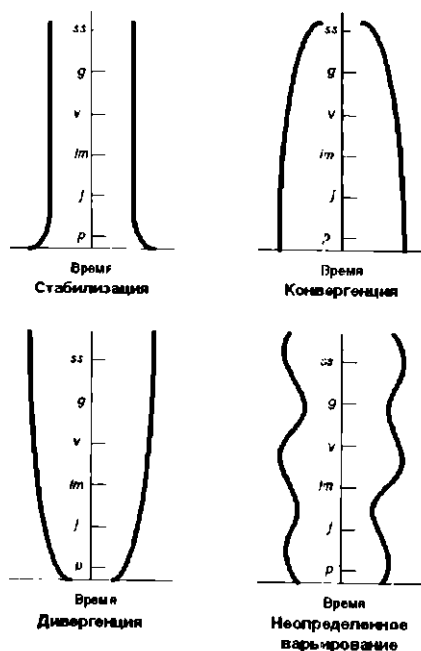
Полученные данные также показывают, что во всех трех популяциях *Lilium martagon* преобладают особи, имеющие средний размер листовой поверхности, и число растений, которые резко выделяются высоким значением листовой поверхности, невелико. Растения, у которых листовая поверхность была бы существенно ниже среднего размера, во всех трех популяциях практически отсутствовали.

В целом рассмотренная методика дает достаточно полезную информацию о состоянии растений, их изменчивости и пластичности в популяциях, которые находятся в разных эколого-фитоценотических условиях. Ценность получаемой информации повышается в случаях, когда по данной методике анализируется не один признак, а несколько биологически важных признаков.

## 10.4. Онтогенетические тактики

Различия между особями растений, составляющих популяцию, во время прохождения ими онтогенетического цикла в зависимости от условий произрастания могут усиливаться, а иногда, напротив, сглаживаться. Известно, что семена любого вида растения обычно более сходны между собой, чем выросшие из них растения. Разнокачественность взрослых растений формируется постепенно в процессе их онтогенеза и может вызываться самыми разными причинами, начиная генетическими ошибками и заканчивая нехваткой ресурсов, воздействием конкурентов и частичным повреждением фитофагами или болезнями.

Независимо от причин направленные изменения морфологической структуры особей растений в процессе онтогенеза могут быть сведены к четырем основным видам *онтогенетических тактик* (Злобин, 1989а), которые реализуются на протяжении жизни особи от прорастания семени до отмирания. Схематически они представлены на рис. 10.13.



**Рис. 10.13.** Виды онтогенетических тактик, реализуемых особями растений в популяциях. На вертикальной оси – онтогенетическое время и онтогенетические состояния, на горизонтальной – значение коэффициентов вариации анализируемого признака (симметрично справа и слева)

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

Анализ состояния растений в популяциях показывает, что в природных условиях преобладает тактика дивергенции. Особенно она характерна для *r*-стратегов. Это приводит к внутривидовой разнообразию растений по размеру, форме и свойствам и в конечном итоге обеспечивает более полное использование ресурсов (в первую очередь, углекислого газа и света), снижая конкуренцию между особями растений одной популяции. Полезна тактика дивергенции у растений с энтомофильными цветками, так как при расположении соцветий на разной высоте и при цветении растений в разное время снижается конкуренция за опылителей. В целом, тактика дивергенции повышает стабильность и устойчивость популяции.

Достаточно часто можно наблюдать в популяциях и другие варианты онтогенетических тактик. Для растений, занимающих открытые местообитания с почти отсутствующей межвидовой конкуренцией, характерна тактика конвергенции, когда с возрастом ранее разноразмерные растения выравниваются.

Описано много конкретных случаев реализации растениями той или иной онтогенетической тактики в зависимости от видов растений и эколого-ценотических условий их произрастания. У ятрышника шлемовидного *Orchis militaris* при ухудшении условий наблюдается тактика дивергенции (Суяндукова, 2008). Аналогичной в условиях нарастания экологического стресса была онтогенетическая тактика бескильницы *Puccinellia tenuiflora* (Монастырева, 2008). При разных уровнях эколого-ценотического стресса онтогенетическая тактика может быть разной. Э.З. Муллабаева (2008) выявила такой вариант у ириса сибирского *Iris sibirica*: на начальных звеньях градиента ухудшения качества среды обитания наблюдалась тактика конвергенции, а в более жестких условиях – тактика дивергенции. Реализация той или иной онтогенетической тактики в стрессовых условиях определяется возрастом в этих условиях изменчивости многих признаков растений (Мокин, 2012).



В детальном исследовании В.Н. Сулеймановой (2008) установлено, что разные структурные части растения могут реализовать разные типы онтогенетической тактики. У майника двулистного *Maianthemum bifolium* тактика дивергенции была установлена для длины черешка нижнего листа, длины верхнего листа и др., тактика конвергенции – для длины нижнего листа, ширины нижнего листа и числа цветков, а тактика неопределенного варьирования – для длины репродуктивного побега и др. Разные типы онтогенетической тактики имели место и у *Medicago falcata* для высоты растений, длины соцветий и числа цветков в них (Атласова, 2008). Выявленная закономерность отражает модульную организацию растительных организмов с выраженной морфогенетической самостоятельностью отдельных модулей.

Рядом других авторов подмечено, что онтогенетические тактики вегетативных и репродуктивных структур у растений могут быть разнонаправленными (Яговкина, 2010; Байкова, 2012). Для репродуктивных органов по градиентам нарастания эколого-фитоценотического стресса наиболее характерны тактики стабилизации или дивергенции, выступающие как стрессово-защитный механизм (Муллабаева, 2006; Мокин, 2009). У растений с рудеральной эколого-фитоценотической стратегией тактика стабилизации для генеративных органов особенно характерна при произрастании в жестких стрессовых условиях (Сафаргалина, 2011). Такой характер реагирования на неблагоприятные условия проявляется и у растений с другими типами стратегии, например, у *Lilium martagon*, как это установили Э.З. Муллабаева и А.В. Фатыхова (2009).

Основные итоги изучения онтогенетических тактик состоят в том, что:

- а) онтогенетическая тактика зависит от жизненной формы и эколого-фитоценотической стратегии вида;
- б) в разных фитоценозах у одного вида его особи могут реализовывать разную онтогенетическую тактику;
- в) для разных признаков онтогенетические тактики могут быть разными.

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

ние концепции онтогенетических тактик для анализа редких видов растений дает полезную информацию для оценки устойчивости их популяций.

## Методический блок

### Установление типа онтогенетической тактики

Метод выявления реализуемой онтогенетической тактики простой – многократные (не менее чем 5–7 сроков) на протяжении вегетационного периода учеты состояния размерных параметров растений в популяции. Эти результаты оформляются в виде графика или таблицы.

Алгоритм установления онтогенетической тактики рассмотрим на примере высоты генеративных побегов *Pulsatilla patens* в одной из популяций Национального природного парка «Деснянско-Старогутский» по материалам А.А. Клименко. Объем выборки в зависимости от срока учета составил 91–186 промеров. Учеты проведены в пять сроков с 10 апреля по 22 мая. Исходный материал представлен в табл. 10.1.

Для установления общего тренда изменения значений коэффициента вариации по срокам учета выполняется регрессионный анализ и оценивается статистическая достоверность тренда. Результаты регрессионного анализа приведены на рис. 10.14.

Они показывают, что в период формирования генеративных побегов в популяции происходило статистически достоверное ( $p = 0,0332$ ) снижение значений коэффициента вариации для их высоты. Коэффициент детерминации равен 80,7%, что также подтверждает достоверность регрессионной модели: она охватывает более 80% общей дисперсии. На этом основании можно утверждать, что в популяции *Pulsatilla patens* формирование генеративных побегов происходило в соответствии с тактикой конвергенции. Это означает, что в ходе роста генеративных побегов

**Таблица 10.1.** Результаты промеров высоты генеративных побегов *Pulsatilla patens* и основные статистические параметры

Дата	Высота генеративного побега $\bar{x} \pm s_x$	Коэффициент вариации $v, \%$
10.04	4,06 ± 0,09	31,10
16.04	6,92 ± 0,20	33,34
28.04	18,23 ± 0,38	22,13
12.05	32,66 ± 0,57	17,57
22.05	33,42 ± 0,63	18,08

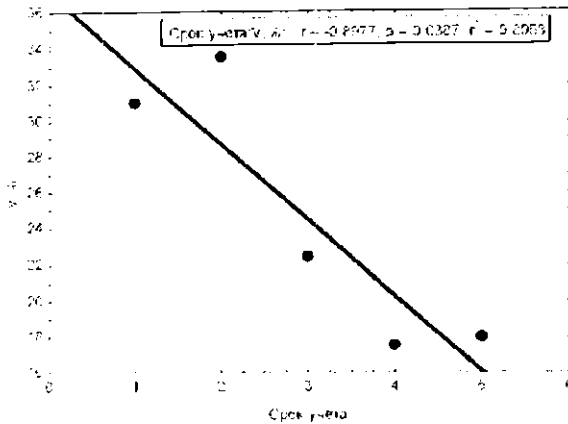


Рис. 10.14. Результаты регрессионного анализа для установления тренда высоты генеративных побегов *Pulsatilla patens*

показатели их высоты, первоначально разные, сближаются, и у цветущих растений в изучаемой популяции генеративные побеги в среднем имеют высоту  $33,42 \pm 0,63$  см при коэффициенте вариации 18,08%.

В итоге для визуализации результатов анализа онтогенетической тактики формирования репродуктивных органов *Pulsatilla patens* она может быть представлена в виде типовой схемы, но уже с соблюдением фактических значений коэффициентов вариации (рис. 10.15).

В дальнейшем в зависимости от целей исследования на основе рассмотренной методики могут устанавливаться и сопоставляться типы онтогенетических тактик тех или иных структурных частей растений в разных локальных популяциях, которые находятся в разной эколого-фитоценотической обстановке.

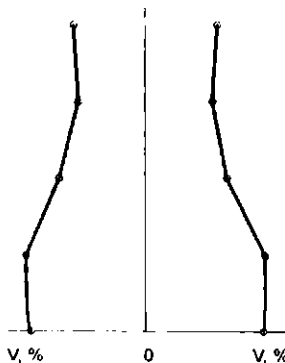


Рис. 10.15. Тактика конвергенции для высоты генеративных побегов *Pulsatilla patens*

## 10.5. Функциональные связи редких видов растений

В природных условиях особи и популяции редких видов растений выступают как компоненты определенного типа фитоценозов. Их встроенность в эти фитоценозы является одним из условий устойчивости, тогда как ценотическая изоляция – предпосылка для выпадения из фитоценоза.

При изучении функциональных связей редких видов растений одной из задач является их вхождение в следующие внутриценозные формирования (Корчагин, 1976):

- 1) синузии;
- 2) консорции;
- 3) ценоячейки.

*Синузии* представляют собой группы особей разной видовой принадлежности, относящиеся к одной жизненной форме или одной эколого-фитоценотической стратегии. В определении синузии важным является эколого-биоморфологическая однородность растений, из которых она формируется. В случае вхождения особей редкого вида растения в определенную синузию, характерную для данного фитоценоза, их устойчивость, безусловно, повышается.

*Консорция* представляет собой комплексную структуру, которая формируется отдельной особью (консортом) и связанными с ней эпифитами и эндобионтами, т.е. эпифитами, лишайниками, грибами и другими организмами, зависящими от эдификатора консорции. Некоторые авторы понимают консорцию и более широко: как центр консорции рассматриваются не отдельные особи, а популяция определенного вида растения. Это привело к тому, что консорции стали подразделять на следующие категории:

- а) индивидуумные консорции;
- б) популяционные консорции;
- в) видовые консорции.

При любом подходе в случае изучения редких видов растений необходимо установить, какого типа трофические (материально-питательные) связи устанавливаются у особей и популяции редкого вида с членами их консорции и какого типа топические связи имеют место. Формирование консорций является признаком устойчивой позиции консорта, тогда как отсутствие или случайный характер консортивных связей можно рассматривать как чужеродность данного редкого вида в фитоценозе.

**Ценоячейка** определяется как группа растений, которые функционально связаны между собой через среду обитания. По мнению В.С. Ипатова (1970), автора этого понятия, ценоячейки являются своего рода элементарными квантами общественной жизни растений. От консорции ценоячейка отличается тем, что связи организмов в консорции прямые, тогда как в пределах ценоячейки они опосредованные – через среду обитания.

При изучении редких видов растений и разработке методов их охраны установление принадлежности изучаемых популяций к определенным внутриценотическим структурам является одним из условий их устойчивости.

## 10.6. Межвидовые ассоциированности

Внутрипопуляционные взаимодействия между особями одного вида зависят от уровня популяционной плотности. Роль популяционной плотности велика: она воздействует на ростовые и формообразовательные процессы у растений, влияет на репродукцию, может определять продолжительность жизни особей и их смертность. В природных условиях сверхплотные популяции и связанное с этим явление самоизреживания наблюдаются на начальных стадиях некоторых видов сукцессий. Популяционные поля с плотностью ниже оптимальной для данного вида быстро заполняются растениями других видов.

Один из важнейших показателей состояния растения – его фитомасса ( $W$ ) – оказывается связанным с плотностью популяции ( $p$ ) уравнением

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

где  $c$  – коэффициент, зависящий от вида растения и отражающий размер его фитомассы.

При возрастании популяционной плотности фитомасса особей имеет тенденцию к снижению.

На состояние растений в популяции и ее устойчивость, кроме популяционной плотности, огромное влияние оказывают совместно произрастающие растения других видов. Специалисты в области популяционной ботаники редко занимаются изучением межвидовых отношений растений, хотя механизмы конкуренции и взаимоблагоприятствования реализуются на уровне особей и популяций растений.

Для редких видов растений установление характера взаимоотношений с соседями по фитоценозу является особенно важным, так как может существенно влиять на выживаемость особей и устойчивость популяций. Как правило, увеличение видового богатства обостряет конкуренцию за экологические ресурсы и негативно сказывается на процессах возобновления в популяциях редких видов растений (Жилев, 2009).

Стандартным приемом анализа взаимоотношений растений является установление их ассоциированности (часто используется неприоритетный термин «сопряженности») с основными видами, составляющими тот фитоценоз, в пределах которого находится популяция редкого охраняемого вида растения.

Наибольшее число публикаций по ассоциированности приходится на конец прошлого века. Как указывает З. Хубалек (Hubálek, 1982), к этому времени уже было предложено 43 разных коэффициента ассоциированности. На практике при исследовании взаимоотношений растений используется несколько положительно зарекомендовавших себя коэффициентов ассоциированности. Во всех этих коэффициентах используются стандартные обозначения четырехпольной таблицы. Все коэффициенты ассоциированности подразделяются на два вида – центрированные и нецентрированные.

**Центрированные коэффициенты.** Значения этих коэффициентов лежат в амплитуде от +1 до –1, при нейтральных отношениях равны 0. К этой группе относятся:

- коэффициент Коула:

$$A = \frac{(ad - bc)}{(a + b) \cdot (b + d)};$$

- коэффициент Юла:

$$A = \frac{(ad - bc)}{(ad + bc)};$$

- коэффициент Бравэ:

$$A = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a + b) \cdot (c + d) \cdot (a + c) \cdot (b + d)}};$$

- ТКД Миркина

$$A = \frac{a - b - c}{a + b + c}$$

Один из вариантов центрированного коэффициента ассоциированности был предложен Ю.А. Злобиным (1974):

$$I_1 = \frac{a/(a+b+c) - b/(a+b) - c/(a+c)}{a/(a+b+c) + b/(a+b) + c/(a+c)}$$

**Ненцентрированные коэффициенты.** Их значения лежат в произвольной амплитуде от 0 до бесконечности. К ним относятся:

- коэффициент Жаккара:

$$A = \frac{a}{(a+b+c)};$$

- коэффициент Чекановского – Дайса:

$$A = \frac{2a}{(2a+b+c)};$$

- коэффициент Очаиаи:

$$A = \frac{a}{\sqrt{(a+b) \cdot (a+c)}};$$

- коэффициент Сокала и Мичинера:

$$A = \frac{a+d}{a+b+c+d}$$

Группы видов с положительной ассоциированностью оцениваются как взаимоподдерживающие, а вид, который имеет отрицательную ассоциированность с большинством других видов, рассматривается как «изгнанник» (Cody, 1986).

Ранее считалось, что между видами растений в фитоценозах преобладают конкурентные отношения. Во многих современных работах показано, что взаимное благоприятствование у разных видов растений является реальным фактом, который определяется рядом механизмов: улучшением физической среды в фитогенном поле, изменением свойств почвы в благоприятную сторону, защитой от вредителей, аллелопатическими эффектами и др. Эти проблемы рассматри-

ваются во многих частных и обзорных публикациях (Hunter, 1988; Злобин, 1994; Baldwin, 2006 и др.). Все виды активного и опосредованного взаимодействия растений друг с другом ведут к формированию неслучайного характера их размещения в фитоценозах. Действующие при этом механизмы иногда называют *правилами ассамблеи*.

При интерпретации существующих ассоциированностей редких видов растений с сообитателями по фитоценозу необходимо учитывать размеры особей сопоставляемых видов растений. Показано, что крупные особи всегда получают больше ресурсов, чем конкурирующие с ними мелкие (Schwinning, 1998).

### Методический блок

#### **Вычисление индексов ассоциированности для редких видов растений**

На этапе сбора полевого материала в случайном порядке закладывается репрезентативное число учетных площадок размером от 25 x 25 см до 100 x 100 см. Их размер зависит от жизненной формы и размера особей изучаемых видов растений. На площадках регистрируются все произрастающие на них виды растений.

При обработке материала заполняется четырехпольная таблица (табл. 10.2).

**Таблица 10.2.** Четырехпольная таблица для расчета коэффициентов ассоциированности

	Присутствие вида А	Отсутствие вида А	Всего
Присутствие вида Б	a	b	
Отсутствие вида Б	c	d	
Всего			

Для расчета коэффициента ассоциированности используют компьютерные программы. Имеется программа ASSOC, разработанная Ю.А. Злобиным, которая выдает после введения данных четырехпольной таблицы значения четырех центрированных коэффициентов ассоциированности (ТКД, Коула, Юла и Бравэ) и четырех нецентрированных (Жаккара, Чекановского – Дайса, Очаи и Сокала – Мичинера).

Может также использоваться компьютерная программа, разработанная Дж. Людвигом и распространяемая как приложение к его книге (Ludwig, 1988). Эта программа выдает значения только трех коэффициентов ассоциированности (Очаи, Дайса и Жаккара).



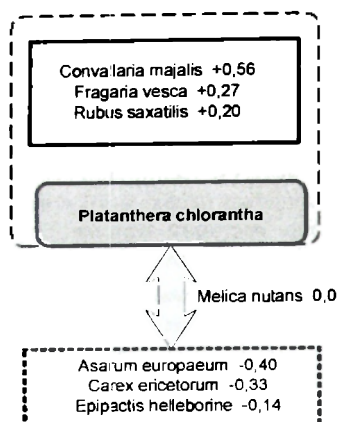


Рис. 10.16. Ассоциированность *Platanthera chlorantha* с растениями нижнего яруса фитоценоза Querceto-Pinetum coryloso (avellanae)-caricosum (ericetorum) (по материалам А.А. Клименко)

На основании значений полученных коэффициентов ассоциированности выделяются виды растений, положительно ассоциированные с изучаемым редким видом, нейтральные для него и конкуренты, совместная встречаемость с которыми ниже теоретически ожидаемой. В качестве примера на рис. 10.16 представлены результаты анализа, выполненного по описанному алгоритму для *Platanthera chlorantha*. Этот анализ показал, что правила ассамблеи для этого вида достаточно сложные. *Platanthera chlorantha* положительно ассоциирован с тремя видами, нейтрален по отношению к одному виду и имеет отрицательную ассоциированность с тремя видами.

Следует иметь в виду, что положительная ассоциированность может иметь разную природу. В одних случаях она может быть связана с эффектами взаимоблагоприятствования, а в других – просто со сходством экологических требований изучаемых видов (Крышень, 2008).

#### Методический блок

#### Анализ межвидовых отношений растений с учетом их онтогенетического состояния с использованием анализа соответствия

Обычно сопряженность признаков можно рассматривать только в четырехпольных таблицах с использованием метода  $\chi^2$  для установления статистической достоверности результатов. Анализ соответствия распространяет этот подход на многомерные двухходовые и многоходовые таб-

лицы. Он дает возможность как количественно, так и визуально оценить сопряженность объектов и признаков по многим параметрам. Особенно удобны двухмерные графики. В пределах математических процедур анализа соответствий каждая точка соединяется стрелкой с центром тяжести (координаты по осям 0 и 0). Если на таких графиках угол между двумя сопоставляемыми точками менее  $90^\circ$  (острый), то это означает положительную скоррелированность, более  $90^\circ$  (тупой) – отрицательную корреляцию, угол  $90^\circ$  – отсутствие корреляции. Метод позволяет решить многие сложные биолого-экологические проблемы.

Рассмотрим простой пример: на пробных площадках четыре вида растений характеризуются по возрастному состоянию от всходов до субсенильных особей (*p, j, im, v, g, ss*). Учитывается число встреч в абсолютных цифрах. Исходная таблица выглядит следующим образом (табл. 10.3). Описание анализа соответствия дано в книге В. Боровикова (2001).

**Таблица 10.3.** Результаты учета числа особей у четырех видов растений с дифференциацией по шести возрастным состояниям

Вид (условные обозначения)	Число растений данного возрастного состояния					
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	<i>ss</i>
<i>Mf</i>	2	4	7	1	15	1
<i>Ml</i>	1	6	3	2	20	2
<i>Vc</i>	16	20	7	0	0	1
<i>Tr</i>	15	25	3	6	1	2

Анализ соответствия (*Correspondence analysis – CA*) проведен с помощью компьютерного пакета STATISTICA, куда вводятся данные из табл. 10.3.

Для проведения анализа соответствий последовательно выбираются опции:

- 1) частоты без учета группирующей переменной (*Frequencies w/out grouping vars*).
- 2) вводятся все переменные (*All*).

Этот этап работы представлен на рис. 10.17. После этого нажимается клавиша <OK>.

Полученный результат представлен на рис. 10.18. Для дальнейшего построения графиков используются клавиши 2D для строк (в рассматриваемом примере это виды растений) и для столбцов (онтогенетические состояния). Для интерпретации на график ручным способом дополнительно проводятся стрелки из центра координат (0–0) к номерам строк или к номерам столбцов. Этот этап работы виден на рис. 10.19.

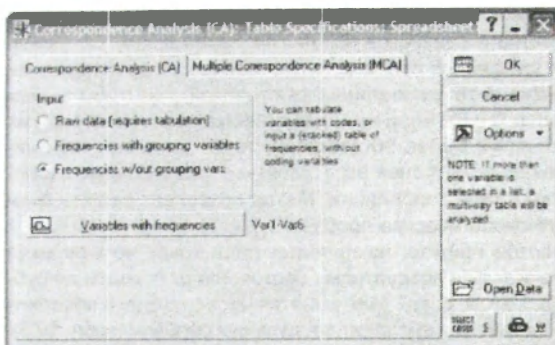


Рис. 10.17. Ввод данных в модуль «Анализ соответствия»

При публикации результатов обычно заменяют номера содержательными обозначениями, как это сделано на рис. 10.20 и 10.21 для рассматриваемого примера.

Оценка статистической достоверности осуществляется путем анализа «собственных чисел» и процента инерции. В данном примере в одномерном пространстве процент инерции равен 86,17% со 100% достовер-

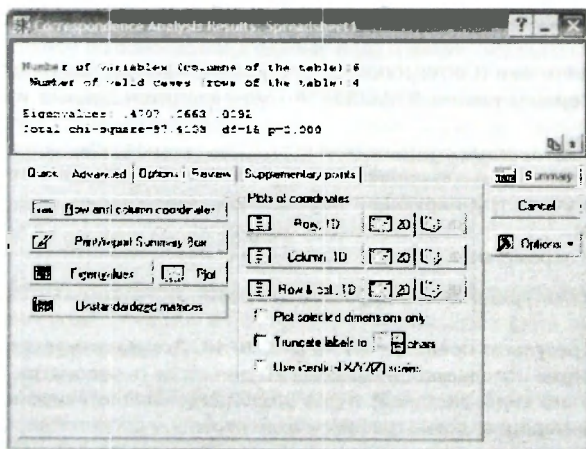


Рис. 10.18. Итоговая таблица модуля «Анализ соответствия»

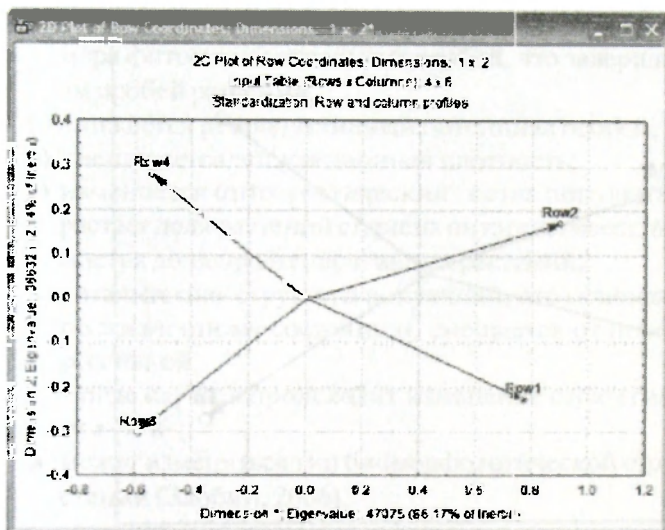


Рис. 10.19. Графический вывод результатов анализа соответствия для строк (виды растений)

ностью ( $p = 0,00$ ). Статистически достоверны эти данные и для двухмерного пространства.

Как видим, между возрастными состояниями «проростки» ( $p$ ) и «ювенильные растения» ( $j$ ) угол острый. Это означает для всех четырех видов

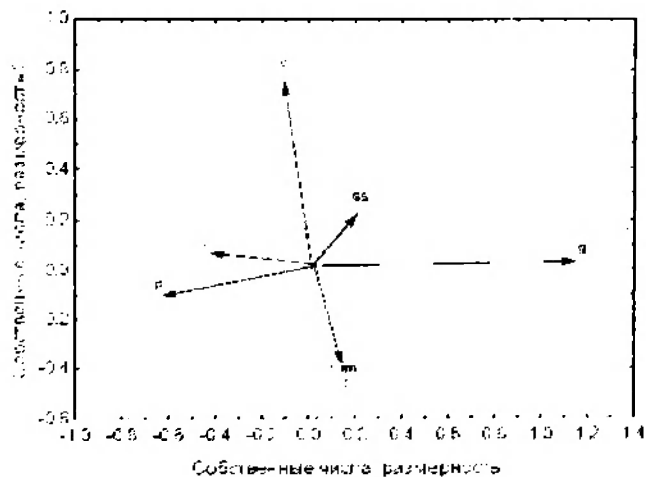


Рис. 10.20. Графическое решение для возрастных состояний

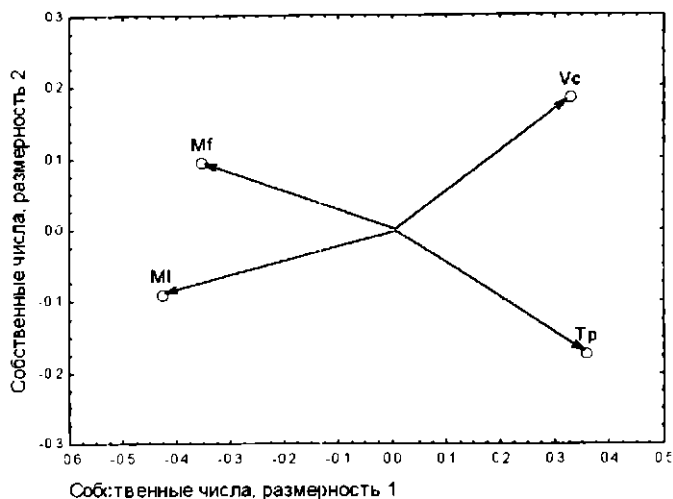


Рис. 10.21. Графическое решение для видов растений

растений характерно совпадение (положительная корреляция) экологических ниш растений в этих возрастных состояниях (ниши возобновления у них общие). В то же время между  $p$  и  $j$  с одной стороны и генеративными растениями ( $g$ ) угол тупой, что следует интерпретировать как отрицательную корреляцию, показывающую разные требования к условиям обитания у проростков и генеративных растений. При анализе графиков на рис. 10.21 очевидно, что два вида –  $Mf$  и  $MI$  положительно скоррелированы и имеют тенденцию к совместному произрастанию, а виды  $Mf$  и  $Tr$ , напротив, скоррелированы отрицательно, т.е. избегают совместного произрастания.

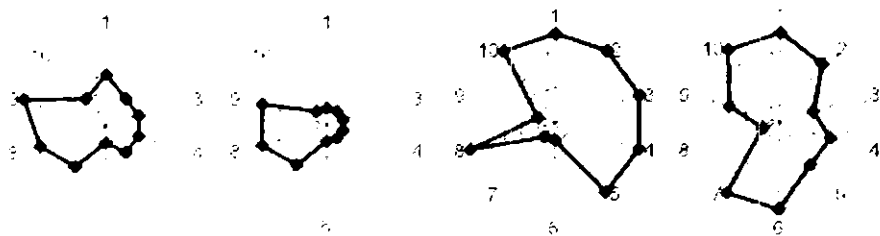
В целом, анализ соответствий является мощным инструментом многомерной статистики для решения многих проблем биологии и экологии.

## 10.7. Комплексная оценка состояния особей и популяций у редких видов растений

По мере удаления популяций от эколого-фитоценотического оптимума и нарастания действия стрессовых факторов происходят многочисленные трансформации особей и популяций:

- а) снижается уровень продукционного процесса с уменьшением размера фитомассы отдельных особей, что завершается измельчанием особей растений;
- б) снижается репродуктивный потенциал особей;
- в) уменьшается популяционная плотность;
- г) изменяется онтогенетический состав популяций, в которых возрастает доля растений старших онтогенетических состояний и снижается доля предгенеративных растений;
- д) виталитетная структура популяций, отражающая их разнообразие по жизненному состоянию, смещается от процветающей к депрессивной;
- е) в ряде случаев происходит изменение стратегии жизни растений от  $r$ - к  $K$ -;
- ж) может изменяться тип биоморфологической структуры особей растений (Злобин, 2006).

Сопоставление морфологического статуса особей и особенностей популяций, которые находятся в разных эколого-ценотических условиях, удобно проводить по методике, использованной А.Ю. Асташенковым и соавторами. (2009), Д.В. Сандановым (2010) и Т.В. Леоновой (2011). Она состоит в том, что для объекта исследования подбирается 10–12 наиболее информативных признаков. Часть из них – это признаки особей, остальные – признаки популяции. Для особей таковыми быть следующие: фитомасса особи, размер листовой поверхности, репродуктивное усилие, семенная продуктивность, число генеративных



**Рис. 10.22.** Состояние особей и ценопопуляций *Vupleurum multinerve*, произрастающих в разных эколого-фитоценотических условиях: 1 – репродуктивное усилие, %; 2 – потенциальная семенная продуктивность, шт./особь; 3 – фитомасса особи, г; 4 – высота растения, см; 5 – длина соцветия, см; 6 – популяционная плотность, шт./м<sup>2</sup>; 7 – доля особей  $j - g_1$ , %; 8 – доля  $g_2 - g_3$ , %; 9 – доля  $ss - s$ , %; 10 – доля цветущих особей, шт. (по А.Ю. Асташенков, 2009).

побегов или некоторые другие в зависимости от жизненной формы изучаемого растения. Для популяций целесообразно использовать такие признаки, как численность особей, средняя популяционная плотность, различные онтогенетические индексы, виталитет популяции и др. Поскольку значения всех этих признаков первоначально измерены в разных единицах, для сравнения каждый признак в интервале его значений (от самого малого до самого большого, зарегистрированных в выборке) разбивается на пять ступеней (баллов). На их основе составляются звездчатые диаграммы. Их сопоставление позволяет оценивать особи и популяции одновременно по комплексу признаков.

В качестве примера на рис. 10.22 приведено сопоставление четырех популяций (ЦП1 – ЦП4) *Vupleurum multinerve*, произрастающих в разных эколого-фитоценологических условиях. Можно заметить, что различия между особенностями особей и признаками популяций в этом случае выражены очень резко.

#### Методический блок

#### **Визуализация комплексной оценки особей и популяций редких видов растений**

Визуализация и последующая содержательная интерпретация при комплексной оценке состояния особей и популяций рассмотрена на примере пяти популяций *Pulsatilla patens* в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» с использованием данных А.А. Клименко. Фитоценологическая приуроченность изученных популяций была следующей:

- № 1 в фитоценозе *Querceto-Pinetum coryloso-luzulosum*;
- № 2 в фитоценозе *Querceto-Pinetum franguloso-festucosum*;
- № 3 вдоль просеки в фитоценозе *Pinetum callunoso-hylocomiosum*;
- № 4 в фитоценозе *Pinetum callunoso-hylocomiosum*;
- № 5 молодая вырубка в фитоценозе *Pinetum callunoso-hylocomiosum*.

У особей (общий объем выборки – 254 растения) были оценены пять основных морфоструктурных параметров надземной части: число цветков, ширина листа, длина листа, число листьев, общий размер листовой поверхности. Для сопоставимости результатов каждый из параметров был выражен в долях единицы. За единицу принималось наибольшее значение параметра в данной выборке. Результаты представлены на рис. 10.23. Они свидетельствуют, что особи в разных популяциях имели разную морфологическую структуру. Максимальные различия между особями наблюдались по размеру листовой поверхности и по числу цветков. Минималь-

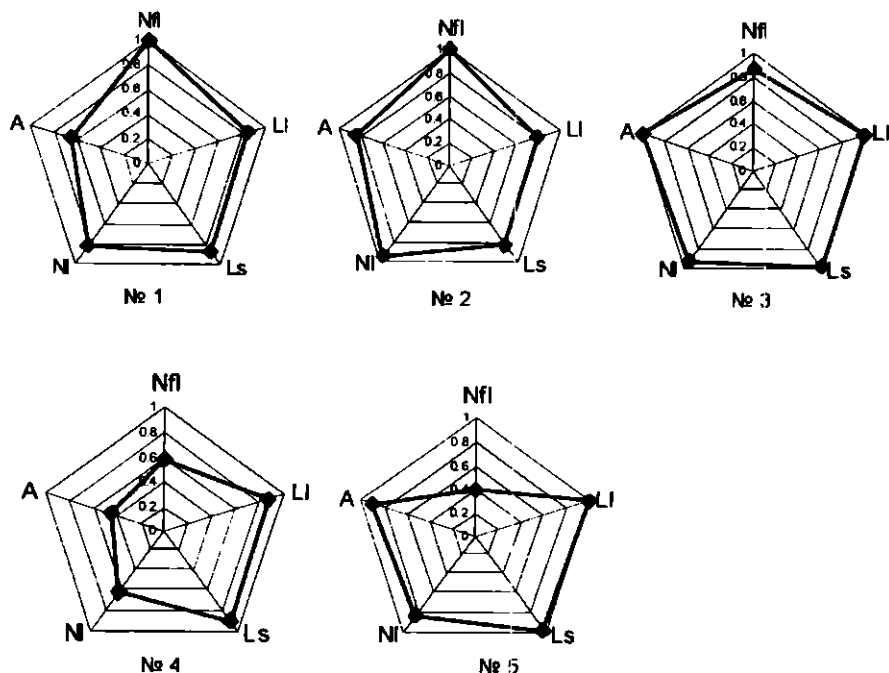
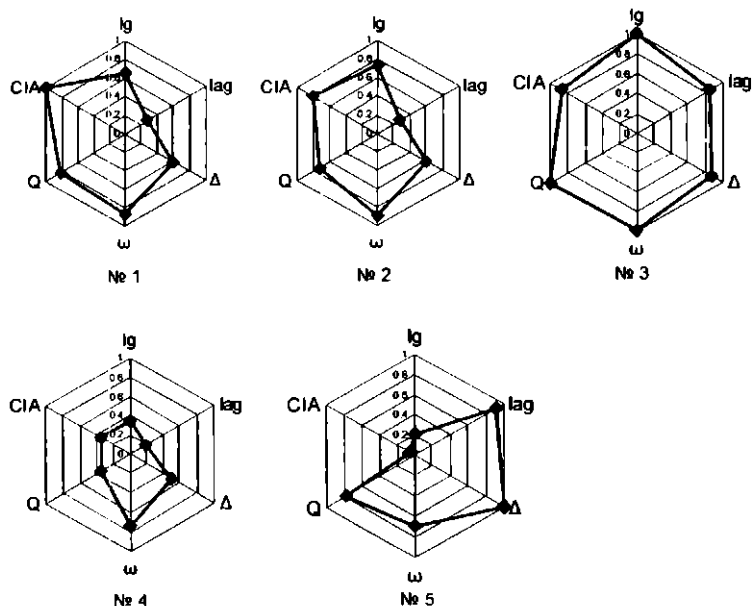


Рис. 10.23. Морфограммы структуры особей *Pulsatilla patens* в разных локальных популяциях (№ 1–№ 5): *NfI* – число цветков, шт.; *LI* – длина листа, см; *Ls* – ширина листа, см; *NI* – число листьев, шт.; *A* – площадь листовой поверхности, см<sup>2</sup>

ными значения этих параметров были в популяциях № 4 и № 5, которые связаны с фитоценозами *Pinetum callunoso-hylocomiosum*.

Для каждой из изучаемых пяти популяций *Pulsatilla patens* одновременно был проведен популяционный анализ и установлены следующие популяционные характеристики: индекс возрастности популяции, индекс генеративности, дельта Уранова, омега Животовского, виталитет популяции *Q* и доля в популяции особей высшего класса виталитета *A*. Как и в предыдущем случае, значения всех популяционных параметров переведены в доли единицы для сопоставимости результатов. Полученные диаграммы приведены на рис. 10.24. Анализ полученных диаграмм свидетельствует о том, что рассмотренные популяции различаются не только морфоструктурными особенностями особей, но и общими популяционными параметрами. Наибольшие амплитуды популяционных параметров зарегистрированы для индекса возрастности, виталитета популяций *Q* и доли в популяции особей высшего класса виталитета *A*. Минимальные

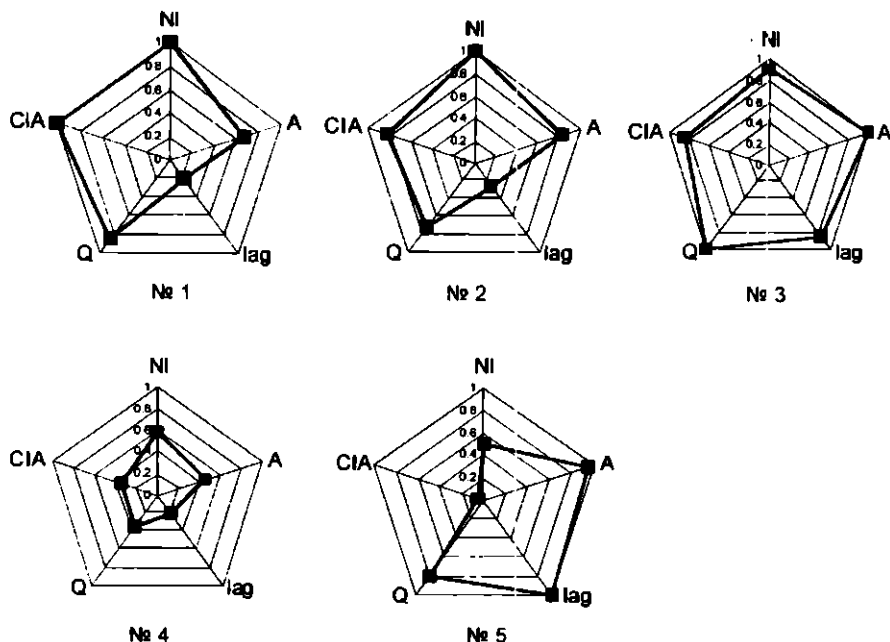




**Рис. 10.24.** Диаграммы основных признаков популяций *Pulsatilla patens*: *lg* – индекс генеративности; *lag* – индекс возрастности;  $\Delta$  – дельта Уранова;  $\omega$  – омега  $\chi$ ивотовского; *Q* – виталитет популяции; *CIA* – доля в популяции особей класса *A*

значения этих показателей также оказались присущими популяциям № 4 и № 5. Это свидетельствует, что условия произрастания *Pulsatilla patens* в фитоценозах группы *Pinetum callunoso-hylocomiosum* наименее благоприятны. Примечательно, что в популяции № 5 наблюдалась и наименьшая популяционная плотность – всего 0,03 шт/м<sup>2</sup>.

Рассматриваемый метод в случае использования параметров особей и параметров популяций в долях единицы от максимального значения данного параметра позволяет на одной диаграмме отразить и особенности особей популяции, и общие популяционные характеристики. Такие диаграммы представлены на рис. 10.25. Они показывают, что от популяции к популяции более всего варьировали значения индекса возрастности популяции, виталитета *Q* и доля в популяции особей класса *A*.



**Рис. 10.25.** Диаграммы комплексной характеристики *Pulsatilla patens*, включающие признаки особей и признаки популяций: *Nfl* – число цветков; *A* – размер листовой поверхности; *lag* – индекс возрастности популяции; *Q* – виталитет популяции; *CIA* – доля в популяции особей класса *A*

В целом рассмотренный прием комплексного сравнительного изучения популяций редкого вида растения дает информативные и наглядные результаты.

## **Динамика популяций редких видов растений**

---

Нарастающий процесс снижения глобального биоразнообразия и рост числа видов растений, которым угрожает вымирание, привели к необходимости глубже изучить механизмы устойчивости и динамики их популяций и разработать методы для прогнозирования рисков вымирания. Этой проблеме посвящается все большее количество исследований (Schwartz, 2003; Непту, 2007 и др.). Ф. Йельч и соавторы (Jeltsch, 2008) подсчитали, что по проблемам устойчивости и прогнозирования состояния популяций растений за 6 лет с 1970 по 1976 г. в основной англоязычной литературе было только 12 публикаций, а за 6 лет с 2000 по 2006 г. – 8682 публикации. Эти данные подчеркивают острую актуальность установления реальных трендов динамики популяций редких видов растений с целью выработки адекватных мер по их охране.

### **11.1. Общие закономерности динамики фитопопуляций**

Изменение числа и свойств особей в популяции называют *популяционной динамикой*. В природных условиях численность особей в популяциях может изменяться либо однонаправленно, увеличиваясь или уменьшаясь, либо по годам флюктуировать вокруг некоторой средней величины. Флюктуационные изменения могут быть кратковременными или долговременными. Таким образом, динамику популяций обычно определяют как направленные, обратимые или необратимые изменения всех параметров популяции по шкале времени. Центральным параметром в популяционной динамике является число особей в ней. Обычно, когда пишут о популяционной динамике, имеется в виду именно численность особей растений в популяции.

Выделяют сезонный, многолетний, периодический и устойчивый типы динамики численности особей. При другом подходе у популяций различают:

- а) *флюктуационную динамику*, которая имеет обратимый характер;
- б) *сукцессионную динамику* направленного необратимого характера, когда многие популяционные параметры изменяются по ходу сукцессии фитоценоза;
- в) *однонаправленную динамику* – в случаях закономерного снижения или увеличения числа особей в популяциях, прямо не связанных с природными сукцессиями фитоценозов.

Стабильное существование любой популяции зависит от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои специфические черты и адаптационный потенциал на фоне изменчивых условий существования. Способность популяции поддерживать определенную численность своих особей называется *гомеостазом популяции*.

Общие закономерности динамики популяций в полной мере касаются и популяций редких видов растений. Они могут существовать в одном из трех состояний:

- 1) *стабильном* – на протяжении достаточно длительного ряда лет у локальной популяции сохраняется размер популяционного поля, численность особей и основные структурные характеристики при их обратимых флюктуационных колебаниях;
- 2) *прогрессивного развития* – с увеличением размера популяционного поля и численности особей;
- 3) *деградации* – размеры популяционного поля уменьшаются, оно расчленяется на отдельные локусы, численность особей имеет устойчивую тенденцию снижаться, а особи популяции отличаются пониженной жизнеспособностью.

Независимо от исходного состояния популяций и характера их динамики все они подвержены разного рода рискам, а популяции редких видов особенно (Reed, 2006; Кагало, 2007; Злобин, 2010). Основными такими рисками являются:

- а) *фитопопуляционные* – связаны с особенностями репродукции и выживанием особей (особенно всходов и проростков);
- б) *генетические* – состоят в дрейфе генов и инбридинге, они возрастают при фрагментации популяций и снижении численности особей в них;

- в) ценотические – ограничивают размножение и расселение за счет наличия конкурирующих видов, фитофагов и болезней;
- г) средовые – обусловлены емкостью местообитания (его способностью вместить и обеспечить ресурсами только определенное количество особей данного вида) и естественными колебаниями основных параметров среды обитания (осадки, температура и др.);
- д) катастрофические – вызваны крупными природными катастрофами: наводнениями, пожарами и пр.;
- е) риски, связанные с прямым или косвенным антропогенным воздействием.

Кроме того, лимитируют устойчивость популяций и их прогрессивное развитие такие факторы, как количество и качество семян, эффективность их дисперсии, существование пригодных для поселения биоценозов и наличие в них нужных микроместообитаний (Münzbergová, 2005).

Различия в исходном состоянии популяций на фоне комплекса стохастических рисков и лимитирующих факторов разной природы делают получение оценок устойчивости и прогнозов динамики популяций редких растений трудной задачей.

В определенные моменты в результате действия разных факторов численность популяции может резко падать, снижаясь вплоть до критической величины. В этом состоянии популяция может либо исчезнуть вследствие отмирания всех ее особей, либо восстановить свою численность. Этот критический период получил образное название «прохождение бутылочного горлышка» (рис. 11.1). М.Г. Вахрамеевой



Рис. 11.1. Схема, отражающая динамику численности особей в популяции в процессе прохождения «бутылочного горлышка»

(2009) описан процесс перехода популяции *Platanthera chlorantha* через бутылочное горлышко, когда на протяжении 25-летнего периода число особей в популяции снижалась с 170 до 9 особей, а затем вновь выросло до 96 особей.

Л.Б. Заугольнова и соавторы (1992) сформулировали ряд условий, при которых популяции, находящиеся в критической ситуации, могут сохранять устойчивость. На уровне организма это:

- а) изменение жизненной формы;
- б) уменьшение размеров растений с сохранением репродуктивной функции;
- в) временное прекращение роста (переход в состояние временного покоя);
- г) наличие длительной латентной стадии развития;
- д) повышение выживаемости за счет снижения репродуктивной функции;
- е) замедление темпов развития;
- ж) переход к вегетативному размножению.

На уровне популяции такими условиям являются:

- а) правосторонняя асимметрия распределения особей по размеру в пределах онтогенетической группы, позволяющая достигать более высокой плотности;
- б) рост выживаемости за счет гибели наименее приспособленных особей;
- в) способность существовать при низкой численности особей в популяции.

Наиболее важными параметрами, которые определяют устойчивость и динамику популяции, являются плодовитость, рождаемость и смертность. *Плодовитость* – способность растений в популяции производить диаспоры разного типа. *Рождаемость* – это появление в популяции новых растений. Она определяется числом новых особей, появившихся в популяции за определенный промежуток времени. Поскольку это число само по себе зависит от размера популяции и числа в ней генеративных особей, то вычисляют *удельную рождаемость* путем оценки количества появившихся новых особей за определенный период в расчете на одну или на 1000 особей. *Смертность* – это отмирание растений в популяции. Удельная смертность также вычисляется как число погибших растений в расчете на одну или 1000 особей за определенный период времени.

В самом общем виде динамические процессы в популяциях обычно описывают уравнением

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

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

Интервал  $t \dots t + 1$  должен соответствовать биологии организма, т.е. скорости размножения и отмирания. Для растений в отличие от животных иммиграция и эмиграция происходят только в ходе распространения семян и, следовательно, имеют сдвиг (лаг) по времени.

С учетом реальной численности особей в популяции эти параметры, как было отмечено выше, выражают как удельные, т.е. отнесенные к одной особи:

$$b(t) = \frac{1}{\Delta t} \cdot \frac{B(t)}{N(t)}$$

и

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

Тогда рождаемость и смертность можно записать так:

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

Подставляя полученные значения в исходную формулу и осуществляя необходимые преобразования, получаем формулу для модели экспоненциального роста популяции:

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

Уравнение экспоненциального роста считается основным, так как всем живым организмам, по образному выражению В.И. Вернадского, свойственно «стремление ко всеядности».

На основании установления состояния популяции, оценок уровня рождаемости и смертности особей появляется возможность про-

гнозирования динамики популяции, что особенно важно для популяций редких видов растений. К.М. Сытник писал, что «прогнозирование и предвидение, по моему мнению, абсолютно необходимы в ботанике и особенно в общей экологии растений» (Сытник, 2003 : 365).

## 11.2. Прогнозы динамики популяций на основе их состояния

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

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

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

Фактически эти термины, как и сама информация, на базе которой определяется категория популяции, исходно не связаны с динамическим статусом этих популяций. Такие категории, как «инвазионная», «регрессивная» и т. п., только раскрывают, *в какой форме*



*существует* популяция в растительном сообществе в данный период времени – и не более того. На это важное обстоятельство еще в 1988 году обращали внимание В.Г. Кияк и др. (1988). В зависимости от жизненной формы растения, продолжительности нахождения особей в том или ином онтогенетическом состоянии популяции могут существовать как инвазионные, депрессивные или регрессивные в течение многих и многих десятилетий. Существуют сотни публикаций, которые это подтверждают.

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

### 11.3. Прогнозы на основе методики MVP

В зарубежной популяционной экологии изначально было принято жизнеспособность и судьбу популяций определять не по их статичному состоянию в момент наблюдения, а по характеру сменяемости, т. е. временной динамики основных популяционных параметров (в основном это число особей) на основе кратко-, а желательно, и долговременных учетов.

На основе идей островной биогеографии (Shaffer, 1981; Уилкоккс, 1983; Soulé, 1987) был сформулирован постулат о минимально жизнеспособной популяции (английская аббревиатура – MVP). Оценка минимальной жизнеспособности популяции в этом случае строилась исключительно на численности особей в ней. Используя разнообразные математические модели, исследователи пытались установить некоторую пороговую численность, которая с вероятностью 95–99% позволяла бы популяции просуществовать не менее 100 (1000) лет. Применение упрощенных генетических моделей привело к заключению, что существует даже некоторое общее пороговое число для выживания популяции живых организмов, равное 50–500 шт. особей, что стало рассматриваться как «эффективный размер» популяции.

Но дальнейшее накопление фактических данных показало, что отдельные популяции в течение очень длительного времени могут существовать при низкой численности и малой популяционной плотности (Ракова, 1992; Gaisia, 2003). Для прогнозирования устойчивости популяции численности особей в ней как единственного учитыва-

емого параметра оказалась недостаточной. Г. Меффе и соавторы подвели итог этому этапу популяционных исследований словами: «Было бы наивно думать, что некто с помощью простого магического числа мог бы управлять популяцией, и, когда это число будет достигнуто, популяция окажется в безопасности» (Meffe, 2002 : 151).

Явная несостоятельность подобных оценок устойчивости популяций редких видов растений стимулировала перерастание методологии MVP в методологию PVA, т. е. «анализа жизнеспособности популяций» (*population viability analysis*).

#### 11.4. Прогнозы на основе методики PVA

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

Основы этого метода были заложены еще М. Шаффером в 1978 году. В различных модификациях методология и технология PVA используется зоологами и ботаниками уже около 30 лет с целью прогнозирования рисков вымирания редких видов и предсказания темпов расширения и колонизации территорий инвазионными видами растений. За последние полтора десятилетия PVA посвящено много обзорных и методических работ (Boyce, 1992; Akçakaya, 2000; Menges, 2000; Vuglman, 2000; Beissinger, 2002; Brook, 2002; Peng, 2002; Brigham, 2003; Tews, 2004; Злобин, 2008в и др.).

В настоящее время в практике используется пять основных разновидностей PVA:

- 1) *простой PVA* – основан на учете числа особей в популяции и вычислении возможного тренда этой величины. Эта разновидность, по существу, сводится к MVP с небольшими коррекциями;
- 2) *структурный PVA* – базируется на матричной модели демографических характеристик популяции (при этом особи подразделяются на группы (классы) по онтогенетическому состоянию или размеру), включающих удельную скорость роста популяции, плодовитость особей, риск отмирания разных групп особей и др.;

- 3) *Метапопуляционный PVA* – применяется по отношению к комплексу популяций или к фрагментированной популяции и учитывает темпы фрагментации и риски отмирания отдельных субпопуляций;
- 4) *«пространственно точный» PVA* – включает обязательное картирование популяционных полей, что позволяет учитывать размеры субпопуляций и реальные расстояния между ними;
- 5) *«многовидовой» PVA* – оцениваются все виды, составляющие сообщество (Noon, 1999; Morris, 1999). Реализация PVA по отношению ко всем доминирующим или характерным видам определенного фитоценоза дает возможность оценить устойчивость и тренд трансформации такого растительного сообщества как единого целого.

Прогрессивное развитие методологии PVA привело к осознанию необходимости включения в реализуемые модели данных о состоянии и динамике местообитаний популяций. Было показано, что эколого-фитоценотическая обстановка в большинстве случаев определяет риск вымирания популяций даже в большей степени, чем параметры самих этих популяций (Linder, 2004; Reed, 2006 и др.). Так, например, И. Машинский и соавторы (Maschinski, 2006), используя детерминистскую и стохастическую модели PVA и регистрируя в течение семи лет состояния популяций эндемичного кустарника *Purshia subintegra* в сухие и влажные годы, установили, что его популяции имеют тенденцию к вымиранию во влажные годы, тогда как в сухие годы они проявляют тенденцию к устойчивому существованию.

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

При реализации методологии PVA используется широкий набор методов математической статистики. Это регрессионный анализ, в т.ч. пошаговая и множественная регрессия, матричная алгебра, тренд-анализ и др. В простейших случаях при прогнозировании рисков вымирания популяции данные о числе особей в популяции за ряд лет просто обрабатывают методом линейной регрессии, что позволяет выя-

вить примерный тренд динамики численности и на последующие годы (Elder, 2003).

Более продвинутой моделью в расчетах динамики популяций на базе методологии PVA является уравнение:

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

где  $N_t$  – число особей в популяции в год,  $t$ ;  
 $\lambda$  – скорость роста популяции.

Если  $\lambda > 1$ , численность особей в популяции возрастает, если  $\lambda < 1$  – падает. При учете стохастических процессов в популяции используется  $\log \lambda$  (Garsia, 2003):

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

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

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

Для повышения точности прогноза предлагается учитывать «демографическую стохастичность», т.е. случайные факторы, воздействующие на онтогенез растений в популяции. В этой связи разрабатывается так называемый «анализ чувствительности» (*sensitivity analysis – SA*), направленный на установление тех факторов, которые существенны для данной популяции и в силу этого должны быть включены в анализ, проводимый по технологии PVA. SA включает дополнительный параметр  $\nu$  – скорость изменения жизнеспособности особей в

форме  $d\lambda/dv$ . Было установлено, что чувствительность к демографической стохастичности больше у взрослых особей, находящихся в состоянии репродукции, и меньше у ювенильных особей (Воусе, 2001). Описание приемов расчетов для таких вариантов PVA можно найти в работе (Morris, 1999).

Существует «средовая стохастичность», на которую также желательно вносить поправки. Косвенной мерой средовой стохастичности является отношение дисперсии к среднему значений  $y^2/x$  (Bell, 2003), вычисляемое для основных морфоструктурных параметров особей растений (фитомасса, листовая аппарат, признаки репродукции).

Прогнозированию подлежат только закономерные процессы. Чем выше доля стохастичности и случайности в биологическом процессе, тем менее надежными оказываются любые прогнозы состояния изучаемой фитосистемы. Поэтому в отношении динамики популяций, которые существуют в стохастической среде, можно говорить только о вероятности перехода популяций в то или иное состояние.

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

Для повышения точности прогноза возможного вымирания редкого вида растения в схему расчетов PVA следует включать больше данных о характере местообитания, тогда как пока исследователи все еще склонны придавать больший вес генетике или стохастичности демографических процессов.

По своей сущности модели PVA требуют, чтобы учеты состояния популяции проводились за непрерывный и достаточно длинный ряд лет. Некоторые исследователи считают, что для получения необходимой исходной информации о состоянии популяции и уверенной оценки вероятности вымирания необходимы данные не менее чем за четыре вегетационных периода (Menges, 2000). Но такой короткий период, по мнению других специалистов, делает прогнозы динамики популяций малодостоверными (Fieberg, 2000 и соавторы). Д. Доак и др. (Doak, 2005) показали, что при использовании модели PVA с демографическими данными за пятилетний период исходного материала для надежного прогнозирования недостаточно. М. Маккарти и соавторы

(McCarthy, 2001) полагают, что для прогноза состояния популяций с глубиной до 100 лет необходимы исходные данные, как минимум, за 10 лет непрерывных наблюдений за популяцией. Использование 1–3-летних данных, даже с последующими аппроксимациями, вообще не соответствуют методологии и технологии PVA. Чем короче ряд наблюдений, тем больше вероятность пропустить важные для изучаемой популяции свойства и события.

В работе (Jacquetun, 2007) приведены уникальные данные о результатах наблюдений на протяжении 25 лет за популяцией *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). Оказалось, что число особей в этой популяции по годам варьировало от 80 до нескольких штук, а доля цветущих растений изменялась от 0 до 100%. Очевидно, что по случайному отрезку в 3–5 лет из этого 25-летнего периода наблюдений за популяцией можно прийти к неадекватным выводам о ее жизнеспособности. Правда, разрабатываются разные приемы коррекции для тех случаев, когда исходная информация о популяциях является неполной. Если в рядах многолетних наблюдений за популяцией есть пропуски или ошибки, то используется специальная модель EGSS, базирующаяся на диффузной аппроксимации и смягчающая такие ошибки (Humbert, 2009).

### Методический блок

#### **Принципиальные основы использования методики PVA для оценки динамики популяций редких видов растений**

Объем расчетов при реализации PVA очень большой, поэтому для их выполнения разработан ряд компьютерных программ: POPULUS, VORTEX, RAMAS, GAPPS и др. По состоянию на 2012 год доступна версия VORTEX 9.99, к которой имеется подробное руководство (Lacy, 1993; Miller, 2005). Доступно и хорошее руководство к некоммерческой программе POPULUS (Alstad, 2007). Полный скрипт для матричной модели и макрос для вычисления вероятности переходов растений из одного состояния в другое приведены в работе (Baueg, 2006). Разработана небольшая программа на языке Бейсик, а также набор команд для реализации ориентировочных расчетов в пакете Excel (Morris, 1999). Б. Брук и соавторы (Brook, 2002) провели на примере 21 популяции проверку основных компьютерных программ, реализующих PVA: GAPPS, IMMAT, RAMAS, VORTEX. Оказалось, что полученные с их помощью прогнозы совпадали с достаточной точностью, и существенных отличий в «мощностях» этих программ не было. Работа с компьютерными программами значительно ускоряет расчеты, но требования к качественной исходной информации компьютерные модели не снимают.

В. Моррис и соавторы (Morris, 1999) предлагают простую схему для выбора конкретного метода расчетов в PVA (табл. 11.1).

Задача метода PVA – оценить с вероятностью не ниже 95% тенденцию развития популяции на период не менее 100 лет. В настоящее время методология PVA и программы POPULUS и VORTEX соответственно часто применяются зарубежными учеными при изучении редких видов животных. Этому посвящено очень большое количество публикаций. Их использование для оценки популяций растений пока единично, но результаты показывают высокую информативность PVA применительно к фито-популяциям. Специалисты в области фитосозологии, популяционной биологии и экологии растений (да и животных) в России и Украине методологию PVA практически не используют.

Из двух наиболее часто используемых компьютерных программ POPULUS и VORTEX программа VORTEX более мощная. Она позволяет при прогнозировании динамики развития популяции учитывать большое число параметров, которые могут оказывать на развитие популяции выраженное воздействие. Они сведены в 14 основных опций. Среди них следующие параметры: система размножения и скорость размножения, уровень смертности, частота катастроф и их воздействие на популяцию, взаимоотношения особей разного пола, размер отчуждения особей из популяции, если он имеет место, занесение новых особей в популяцию, генетические эффекты, в частности инбридинг, учет степени фрагментированности популяции и образование метапопуляций и др. Принципиальным отличием VORTEX является включение в расчеты стохастического, случайного параметра, варьирующего по времени. Кроме того, в VORTEX включены разные модели и сценарии возможного развития популяций.

Как упрощение математической модели, так и неполный или некачественный исходный материал делают прогнозы состояния популяций неточными (Glitt, 2005). При недостатке исходной информации методо-

**Таблица 11.1.** Выбор метода PVA для оценки динамики популяций растений (по W. Morris et al., 1999)

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

логия PVA однозначно ведет к ошибочным выводам. Однако сбор многолетних данных на постоянных площадках или трансектах, учеты состояния маркированных особей растений являются серьезной организационной проблемой, которая пока не получила полного решения как в западноевропейских и американских, так и в украинских и российских условиях организации научных исследований.

## 11.5. Результативность метода PVA

По мнению К. Гросса (Gross, 2002), существует три главных условия, необходимых для обеспечения точности моделей PVA:

- 1) наличие достаточно больших репрезентативных выборок маркированных особей растений, находящихся в разном онтогенетическом и жизненном состоянии;
- 2) длительный период наблюдений за маркированными растениями, составляющий не менее 5–7 лет, а для некоторых многолетников нередко десятилетие и больше;
- 3) обязательный стохастический отбор маркированных особей.

Еще раньше Г. Аксакайя и соавторы (Аксакайя, 1999), обсуждая методологию PVA, пришли к заключению, что для ее результативного использования нужна информация о демографических процессах в популяции, данные о репродукции, соотношении пестичных и тычиночных форм (если растения однополые), результатах оценки жизнеспособности особей, выраженности плотностнозависимых эффектов, данные об удельной скорости роста популяции. Всего 57 таких позиций. Это полностью объясняет, почему работ по прогнозированию динамики популяций редких видов растений с использованием методологии PVA не очень много в зарубежной литературе и почти нет в отечественной.

Современные специалисты полагают, что для реализации методов PVA, как минимум, необходимы следующие данные:

- а) численность особей в популяции;
- б) показатель рождаемости;
- в) показатель смертности;
- г) удельная плодовитость растений;
- д) демографическая структура популяции с подразделением особей по классам онтогенетического или виталитетного состояния (не менее 3–5 классов, хотя в отдельных исследованиях используется деление до 15 классов).



Подбор таких показателей индивидуален для разных видов растений. PVA не дает универсальных решений в силу индивидуальности биологии и экологии видов и специфичности эколого-ценотической обстановки, в пределах которой находится изучаемая популяция. Для каждого вида растения и для каждой ситуации задачу приходится решать заново.

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

Со стороны эколого-фитоценотической обстановки популяциям редких видов растений угрожают:

- а) системные факторы – прямое планомерное уничтожение полезных видов, биологические инвазии, разрушение местообитаний, сукцессии и др.;
- б) разнообразные случайные факторы.

Учет этих факторов также необходим для получения надежных прогнозов устойчивости популяций любого вида растения.

В условиях нарастающего антропогенеза наиболее существенными для сохранения жизнеспособности популяций растений чаще всего оказываются утрата местообитаний, фрагментация популяции и

инвазионные внедрения видов с большей конкурентной способностью (Noon, 1999). М. Гарсия (Garcia, 2008) на основании шестилетних наблюдений за популяциями редкого вида *Petrocoptis pseudoviscosa* пришел к выводу, что наибольший риск вымирания имеют популяции малого размера при их нахождении в экстремальных и сильно флуктуирующих экологических условиях. Ведущую роль изменчивости местообитаний в стабильности популяций по сравнению со свойствами видов и демографическими характеристиками популяций подтверждают и выводы, сделанные Б. Брук и коллегами (Brook, 2006), которые получили аналогичные результаты, обобщая литературные данные о популяциях 1198 видах растений и животных.

В целом, трудностей на пути эффективного использования методологии и методики PVA немало. Помимо нерепрезентативности и случайности исходных данных о редких видах растений, к ним относятся и факторы, которые М. Шаффер (1989) называл неопределенностями. К их числу он относил:

- а) случайности в самих демографических процессах;
- б) случайности и непредсказуемости в изменениях экологической среды;
- в) возможность воздействия на популяции катастрофических факторов типа пожаров, наводнений и т.п.;
- г) непредсказуемость генетических изменений в популяции, вызванных дрейфом генов и инбридингом.

При этом в небольших популяциях с малым числом особей роль этих факторов возрастает, а при прогнозировании жизнеспособности крупных популяций эти факторы сказываются неодинаково в разных частях популяционного поля, что также ведет к ошибкам прогнозирования.

Мнение специалистов о фактической точности прогнозов PVA не совпадает. Некоторые авторы полагают, что метод не дает надежных практически значимых результатов (McCarthy, 2001). Негативные, несодержательные результаты, полученные отдельными исследователями, при применении PVA, по мнению М. Шаффера и коллег (Shaffer, 2002), объясняются тремя основными причинами:

- 1) метод используется при недостаточном количестве исходной информации;
- 2) метод применяется к популяциям с крайне низкой численностью особей, тогда как, по его данным, метод дает надежные прогнозы для популяций с численностью особей не ниже 1500 шт.;

- 3) жизнеспособность популяций оценивается за слишком короткий промежуток времени.

Однако некоторые специалисты придерживаются иного мнения. Е. Менгес (Menges, 2000) в результате применения PVA к популяциям 95 видов растений пришел к выводу о полезности этого метода. Б. Брук и соавторы (Brook, 2000 : 385) использовали данные относительно 21 вида растений и выполняли прогнозирование в двух вариантах: по S-выборке и по полному ее объему. Оказалось, что точность прогнозирования в обоих случаях высокая. Их вывод категоричен: PVA – это работоспособный и достаточно точный инструмент для оценки статуса редких видов. Большинство специалистов, освоивших методику PVA, считает, что этот метод дает самую важную информацию, необходимую для разработки мероприятий по защите редких видов и редких экосистем. PVA наиболее полезен для оценки популяций видов, которые считаются вымирающими.

С помощью PVA уже выполнено немало исследований, которые дали результаты, полезные для понимания механизмов динамики популяций и для организации охраны популяций редких видов растений. Так, Й. Машинский и соавторы (Maschinski, 1997), используя материалы семилетних наблюдений и компьютерную программу RAMAS, установили, что популяции одного из редких видов *Astragalus* в прогнозируемый период в 100 лет полностью вымрут без защиты от выпалыбления. В работе Е. Менгес и коллег (Menges, 2006) на основе 13-летних наблюдений за 83 популяциями редкого растения *Dicerandera frutescens* с использованием технологии PVA показано, что сохранение популяций ( $\lambda > 1$ ) возможно только при выжиганиях (пожары) с интервалом 6–12 лет. Как редкие, так и более частые пожары ведут к деградации популяций главным образом за счет развития конкурирующих видов.

В Канаде с помощью методики PVA установлены пределы изъятия особей из популяций *Panax quinquefolium* и *Allium triciccum*. Для первого вида риск полного вымирания возникает при снижении численности особей до 30–90 шт. в популяции, а у второго вида – до 140–480 (Napiel, 1996). Угроза вымирания малочисленных популяций выявлена у *Cypripedium fasciculatum* (Newton, 2010). Для популяций редкого вида *Euphorbia clivicola* установлен риск полного вымирания на протяжении 30 лет при условии отсутствия необходимых мер по охране и поддержанию этого растения (Pfab, 2000). Г. Аксакайя и П. Сегрен-Гулве (Аксакайя, 2000) выделили 11 научных и прикладных ситуаций,

когда PVA оказывается эффективным, а иногда и единственным инструментом для решения проблемы. Среди них, в первую очередь, это оценка риска вымирания редкого вида, проверка применяемых методов охраны редкого вида и т.п.

Кроме анализа устойчивости популяций редких видов растений, PVA начали успешно применять для анализа трендов развития инвазионных, в т.ч. сорных видов растений. О. Осункойа и коллеги (Osunkoia, 2010), используя более 2000 маркированных особей *Lantana camara*, установили, что  $\lambda = 3,449$ , и это свидетельствует о прогрессивном увеличении размера популяций этого вида в Австралии. Е. Еонгеджанс и соавторы (Jongejans, 2010) изучили инвазию трех сорных для Европы видов *Carlina vulgaris*, *Tragopogon pratensis* и *Hypochaeris radicata* и нашли, что темпы инвазии существенно отличаются для разных физико-географических регионов этого континента, что также свидетельствует о работоспособности методов PVA.

В США технология PVA в настоящее время используется для организации эффективной охраны редких видов растений еще недостаточно и охватывает менее 1/3 таких видов (Morris, 2002), но с каждым годом объемы таких исследований в США быстро возрастают (Tiegs, 2010).

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

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

Многokrатно высказывалось мнение о том, что фенотипическая изменчивость благоприятствует выживанию редких видов растений. С этим согласны С. Бейссингер и М. Вестфал, которые писали: «Мы установили, что устойчивость является наибольшей в популяциях с высокой изменчивостью основных популяционных параметров, потому что некоторые особи имеют много больший потенциал

выживания, чем в среднем для особей популяции, и, таким образом, они не выпадают из популяции с той скоростью, которая характерна для популяции в целом» (Beissinger, 1998 : 6).

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

Актуальной проблемой является создание базы данных по видам редких растений с регистрацией тех признаков особей и популяций, которые необходимы для использования современного аппарата PVA. Кстати, для видов растений Центральной Европы создаются базы данных для решения специальных задач. Например, база данных CLO-PLA 3 по клоновым видам растений содержит уже более 186 тысяч записей (Klimešová, 2008).

Чем глубже разрабатывается технология PVA, тем справедливее оказывается высказывание М. Бергман и Г. Лоссингам: «В настоящее время мы имеем доступные для нас инструменты, которыми не можем воспользоваться» (Vulman, 2000 : 112). Не можем потому, что инструменты PVA требуют долгосрочных разносторонних данных о популяциях растений и о среде их обитания, данных, получению которых препятствует действующая система организации научных исследований и их финансирования. Не следует упускать из вида, что PVA – это математико-статистическая модель и как любая модель она составлена на основе определенных допущений и предположений, за рамками которых модель утрачивает смысл.

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

Обобщая итоги исследований многих специалистов за последние десятилетия, можно утверждать, что основными элементами успешности применения PVA являются:

- наличие полной информации о аутобиологии и аутоэкологии вида растения, популяции которого изучаются;
- всесторонняя оценка местообитаний, с которыми связаны локалитеты популяций, с установлением возможных их трансформаций естественной и катастрофической природы;
- установления уровня адаптируемости особей и популяций к изменениям среды обитания;
- полная информация об исходном состоянии популяции, включая все важные для анализируемой ситуации параметры. Наличие данных длительного мониторинга за состоянием популяции на протяжении как минимум 5–7 лет.

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

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

В настоящее время наиболее глубоко проработанным и теоретически обоснованным является метод оценки жизнеспособности

популяций – PVA. Успех и перспективность методологии PVA связаны с тем, что это не просто метод для анализа состояния популяций, а мощный стимул для организации долгосрочных работ по изучению биологии и экологии видов. Многовидовой PVA это еще и стимул для комплексного изучения экосистем.

### Методический блок

#### **Прогнозирование динамики популяций редких видов растений**

В простейших случаях при оценке динамики популяции и прогнозировании рисков вымирания сведения о числе особей в популяции за ряд лет просто обрабатывают с помощью метода линейной регрессии, что позволяет установить примерный тренд динамики численности и сделать ориентировочный прогноз на последующие годы. Такой вариант обработки данных представлен на рис. 11.2 для трех видов редких растений в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» за 2009, 2010 и 2011 годы: *Epipactis helleborine*, *Listera ovata* и *Platanthera chlorantha*.

По сравнению с чисто визуальными данными более точные оценки динамики популяций позволяют получить вычисление скорости роста популяции – PRG. Этот показатель вычисляется по формуле

$$PRG = \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} \cdot 100,$$

где  $N$  – число особей в популяции в году,  $t$ . Показатель PRG выражается в процентах.

При увеличении размера популяции он положительный, при уменьшении числа растений в популяции – отрицательный. Скорость роста популяции чаще всего имеет по годам циклические колебания, и поэтому ее необходимо вычислять за достаточно продолжительный период времени, сопоставляя численность особей в популяции в смежные годы.

Например, у *Epipactis helleborine* в сопоставляемые 2009, 2010 и 2011 годы численность особей в популяции составляла 47, 36 и 16 шт. Вычисление PRG показало, что скорость роста этой популяции за смежные 2009–2010 годы составляла –23,4%, за 2010–2011 годы –55,6%, а в среднем за эти годы –39,5%. В популяции *Listera ovata* средний показатель был равен –43,5%, а в популяции *Platanthera chlorantha* –9,5%. Эти данные указывают на негативный тренд численности популяций рассматриваемых видов редких растений. В популяции *Listera ovata* сокращение числа особей в популяции было самым большим.

Более точные результаты дает использование моделей PVA. Как минимум для реализации методов PVA необходимы следующие данные:

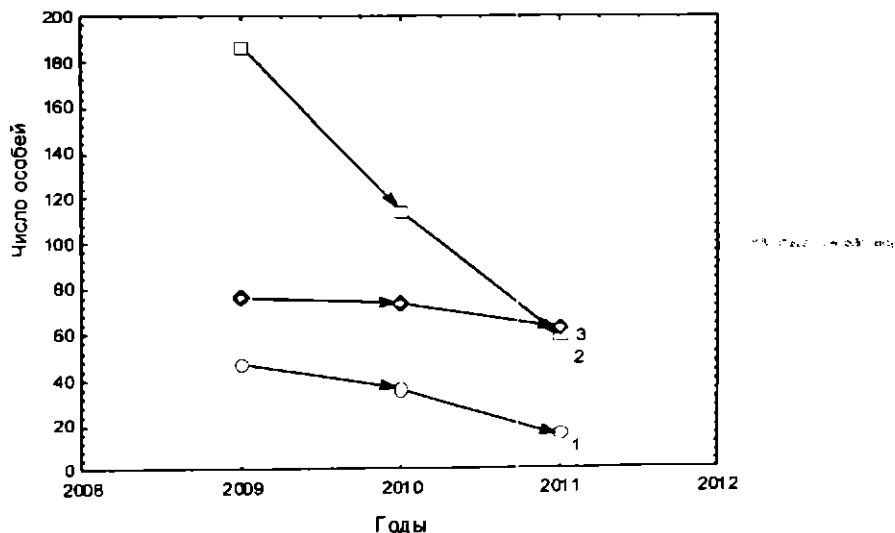
- а) численность особей в популяции;
- б) показатель рождаемости;
- в) показатель смертности;
- г) удельная плодовитость растений;
- д) демографическая структура популяции с подразделением особей по классам онтогенетического или виталитетного состояния (не менее 3–5 классов, хотя в отдельных исследованиях используется деление до 15 классов).

Подбор таких показателей индивидуален для разных видов растений.

Применение методики PVA к изучаемым локальным популяциям трех редких видов растений в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» потребовало предварительной оценки удельной скорости роста популяций. Удельную скорость роста  $\lambda$  изучаемых популяций оценивали по трехлетним данным как разницу рождаемости  $b$  и смертности  $d$  особей в популяциях. Рождаемость оценивали по числу появляющихся всходов, а смертность особей – как разницу в их численности по двум смежным годам.

Весь комплекс расчетов выполнен с использованием компьютерных программ POPULUS и VORTEX.

Технология POPULUS позволяет прямо на основании данных об имеющейся численности популяции и удельной скорости ее роста получать



**Рис. 11.2.** Динамика численности особей в популяциях редких видов растений в 2009–2011 годах: 1 – *Epipactis helleborine*; 2 – *Listera ovata*; 3 – *Platanthera chlorantha*



прогноз ее численности. Основными параметрами, необходимыми для прогнозирования динамики численности популяции, являются:

$N_0$  – исходная численность популяции (до 10 000);

$K$  – емкость данного местообитания для растений данного вида (до 10 000);

$r$  – собственная скорость роста популяции (от 0 до 5);

$T$  – лаг обратной связи, т.е. запаздывание в эффекте воздействия плотности на рост популяции (от 0 до 5).

Трудной проблемой при использовании программы типа POPULUS является нахождение оценки удельной скорости роста популяции. Если для расчета  $r$  по определению требуются данные об изменении численности популяции во времени, то для расчета с помощью модели на основе матриц Лесли необходимы демографические таблицы рождаемости и смертности, тогда как данные о динамике численности не нужны (Воронov, 2005).

Стартовое окно программы POPULUS приведено на рис. 11.3, а результаты вычислений – на рис. 11.4.

Для *E. helleborine* при наблюдаемых величинах рождаемости и смертности удельная скорость роста изучаемой популяции  $\lambda = -0,4494$ , что указывает на общий тренд снижения размера популяции и вероятность ее гибели примерно через 10–12 лет.

В популяции *L. ovata*  $\lambda = -0,427$  и расчетный период ее вероятного существования также соответствует 10–12 годам.

У *P. chlorantha* в популяции за счет низкой смертности особей удельная скорость роста оказалась положительной  $\lambda = 4,78$ . В этой популяции на ближайшие 8–9 лет можно ожидать устойчивое сохранение численности особей, а в дальнейшем вероятен активный рост этой популяции.

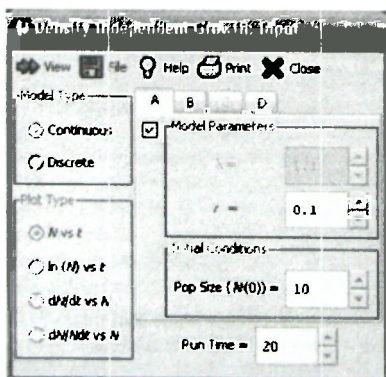


Рис. 11.3. Стартовое окно программы POPULUS

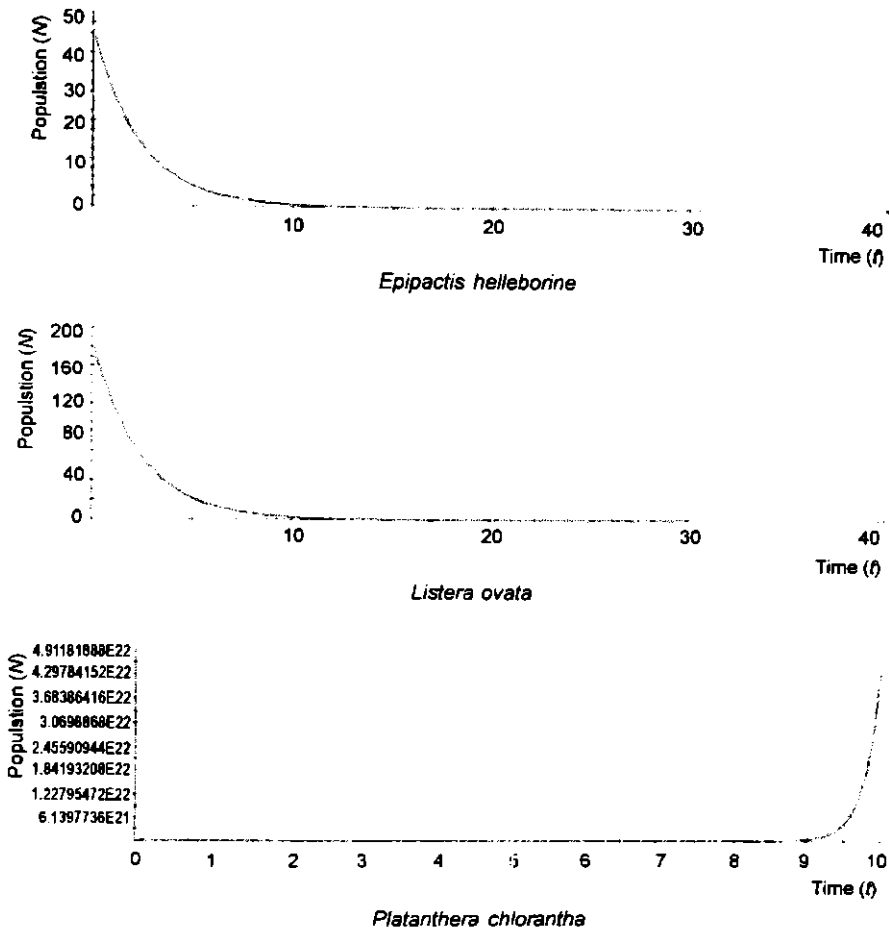


Рис. 11.4. Прогноз численности особей в популяциях трех видов семейства Orchidaceae в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» с глубиной в 30 лет на основе модели PVA

В целом, с учетом результатов использования для оценки устойчивости популяций трех редких видов растений в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский» последовательно методики MVP, анализа структуры популяций и методики PVA можно утверждать, что локальные популяции *E. helleborine* и *L. ovata* находятся в состоянии повышенного риска, локальная популяций *P. chlorantha* более устойчива.

На основании полученных оценок состояния популяции изучаемого редкого вида растения и вероятных трендов динамики этой популяции возможно достаточно точное отнесение популяции редкого вида растения к одной из описанных ниже категорий популяций редких видов растений (Клименко, 2011).

**Категория 1. Прогрессивно развивающиеся популяции.** Для видов редких растений, представленных прогрессивно развивающимися популяциями, характерно сочетание следующих признаков:

- а) сохранение типичной жизненной формы особей;
- б) высокий уровень ростовых и формообразовательных процессов;
- в) полночленная онтогенетическая структура популяций с преобладанием генеративных особей;
- г) процветающие по виталитетной структуре популяции со значением индекса  $Q = 0,35-0,5$ ;
- д) популяционные поля крупные с количеством особей порядка сотен и тысяч штук, по годам выражена тенденция к увеличению размеров популяционных полей и численности особей в популяциях;
- е) слияние частей метапопуляции в одну общую популяцию, увеличение числа отдельных локалитетов.

**Категория 2. Оптимально стационарное состояние популяций.** Сходно по ряду признаков с популяциями категории 1, но отличается:

- а) частой неполночленностью онтогенетических спектров;
- б) флюктуацией размера популяционных полей и численности особей по годам вокруг средней величины;
- в) равновесными по виталитетной структуре популяциями;
- г) совпадением экологического оптимума вида с экологическими особенностями местообитания («профессия» вида соответствует его «адресу»).

**Категория 3. Минимально жизнеспособные популяции.** В общем виде под *минимальной жизнеспособной популяцией* (МЖП) понимается наименьшее количество особей, необходимое для выживания вида (Залепухин, 2003). МЖП для данного вида в данном местообитании — это наименьшая изолированная популяция, имеющая 99% шансов сохраниться в течение 1000 лет, несмотря на прогнозируемое воздействие демографических, природных и случайных катастроф (Shaffer, 1981). В отличие от популяций категории 2 популяции этой категории находятся в состоянии выраженного риска деградации и отмира-

ния. Главная их особенность – это расхождение экологического оптимума видовой популяции с экологическими характеристиками местообитания. В этой связи онтогенетические спектры популяций фрагментированные, в них преобладают то догенеративные, то постгенеративные особи. По виталитетной структуре популяции являются переходными от равновесных к депрессивным.

**Категория 4. Популяции в критическом состоянии.** По мнению Л. Б. Заугольной и соавторов (1992), для таких популяций характерно «однонаправленное и необратимое в существующих условиях ее изменение, препятствующее осуществлению характерных для системы циклов жизнедеятельности (самоподдержания)». Дополняя его, уточним, что с демографических позиций это состояние, при котором невозможен нормальный оборот поколений. Это достаточно общее определение, и поэтому авторы сопроводили его перечнем показателей, отвечающих такому состоянию. Отличительными признаками популяций категории 4 являются следующие:

- а) жизненная форма может быть нетипичной для данного вида растения;
- б) популяционные поля небольшого размера с численностью популяции более ста особей;
- в) онтогенетический спектр, фрагментированный с преобладанием постгенеративных растений;
- г) репродуктивный процесс угнетен, плодозавязываемость низкая;
- д) виталитетные спектры типа депрессивных;
- е) всходы и ювенильные особи либо полностью отсутствуют, либо встречаются только в отдельные годы.

Деление популяций на четыре рассмотренные выше категории позволяет конкретизировать и оптимизировать систему мероприятий по охране редких видов растений, переориентировав ее с охраны видов на охрану популяций как реальных форм существования видов у редких растений (Злобин, 1992).

Приведенный материал об использовании трех основных методологий анализа динамики фитопопуляций с оценкой их перспектив, или прогрессивного развития, или вымирания показывает, что наиболее точную информацию и наиболее точный прогноз может дать только комплексный подход, использующий данные об онтогенетической структуре популяции, ее виталитете и динамике численности, предусмотренные методикой PVA. Даже в этом случае получаемые оценки – это не окончательный вердикт, а определенная вероятность

развития фитопопуляционной системы. Но даже вероятностные оценки полезны и дают возможность для прогрессивно нарастающих свои позиции видов растений разрабатывать и апробировать методы контроля и подавления, а для вымирающих видов – оценивать эффективность методов их охраны.

Стабильность фитопопуляции в первую очередь определяется комплексом ее автономных параметров: размером (численность, плотность, величина популяционного поля), уровнем репродукции, онтогенетической и виталитетной структурой. Наиболее надежными для оценки уровня стабильности популяции и тенденции ее развития в этой связи оказываются подходы и методы, анализирующие популяцию как сложную биосистему. При этом такую биосистему, динамика которой зависит от общей динамики и сукцессионного статуса фитоценоза ее обитания. Это малоизученная, но очень важная с точки зрения фитосоциологии проблема. Так, О.В. Решетюк (2012) на примере популяции *Cypripedium calceolus* показывает, что статус популяций этого растения обусловлен динамикой популяций эдификаторов лесных экосистем, в которых она произрастает (рис. 11.5).

Установлено, что при сомкнутости древостоя более 60% популяций *C. calceolus* деградируют и переходят в состояние временного анабиоза. Автор называет схему этого динамического процесса «идеализированной», так как его ход зависит также от режима рубок древостоя, рекреации, выпаса в лесу животных и других антропогенных факторов.

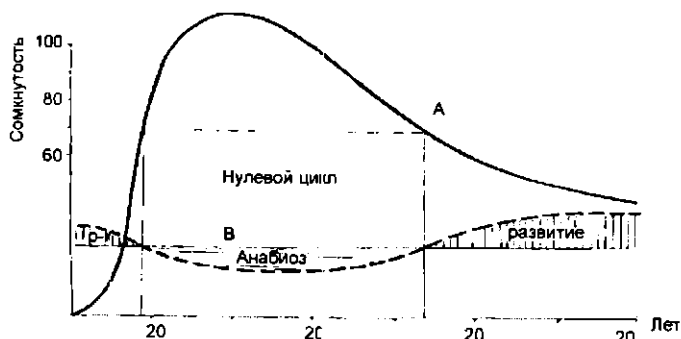


Рис. 11.5. Статус популяции *Cypripedium calceolus* в зависимости от процесса развития лесного насаждения: А – развитие древесного полога; В – развитие популяции *C. calceolus* (по О.В. Решетюк, 2012)

В целом, анализ текущей литературы о состоянии отдельных популяций редких растений (а таких публикаций за последнее 10–15 лет вышло очень много) показывает, что указанные популяции находятся в очень разном состоянии, и это состояние определяется как биолого-экологическими особенностями вида, так и средой их обитания. Но, судя по данным исследований, состояние обследованных популяций редких видов растений на 80–90% отвечает категориям 3 и 4, и, таким образом, охрана редких видов растений была и остается в фитосозологии задачей номер один.

### **Популяционный мониторинг**

---

*Мониторингом* называется система специальных наблюдений за состоянием того или иного объекта. Термин «мониторинг» в экологии появился перед проведением Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде в 1972 году в противовес (или в дополнение) к термину «контроль», который, кроме наблюдения и получения информации, содержит и элементы активных действий, т. е. управления. Существует классификация систем мониторинга по объектам, факторам, источникам и масштабам воздействия (Пашкевич, 2002). По объектам наблюдения различают атмосферный, воздушный, водный, почвенный, климатический мониторинг, мониторинг растительности, животного мира, здоровья населения и т.д. В зависимости от масштабов мониторинг подразделяют на глобальный и региональный.

Любой мониторинг проводится по схеме: наблюдение – оценка – прогноз. Собственно мониторинг как система наблюдений является механизмом для оценки состояния природной среды и живых организмов и прогнозирования их состояния.

Одним из видов мониторинга является экологический и биологический мониторинг. В 1990 г. Европейская экономическая комиссия по согласованию с ООН приняла программу интегрированного экологического мониторинга окружающей среды по следующим группам показателей: общая метеорология, химизм воздуха, химизм почвенных и подземных вод, химизм поверхностных вод, почва, биологические показатели. Цель экологического мониторинга – комплексная оценка состояния биосферы и происходящих в ней изменений, включая природную среду, природные ресурсы, флору и фауну. Экологический мониторинг в его основной части включает широкий набор методов. В первую очередь это физические и химические методы, которые дают качественные и количественные характеристики факто-

ров среды обитания, но позволяют лишь косвенно судить об их биологическом действии.

В отличие от этого биологический мониторинг ориентирован непосредственно на наблюдения за живыми организмами. Он позволяет на основе данных об их состоянии получить информацию о биологических последствиях изменения среды, но относительно экологических факторов, которые вызывают эти изменения, заключения можно делать только предположительно. Таким образом, экологический и биологический мониторинг дополняют друг друга.

Биологический мониторинг выступает как часть экологического и ориентирован на контроль динамических процессов во флоре и фауне. Биомониторинг может осуществляться на всех уровнях организации живого: биологических макромолекул, клеток, тканей и органов, организмов, популяций, сообществ, экосистем и биосферы в целом. В соответствии с объектами этот вид мониторинга подразделяется на фитомониторинг и зоомониторинг.

## 12.1. Общие принципы организации фитомониторинга

В настоящее время в разных странах мира реализуется достаточно большое количество разноуровневых и разнонаправленных программ по мониторингу природной среды и биологических объектов. Но отдача от них в части сохраняемости редких видов растений непропорционально мала. Это, безусловно, связано с истоками мониторинговых проектов в их малой адекватности научным и социальным ситуациям. Проанализировав реализуемые в разных странах программы по мониторингу биоразнообразия, Н. Еккоз и коллеги пришли к выводу, «что многие существующие программы мониторинга ущербны в связи с недостаточным вниманием на этапе составления программы мониторинга к вопросам – почему, что и как» (Yoccoz, 2001 : 451). Дж. Николз и Б. Уильямс в этой связи писали: «Мониторинговые данные не собирают с неясной надеждой, что они когда-нибудь окажутся полезными для охраны природы. Напротив, мониторинг должен быть строго ориентирован на получение такой информации, которая необходима для принятия конкретного решения в области охраны природы» (Nichols, 2006 : 668). Для получения объективного результата должны быть разработаны единые программы мониторинга, независимые от ведомственных интересов и пристрастий.



Необходимость комплексной организации мониторинговых работ подчеркивалась и отечественными исследователями. Н. В. Никифоров (2000) считал, что биолого-экологический мониторинг должен включать около 100 параметров. Для лесных фитоценозов набор параметров мониторинга разработали Л. Б. Заугольнова и Л. Г. Ханина (2004).

В организации и проведении мониторинга можно выделить следующие основополагающие принципы (Рубцова, 2008):

1. Рациональный выбор районов и эталонных территорий для мониторинга, определяемый его целями и задачами. При проведении фитомониторинга следует учитывать места расположения редких видов сообществ и места концентрации редких видов растений.
2. Периодичность сбора данных, зависящая от целей мониторинга.
3. Выбор модельных параметров для мониторинга. При фитомониторинге набор параметров не должен ограничиваться констатацией «присутствия-отсутствия» тех или иных видов растений. Он должен включать основные параметры особей и параметры популяций.
4. Создание баз данных результатов мониторинга, доступных для любых пользователей при сохранении авторских прав на информацию.

Система общего мониторинга имеет иерархическую организацию и включает разные аспекты. По мнению И. Спеллерберга (Spellerberg, 2005), его центральными проблемными направлениями являются:

1. Контроль биологического разнообразия, ориентированный прежде всего на редкие виды и их локальные популяции.
2. Анализ экосистем планеты с учетом деградации природных местообитаний и распространения инвазионных видов.
3. Наблюдение за процессом глобального потепления с регистрацией количества углекислого газа, метана и оксидов азота в атмосфере.
4. Контроль состояния озонового экрана планеты с учетом выбрасываемых в атмосферу веществ, воздействующих на озоновый экран.
5. Наблюдения за состоянием почвенного покрова, деградация которого в основном вызывается интенсификацией сельского хозяйства.

Для повышения эффективности мониторинга, его унификации и результативности на международном уровне началась разработка Глобальной системы наземных наблюдений (GTOS), которая предполагает проведение мониторинга и сбора данных на пяти уровнях с возможностью обмена данными через Интернет. В рамках экологической программы ООН поставлена задача объединения национа-

льных систем мониторинга в единую межгосударственную сеть – Глобальную систему мониторинга окружающей среды (ГСМОС). Это высший глобальный уровень организации системы экологического мониторинга. Ее назначение – осуществление мониторинга за изменениями в окружающей среде на Земле и ее ресурсами в глобальном масштабе.

Далеко не все программы мониторинга разумны. Нередко они фрагментарны, некомплексны и не содержат нужной информации. Как один из пока редких положительных примеров можно отметить региональную программу мониторинга для Луганской области, разработанную И. Загороднюк и коллегами (2011). Структура этой программы является оптимальной и полной. Она включает следующие основные разделы: цель, задание, нормативно-правовая база, используемые методы, объекты, ключевые территории, способы реализации результатов мониторинга, источники финансирования, научно-кадровое обеспечение, образцы документации и др.

В конце прошлого века и в первое десятилетие текущего остроактуальным стал мониторинг природной среды относительно уровня ее загрязнения разного вида ксенобиотиками. Такой мониторинг осуществляется с помощью двух групп методов – биоиндикации и биотестирования. Методами биоиндикации определяется присутствие в окружающей среде того или иного загрязнителя по наличию или состоянию организмов, наиболее чувствительных к изменению экологической обстановки. Биотестирование предполагает оценку природной среды по состоянию специально подобранных организмов, чувствительных к определенному загрязнителю. Это могут быть бактерии, водоросли, высшие растения (Хакунов, 2009). Показатели, получаемые в результате обследования нарушенных или загрязненных территорий, сравнивают с эталонными для данных видов, полученными на чистых и ненарушенных (заповедных) территориях.

Контроль за состоянием популяций редких видов растений обеспечивается путем проведения мониторинга, который является частью фитомониторинга – системы общих наблюдений над растительными организмами (Рысин, 1983; Лебедева, 2002). Вопрос о необходимости ведения популяционного мониторинга редких видов растений поднимается уже на протяжении не менее 50 лет (Чопик, 1970; Русина, 1988 и др.).

При проведении мониторинга за редкими видами растений составляется его план, индивидуализированный для каждого из видов растений в зависимости от их жизненной формы и стратегии жизни.

Без этого мониторинг окажется неэффективным. Кроме того, в план мониторинга должен быть включен контроль и наблюдения за теми факторами жизни, которые важны для данного вида растения. (Campbell, 2002). Особенности мониторинга редких видов растений проанализированы Г. Ю. Морозовой (2008).

Мониторинг состояния редких видов растений по его временной повторяемости подразделяют на виды: краткосрочный (1–2 года), среднесрочный (3–5 лет) и долгосрочный (10–20 лет). Обычно преобладают данные краткосрочных мониторингов, что связано с особенностями организации научных исследований (Денисова, 1998).

Роль фитомониторинга существенно возросла с конца XX века, когда под влиянием таких глобальных процессов, как гомогенизация растительного покрова, глобальное потепление климата, деградация природной среды стала протекать особенно быстро и интенсивно. И. В. Царик справедливо подчеркивал, что особого внимания и развития требуют «исследования популяционной организации редких, реликтовых, эндемичных и широко распространенных видов растений и животных с целью выявления их эволюционных перспектив в изменчивых условиях природной и антропогенно измененной среды на фоне глобальных изменений климата» (Царик, 2011 : 178). Это один из ключевых моментов фитосозологии.

## 12.2. Особенности популяционного фитомониторинга

Разнообразие биомониторинга, необходимой составной частью общей системы мероприятий по охране редких видов растений является популяционный мониторинг. Популяционный биомониторинг представляет собой систему специальных наблюдений за состоянием популяций животных и растений. Популяционный фитомониторинг – это его часть, ориентированная на популяции растений с целью получения информации о состоянии популяций растений, включая численность особей в них, размер биомассы, возрастной, онтогенетический и виталитетный состав. Особенно информативен популяционный фитомониторинг в отношении редких видов растений.

В России создана Единая государственная система экологического мониторинга, но она пока малоэффективна с точки зрения получения той информации, которая необходима при оценке состояния редких видов растений.

Мониторинг состояния популяций редких видов растений вооб-

ше до конца не налажен, хотя есть позитивные сдвиги в этом отношении. Например, в Украине разработана программа мониторинга для Луганской области на период 2010–2015 гг. (Комплексное, 2010).

Основные принципы и методика мониторинга популяций растений хорошо разработаны (Заугольнова, 1993; Elzinga, 2001; Козерецька, 2010; Щербакова, 2012б). Общей целью такого мониторинга является определение соответствия условий обитания требованиям вида, выявление характера изменчивости численности особей, их состояния и возможностей семенной репродукции в природных условиях. При организации популяционного мониторинга необходима унификация методик. Очень важно, чтобы такие методики составлялись с учетом жизненной формы редкого охраняемого вида растений (Дорошенко, 2012). Для эффективного мониторинга необходим набор параметров оценки состояния особей и популяций редких растений, содержащий качественные и количественные признаки, показывающие уровень отклонения от нормы (Скляр, 2009а). В.В. Кричфалушием и В.И. Комендаром (1990) была разработана программа изучения популяции редкого вида растения, включающая 17 позиций. С небольшими сокращениями она может использоваться и в целях мониторинга.

### Методический блок

#### **Принципы фитопопуляционного мониторинга состояния популяций редких видов растений**

На основании литературных данных и собственных материалов, полученных в ходе трехлетнего мониторинга редких видов растений в Национальном природном парке «Деснянско-Старогутский», для организации фитопопуляционного мониторинга состояния популяций редких видов растений могут быть рекомендованы следующие основные параметры (Клименко, 2011).

##### **1. Для мониторинговой оценки локальной популяции:**

- а) численность особей в популяции и сопряженная с ней популяционная плотность в их динамике;
- б) целостность популяционных полей и наличие метапопуляций с теми или иными расстояниями (физическими и фенотипическими) между фрагментами когда-то единой популяции и оценка этих расстояний в сопоставлении с радиусами репродуктивной активности данного вида растения;
- в) онтогенетический состав популяции, который отражает оборот особей разных поколений в пределах популяционного поля;

- г) виталитетная структура популяции, дающая представление о соотношении в популяции особей разного уровня жизнеспособности;
- д) уровень фенотипического разнообразия особей в пределах популяции с учетом того, что не все формы фенотипической изменчивости являются адаптивными (Pigliucci, 2006).

В зависимости от конкретных задач мониторинга он может быть дополнен регистрацией пространственных характеристик популяционных полей и анализом гендерной структуры популяций (у соответствующих видов растений).

**2. Для мониторинговой оценки состояния особей** в популяциях редких растений выбираются следующие параметры (с учетом необходимости использования при анализе состояния растений неразрушающих методов морфометрии):

- а) жизненная форма и ее возможная трансформация;
- б) основные морфометрические параметры особей (высота, число побегов, число листьев и размер листовой поверхности, др.);
- в) показатели продукционного процесса, роста и возможное измельчание особей;
- г) показатели репродукции: цветение, плодозавязывание, плодоношение и возможное снижение репродуктивной способности с появлением в популяции взрослых особей временно утрачивающих способность к размножению;
- д) оценка морфологической целостности особей на основе связности корреляционных матриц.

По рекомендации С.В. Баландина (2009) в странах, где охраняемые виды растений подразделяют на категории, при ограниченности ресурсов для ведения мониторинга следует руководствоваться следующими его сроками:

- а) для видов первой категории Красной книги проводится ежегодное обследование их популяций;
- б) для видов второй категории обследуется 33% локальных популяций с полным обследованием всех популяций один раз в три года;
- в) для видов третьей категории ежегодно обследуется 10% локальных популяций, а полное обследование всех популяций таких видов проводится только один раз в 10 лет.

Рекомендуемая программа была апробирована А.А. Клименко. На основании трехлетнего мониторинга популяций семи видов редких растений в НПП «Деснянско-Старогутский» при использовании компьютерной программы POPULUS удалось составить прогноз их вероятного состояния на ближайшие 30 лет. Из 13 оцениваемых популяций у 8 на этот период прогноз показал возрастание численности особей, а у 5 – снижение с возможным полным исчезновением этих популяций.

Проблемным остается вопрос систематического применения программ мониторинга популяций редких видов растений. Как показывает анализ литературных данных, в лучшем случае мониторингом охватывают периоды в 5–7 лет, результаты мониторинга не публикуются в полном объеме, они малодоступны для других исследователей, кроме авторов. Единых научных центров, системно работающих в области мониторинга популяций редких растений, практически нет ни в одной стране мира. Отсутствие в публикациях о редких видах растений данных с результатами достаточно продолжительного мониторинга состояния их популяций отмечалось неоднократно (Денисова, 1998, Скляр, 2009б).

Несмотря на имеющуюся неполноту и разрозненность данных о редких видах растений, накопленный фактический материал в настоящее время позволяет сформулировать некоторые общие положения о механизмах утраты биологического разнообразия и вымирания редких видов растений, которые необходимо учитывать при составлении программ фитомониторинга популяций.

Во-первых, это общая гомогенизация растительного покрова планеты со снижением синтаксономического биоразнообразия, поскольку биоразнообразие – это «основа устойчивости и стабильности биосистем, экосистем, биосферы» (Голубець, 2009).

Во-вторых, утрата местообитаний, оптимальных для редких видов растений (Хански, 2010). Наиболее уязвимыми оказываются те редкие виды растений, для которых характерна строгая фитоценотическая приуроченность к определенным редким синтаксонам, сочетающаяся с низкой адаптируемостью (Денгубенко, 1996). В таких случаях более эффективной оказывается не охрана популяций вида как таковых, а охрана местообитаний, пригодных для этого вида растения.

В-третьих, нарушение экосистемных связей редких видов растений. Так, для энтомофильных растений, а их среди редких видов растений абсолютное большинство (Kunin, 1997), важным фактором устойчивости популяций является достаточно высокая численность насекомых-опылителей. В условиях антропогенной биосферы это обстоятельство все чаще выступает как критическое для многих видов редких растений. Правда, замечено, что у редких растений появилась тенденция к переходу на самоопыление (Brigham, 2003), но скорость микроэволюционных процессов явно ниже, чем скорость снижения численности насекомых-опылителей и уменьшение размера популяций редких видов растений. Кроме того, инвазионные виды и сорняки в природных экосистемах, напротив, в основном являются

самоопылителями (Sakai, 2001) и поэтому исходно являются более сильными конкурентами, активно вытесняющими редкие виды из многих местообитаний.

В-четвертых, глобальные изменения погодно-климатических условий и связанные с ними перестройки в биосфере планеты (Браун, 2010).

Чувствительность популяций редких видов растений к рассмотренным факторам резко повышена в связи с небольшими размерами их популяций. Такие популяции, как подчеркивал Р.Б. Примак (2002), в наибольшей степени подвержены рискам из-за потери генетического разнообразия. Кроме того, при случайных нарушениях соотношения между репродукцией и выживаемостью проростков и молодых растений или из-за таких же случайных катастрофических потерь численности в годы с неблагоприятной погодой, воздействия фитофагов и т.п. минимально жизнеспособная популяция переходит в критическое состояние.

Важный источник рисков для редких видов растений – это смена лесообразующих пород в ходе сукцессий в лесах, на лугах – их антропогенная трансформация в результате выпаса животных и сенокосений и нарушения гидрологического режима (Бецыв, 2010 и др.). Так, при изучении 132 редких лесных видов Европы было установлено, что они отличаются повышенной теневыносливостью и выраженной мезофитностью (Непту, 1999), что при изменении состояния лесов в Европе в последнее столетие создает для них повышенные угрозы. Этот пример подчеркивает, что для действенной охраны популяций редких видов растений необходима самая детальная информация о биологии и экологии этих видов и информация о местообитаниях, в которых они существуют.

Таким образом, мониторинг состояния популяций не может ограничиваться только редкими видами растений и сводится к популяционному фитомониторингу. Объектами мониторинга одновременно должны быть популяции эдификаторов экосистем, сохранения которых необходимо для функционирования растительного покрова региона или конкретного фитоценоза, с которым связаны редкие виды растений (Малиновский, 1998), а сам популяционный мониторинг должен сочетаться с полным экологическим мониторингом.

## Организационные аспекты охраны редких видов растений

---

Охрана редких видов растений не являлась бы эффективной при ее обеспечении только кадрами ботаников и фитосозологов. Необходимо участие в этой работе общества в целом и правовая законодательная база. Примером ответственного подхода к сохранению природной среды может служить правовая база, разрабатываемая в 1991–2012 годах в Украине. Конституцией Украины предусмотрено сохранение экологического равновесия на территории страны (ст. 16), обеспечивается свободный доступ к информации о состоянии природной среды (ст. 50), правовая и экономическая ответственность за загрязнение среды (ст. 66).

В международном экологическом праве ведущее место занимает принцип предупреждения, согласно которому основной целью гражданских действий является предупреждение нарушений природной среды, а не устранение последствий таких нарушений.

Некоторые специалисты связывают сохранность биосферы, биоразнообразия и редких видов с двумя направлениями. Первое – сохранение исходных параметров атмосферы, почвы, воды, которое обеспечивается системой мониторинга и является главным содержанием инвайронментальной экологии. Второе – сохранение биоты, которая поддерживает все жизненно важные свойства биосферы (Крисаченко, 1998). Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (2012) подчеркивают, что сохранение редких видов растений возможно только в условиях высокого видового богатства растительных сообществ. Фактически между этими двумя подходами нет противоречия. Природная среда и биота являются частью общего биосферного комплекса земного шара и могут быть сохранены только как единое целое. Само учение о биосфере В.И. Вернадского (1960), как и гипотеза Геи Дж. Лавлока (Lovelock,



1988), в равной степени стремились подчеркнуть единство всех факторов существования жизни на планете.

Ю.Р. Шеляг-Сосонко и соавторы (1991) справедливо отмечали, что в самой теории охраны природных объектов пока господствует монофункциональная парадигма. Она предполагает пассивную охрану генфонда живых существ в форме охраны видов на выделяемых для этой цели территориях. Вне охраны в основном остаются вызванные антропогенезом и находящиеся на грани исчезновения биомы, экосистемы, эволюционные тренды. На очереди стоит разработка полифункциональной парадигмы охраны природы, которая будет включать, во-первых, активные и пассивные методы охраны живой материи, а во-вторых, предусматривать охрану на всех уровнях организации биосистем. Их успех во многом будет определяться эколого-биологической образованностью всех слоев общества и полным пониманием объективных законов, которые обеспечивают устойчивость биосферы и природной среды.

### **13.1. Истоки снижения биоразнообразия и увеличения количества редких видов растений**

**Природная среда.** В современной экологии под *природной средой обитания живых организмов* понимается вся совокупность конкретных абиотических и биотических факторов и условий, в которой протекает жизнедеятельность особей, популяций и видов растений, животных и человека.

Важным свойством природной среды обитания является ее устойчивость, стабильность всех режимов и состояний природных факторов. Обитание в нестабильной среде требует от человека (и в равной степени от растений и животных) дополнительных материально-энергетических затрат и затрудняет адаптационный процесс. Резкие отклонения природной среды от обычного ее состояния, как правило, рассматриваются как стихийные бедствия и катастрофы. Такие отклонения очень разнообразны по форме. К ним относятся извержения вулканов, наводнения, ураганы, снежные лавины, пожары и т.п.

Положение человека в материальном мире определяется его биосоциальной природой и поэтому противоречиво. Как биологическое существо человек нуждается в определенном качестве природной среды и неразрывно с ней связан. Но как социальное существо человек

старается изолировать себя от неблагоприятных факторов природной среды и создать собственную антропогенную среду обитания. При этом необходимое для устойчивого развития цивилизации равновесие в триаде «человек – природа – экономика» смещается в пользу экономики для богатых, что является исходным фактором деградации природной среды (Коржнев, 2001).

В практике природоохранной деятельности понятие о среде обитания подчас сильно сужается. Комплексный характер среды обитания подменяется учетом более-менее скудного набора абиогенных факторов жизни. Обычно качество среды обитания сводят к таким физико-химическим параметрам, как количество тяжелых металлов, наличие и количество некоторых ксенобиотиков, температура, количество кислорода и углекислого газа в атмосфере, уровень радиационного загрязнения и некоторые другие. Эти факторы – лишь небольшая часть того, что составляет естественную среду обитания и растений, и животных, и самого человека. Искажение объема понятия «среда обитания», выхолащивание из него экологического содержания очень опасно. Оно создает иллюзию, что природная среда обитания меньше затронута нарушающими ее и вредными для человека последствиями, чем это есть на самом деле. Достаточно объективную и неискаженную информацию о качестве природной среды могут давать только методы биоиндикации.

В Украине проблема сохранения редких видов растений стоит особенно остро в связи с высокой антропогенной «освоенностью» ее территории и ресурсов. Уровень распаханности земель (55%) здесь самый высокий, имеется большое количество промышленных предприятий, радионуклидами загрязнены 3,1 млн га пашни, 0,8 млн га пастбищ и 1,5 млн га лесов (Андрієвський, 2001).

Конец XX и начало XXI века принесли ряд новых явлений и процессов, с которыми человеческая цивилизация раньше не сталкивалась и влияние которых на биосферу оказалось столь мощным, что вызвало начавшуюся общую деградацию природной среды планеты. На этом фоне стало уменьшаться биоразнообразие живых организмов и начался массовый переход определенной части видов растений в категории редкие, исчезающие и уже исчезнувшие.

Для эффективной охраны редких видов растений и блокирования процесса деградации природной среды необходимо рассмотреть основные механизмы, которые являются первопричиной этих явлений. Ниже будут проанализированы главные из них.

**Демографический взрыв.** Самые первые находки предков современного человека соответствуют возрасту примерно 14 млн лет назад. Как биологический вид человек разумный *Homo sapiens* появился на Земле примерно 2–3 млн лет назад. За время существования человечества плотность его популяции увеличилась, но этот процесс был медленным и постепенным. Перелом произошел только в XX столетии, когда темп прироста народонаселения скачкообразно вырос. Если раньше для удвоения числа жителей планеты требовалось около 600 лет, то для последнего удвоения было достаточно всего 38 лет. Этот рост численности человечества был настолько резким, что получил название демографического взрыва. В итоге к 2010 году численность населения выросла до 6,8 млрд человек.

Высокая плотность населения на земном шаре, таким образом, оказывается в истории человечества явлением новым. Раньше этот фактор в эволюции биосферы отсутствовал. Высокая численность народонаселения наряду с научно-технической (индустриальной) революцией оказалась главным фактором антропогенного изменения природной среды. Специалисты по-разному оценивают последствия демографического взрыва. Но, безусловно, отношения в системе «человечество – природная среда» зависели и будут зависеть от дальнейшего тренда численности народонаселения. Скачкообразный и непрерывный рост численности человечества предопределяет постоянную конфликтность в системе «человечество – природная среда».

Человечество как компонент биосферы, очевидно, не может иметь бесконечно большой численности. Но также очевидно, что стабилизировать народонаселение на оптимальном уровне надо цивилизованными способами.

Экологические методы позволяют на научной основе оценить возможную емкость природной среды земного шара для человечества. Если принять солнечную постоянную равной  $5 \cdot 10^{22}$  ккал в год, потребность одного человека в калориях в среднем – в 2385 ккал в день или 870,5 тысяч ккал в год и коэффициент полезного действия фотосинтеза – 0,1%, то легко подсчитать что емкость земного шара для человечества может составить  $5,5 \cdot 10^{11}$  человек. Это в 100 раз больше, чем современное народонаселение. Конечно, такая емкость нереальна, так как площадь пашни ограничена. С учетом этого ограничения агросфера планеты теоретически может прокормить даже с учетом современных сельскохозяйственных технологий 10–11 млрд человек. Но для существования человечества необходима не только пища, условием нормальной жизни является определенная территория и со-

циально-культурная среда. Поэтому фактическая емкость планеты для человечества много меньше, и современная перенаселенность земного шара может быть признана объективным фактом (Злобин, 2001).

Т.А. Демина (1998) достаточно обоснованно считает, что численность населения земного шара должна составлять не более 2 млрд человек. При поверхности суши в 149 млн км<sup>2</sup> и пригодности для проживания только 100 млн км<sup>2</sup> на планете могут жить лишь 5,7 млрд человек. Это значит, что современная численность населения уже является запредельной.

**Вторая индустриальная эволюция.** В XX веке было сделано немало открытий, которые дали человеческой цивилизации большое число новых технологий, позволивших более интенсивно использовать природные ресурсы. Совокупность этих открытий, преобразовавших промышленное и сельскохозяйственное производство в равной степени с культурой, получила название второй индустриальной революции.

Более всего на состояние природной среды на протяжении XX века повлияли глубокие изменения производственных процессов, разработанных и внедренных на основе последних научных открытий. Это атомная энергетика, разработка и создание вооружений нового типа, широкомасштабное производство пластмасс и синтетических волокон. В сельском хозяйстве также произошли глубокие изменения, поднявшие за счет создания интенсивных сортов и применения в высоких дозах удобрений и пестицидов потенциальную урожайность культурных растений в несколько раз и получившие название «зеленой революции».

Переход сельского хозяйства к интенсивным формам получения растениеводческой и животноводческой продукции начался уже в 70-х годах прошлого века. В агроэкосистемы пришли массовая химизация и механизация. На фоне этих изменений к промышленным загрязнениям природной среды прибавились сельскохозяйственные. И если промышленные загрязнения имеют «точечный» характер и свойственны только крупным населенным пунктам, то сельскохозяйственное загрязнение стало охватывать огромные территории сельскохозяйственного пользования.

Деградация природной среды, неизбежная при любой производственной деятельности, в XX веке переросла в экологический кризис. Экологический кризис XX века имеет качественно иную природу по сравнению со всеми прежними кризисами. Это первый кризис, охвативший всю планету и целиком вызванный не природными

процессами, а демографическими и технолого-производственными причинами. Темпы изменения параметров биосферы, порождаемые этим экологическим кризисом, оказались в сотни и тысячи раз более высокими, чем темпы ее естественной эволюции. Началась общая глобальная деградация природной среды обитания. Она оказалась многогранной и неожиданно опасной.

**Потепление климата.** Во второй половине XX века обозначилось новое явление – быстрое изменение климата в результате антропогенной деятельности. Антропогенные изменения климата Земли происходят под влиянием огромного количества факторов. Согласно подсчетам специалистов, потепление климата обусловлено главным образом парниковым эффектом, вызванным на 46% производством энергии путем сжигания ископаемого топлива с выбросами в атмосферу углекислого газа, на 24% – загрязнением атмосферы другими химическими веществами, в частности метаном, на 18% – вырубкой лесов и эрозией почвы, одинаково ведущим к снижению объема биологического связывания углекислого газа, на 9% – интенсификацией сельского хозяйства, связанной с попаданием в атмосферу повышенного количества оксидов азота и на 3% – сжиганием мусора.

Увеличение среднегодовой температуры Земли в последнее десятилетие разными специалистами определяется с разбросом от 2–2,5° до 6°. Считается, что в среднем во второй половине XX века температура поднималась за каждые 10 лет на 0,3°. Эти выводы поддержала в 1990 году Вторая международная конференция, состоявшаяся в Женеве. По данным специалистов ООН к 2100 году температура Земли повысится на 3°. На рис. 13.1 приведена общая динамика температуры на Земле и прогноз до 2100 года по материалам Доклада о мировом развитии (Доклад, 2010).

Процесс глобального потепления вызвал целую лавину последствий. Потепление климата угрожает серьезными изменениями всего живого населения планеты. Под влиянием потепления усилилось таяние льдов Арктики, Антарктики и в высокогорьях. Увеличение стока приводит к повышению уровня Мирового океана. В 1987 году премьер-министр Норвегии Г.Х. Брундтланд (1989) представила доклад «Наше общее будущее», в котором было высказано серьезное опасение о последствиях повышения уровня Мирового океана. В докладе, в частности, говорилось: «Будут затоплены низко расположенные города и сельскохозяйственные районы, и многие страны должны учи-

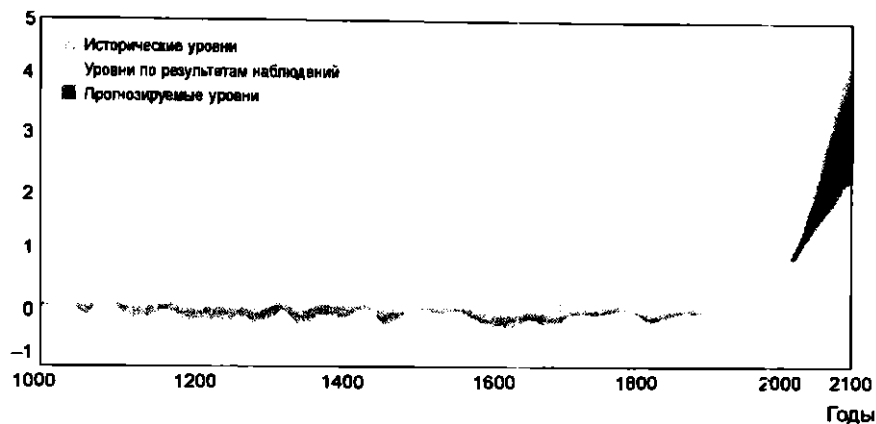


Рис. 13.1. Температура по сравнению с доиндустриальной эрой в °C на земном шаре (Доклад о мировом развитии, 2010)

тывать, что их экономические, социальные и политические структуры могут быть серьезно нарушены».

Уже в первое десятилетие XXI века вследствие появления в атмосфере повышенного количества влаги во многих регионах планеты существенно возросло количество осадков. В условиях потепления климата началось перераспределение осадков. За последние 100 лет в Северном полушарии их количество возросло на 6–8% в год, произошел сдвиг сезона осадков: их максимум с апреля-июня начал отчетливо перемещаться на сентябрь-ноябрь, что неблагоприятно сказывается на сельскохозяйственном производстве. Не безразличны эти процессы и для природных биомов.

Общее глобальное потепление четко проявляется и на региональном уровне. Для иллюстрации локальных проявлений глобального потепления климата на рис. 13.2 приведен график среднегодовой температуры в Сумской области за последние 70 лет, а на рис. 13.3 – среднегодовое количество осадков за тот же период. Тенденция к повышению температуры и количества осадков очевидна.

Американские ученые Р. Питерс и Дж. Мейерс (Peters, 1991) утверждают, что грядущее потепление климата приведет к гибели на территории США 14 тысяч видов сосудистых растений, т.е. 20% современной флоры этой страны. Тем не менее, как показал анализ литературных данных и практики охраны редких видов за последние 22 года, выполненный Н. Геллер и Э. Завалета (Heller, 2009), адаптация

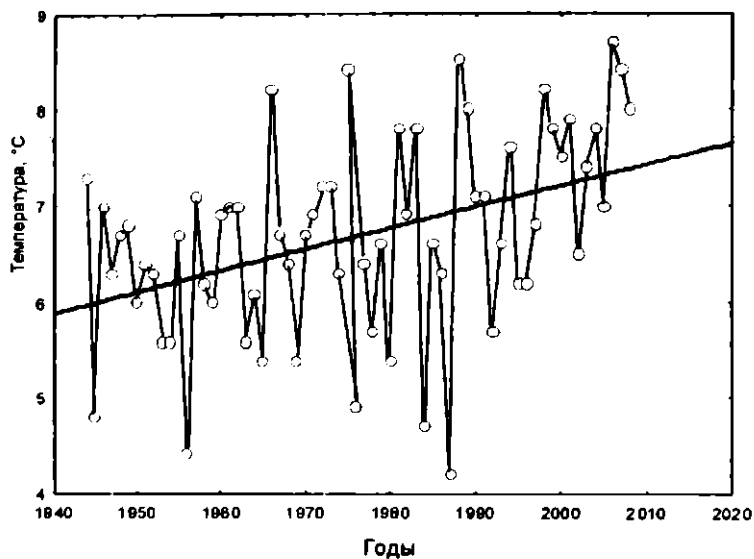


Рис. 13.2. Рост среднегодовой температуры на территории Сумской области за период 1944–2008 годов

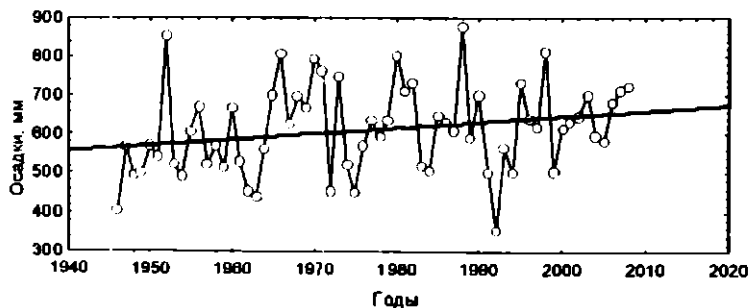


Рис. 13.3. Среднегодовое количество осадков на территории Сумской области за период 1944–2008 годов

концепции сохранения природной среды планеты к новым условиям практически не реализуется.

**Разрушение озонового экрана атмосферы.** Озоновый слой находится в атмосфере на высоте 12–23 км и защищает поверхность планеты от жесткой ультрафиолетовой радиации с длиной волны 320–400 нм. Процесс разрушения озона в стратосфере инициируется разного рода веществами. Как впервые показали ученые США М. Молина и Ш. Ролэнд, это, в первую очередь, хлор- и бромпроизводные, в совокупности называемые фреоном, а также тетрахлорид углерода, метилхлороформ и др. Основное разрушительное действие оказывают фреоны, которые широко применяются в холодильных установках разных типов, в аэрозольных баллончиках и чистящих средствах. Мировое производство фреонов к началу 1990-х годов превысило 1 млн 360 тысяч тонн в год (71% фреона производят США и развитые страны Западной Европы).

Снижение мощности озонового экрана и разрывы в нем ведут к увеличению количества ультрафиолетового излучения, достигающего поверхности Земли. Согласно спутниковым данным за последние 10 лет ультрафиолетовое излучение выросло на 10%, а в Антарктиде, где устойчиво сохраняется «озоновая дыра», – на 40% (Madronich, 1992). Деградация озонового экрана атмосферы может в случае ее дальнейшего развития поставить под угрозу существование всего живого на планете из-за усиливающегося жесткого космического излучения (Роун, 1993; Мизун, 1993).

**Опустынивание.** *Опустынивание* – это истощение аридных и полуаридных экосистем под влиянием деятельности человека и засух. Опустынивание происходит, главным образом, в засушливых зонах. Оно проявляется в сильной деградации природных биомов и утрате плодородия почв. Территории, подвергшиеся опустыниванию, уже не могут самовосстанавливаться. Опустыниванию в мире подвержено уже 4 млрд 616 млн га, и площади опустыненных земель продолжают увеличиваться. Темпы опустынивания на протяжении XX века были очень высокими: ежегодно за его счет территория пустынь мира становится больше на 60 тыс. км<sup>2</sup>. Опустынивание ведет к выпадению из биомов гидрофитных и мезофитных видов растений и в целом угрожает изменению флористического состава на огромных территориях.

**Кислотные осадки.** *Кислотными* называют любые осадки – дождь, снег или туман, рН которых ниже 7,0, т.е. они имеют кислую реакцию.



Кислые осадки формируются, главным образом, за счет сжигания горючего, содержащего серу.

Регистрация кислотности атмосферных осадков ведется достаточно точно по кислотности льда ледников Антарктиды, Гренландии и Альп. Она показывает, что еще 180 лет назад показатель рН дождевой влаги был на уровне 7,0, т.е. нейтральным. Кислотные дожди впервые были зарегистрированы в 1972 году в английском городе Манчестере. Основная причина выпадения кислотных дождей состоит в попадании в атмосферу окислов азота и серы. Подсчитано, что на территории России в 1996 году вместе с осадками выпало 4 млн тонн серы и 1,25 млн тонн нитратного азота (Израэль, 1989).

Кислотные осадки в настоящее время выпадают повсеместно (рис. 13.4). Высокой кислотностью отличаются осадки в Западной Европе, в 1990 году кислотность осадков колебалась от 3,8 до 6,8, что было на 0,2 ниже, чем в 1989 году. Стали типичными кислотные осадки и для Украины. В Черкасской области осадки закислены азотной кислотой, в Сумской – серной. В.В. Скиба, изучавший в 1987–1988

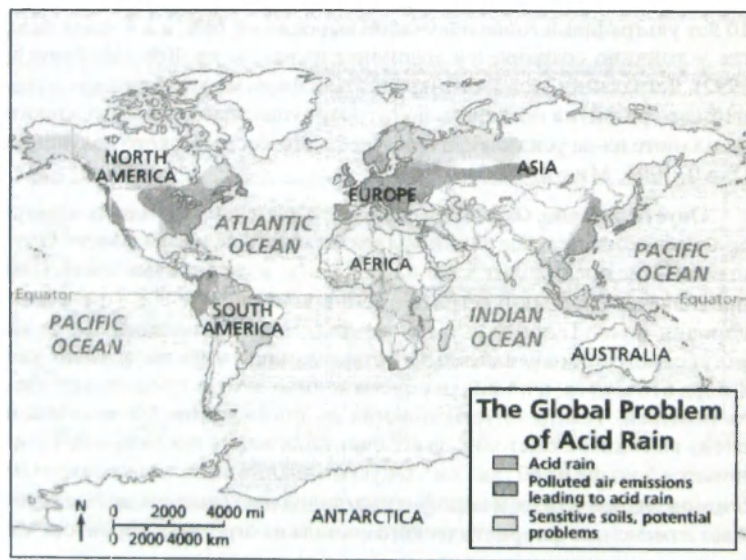


Рис. 13.4. Карта районов земного шара с разной частотой выпадения кислотных дождей (по О. Фролову, 2011)

годах кислотность осадков Закарпатья, установил, что показатель рН талых снеговых вод составлял 5,7–6,6, а в высокогорье даже 4,2–4,6, рН дождевых осадков равнялся 5,7–6,8. Они отличались высоким содержанием нитратов (10–20 мг/л). Частота выпадения кислотных дождей быстро нарастает.

Украина сильно загрязняется вследствие трансграничного переноса вредных веществ из стран Западной Европы. Кислотные дожди поступают на Украину с массами влажного атлантического воздуха. Нет ни одной пограничной с Украиной страны на ее западных границах, со стороны которой перенос загрязняющих веществ был бы меньше, чем их вынос с территории Украины.

Под влиянием кислотных дождей происходит быстрое закисление воды в реках, озерах, прудах и других континентальных водоемах. Вода в таких водоемах из бикарбонатной становится сульфатной, в ней увеличивается количество алюминия и марганца, повышается подвижность ртути, меди, цинка. В водоемах с закисленной водой видовое разнообразие растений снижается. Под влиянием кислотных дождей повышается кислотность почв. Во многих регионах Европы она достигла рН 4,1–4,5. В Украине за последние 30 лет площадь кислых почв увеличилась на 30%. В таких почвах повышается миграция свинца, цинка, никеля и меди. Это наносит ущерб сельскому хозяйству и естественной растительности. Создаются предпосылки для сукцессионных процессов с заменой кальцефильных и нейтрофильных растений на растения, свойственные кислым почвам.

**Загрязнение природной среды отходами промышленного и сельскохозяйственного производства.** Все посторонние вещества, поступающие в окружающую природную среду в результате человеческой деятельности, по предложению Р. Парсона (1969), называют *антропогенными загрязнителями*, а в результате естественных процессов – *природными загрязнителями*. Различают три категории антропогенных загрязнителей: газообразные выбросы, жидкие стоки и твердые отходы. Но понятие антропогенного загрязнения обычно рассматривается более широко. В него включают все виды и формы нарушения структуры и функционирования природных объектов, возникающие под влиянием деятельности человека.

Различают следующие виды антропогенного загрязнения природной среды:

- *химическое* – попадание в окружающую среду различного вида ксенобиотиков;

- *физическое* – утрата территорий, шумовые помехи и электромагнитные излучения;
- *термическое* – сброс в водоемы нагретой воды с промышленных предприятий, и в первую очередь с ТЭЦ;
- *радиоактивное* – увеличение в природной среде радиоактивных веществ;
- *замусоривание* – попадание в окружающую среду различных твердых отходов;
- *биологическое* – появление в природных и антропогенных экосистемах чуждых им организмов. Частным случаем этого вида загрязнения является микробиологическое, связанное с развитием в окружающей среде паразитической микрофлоры.

Широкомасштабное потребление ресурсов и материалов ведет к увеличению количества отходов. В среднем промышленность из потребляемых ресурсов только 1–1,5% включает в конечный полезный продукт. Остальное – это отходы, загрязняющие природную среду. Их общий объем в мире оценивается в 600 млн т в год. Высокоотходными являются и сельское хозяйство, и промышленность.

Загрязнители не только наносят общий ущерб природной среде, но и вредят здоровью человека. Для оценки уровня загрязнения среды используют особую величину – предельно допустимую концентрацию (ПДК). ПДК – это максимальный уровень загрязнения, которое человек выдерживает без ущерба для своего здоровья. Ущерб от загрязняющих веществ возрастает из-за эффекта синергизма, состоящего в том, что ущерб от комплекса загрязнителей превосходит простую сумму эффектов от каждого из них. К сожалению, ПДК для растений – не только дикорастущих, и сельскохозяйственных – не разрабатываются, хотя очевидно, что одной из предпосылок для возникновения эффекта редкости в мире растений является загрязнение экосистем.

В зависимости от распределения загрязнителей загрязнение природной среды подразделяют на атмосферное, почвенное и загрязнение водоемов.

*Атмосферное загрязнение* создают твердые частицы (зола и пыль) и различные газообразные вещества. В загрязнение атмосферы наибольший вклад вносит промышленность. Загрязнение воздуха метаном, аммиаком и пылью создает сельскохозяйственное производство. Сернистый газ  $SO_2$  образуется как побочный продукт при металлургическом производстве и сжигании каменного угля или нефти, содержащих примесь серы. В связи с истощением природных запасов в

мире все чаще прибегают к освоению залежей нефти и газа с высоким содержанием сероводорода.

В образовании оксидов азота большую роль играют тепловые электростанции. На их долю приходится более 50% выбросов этих оксидов. Выбрасывается в атмосферу и метан. За последние 100 лет его количество в атмосфере увеличилось в 100 раз (Nisbert, 2009). В основном причиной этого является интенсификация сельского хозяйства.

Растет количество тропосферного озона ( $O_3$ ) в воздухе. Его образование связано с работой транспортных средств, а также сжиганием нефтепродуктов и природного газа. В отличие от стратосферного, формирующего озоновый экран планеты, тропосферный озон играет негативную роль. Это сильный фотоокислитель.

В целом, за счет промышленных и сельскохозяйственных выбросов газовый состав атмосферы к концу XX века стал качественно меняться. В ней во все большем количестве накапливаются нежелательные вещества. Под угрозой оказался и кислород атмосферы: его количество падает. По подсчетам В.И. Вульфсона (1973), к первому десятилетию XXI века только на сжигание топлива будет уходить 57 млрд тонн кислорода, что составляет 13% его объема, продуцируемого зелеными растениями.

Изменение химического состава воздуха неблагоприятно воздействует на многие биосферные процессы. Загрязнение воздуха токсическими химическими веществами, даже при малой их концентрации, ведет к снижению неспецифической устойчивости организма и способствует развитию многих заболеваний человека, отрицательно сказывается на состоянии животных и растений.

Загрязнение почв в массовых масштабах возникло во второй половине XX века и постепенно ведет к утрате почвой ее основного свойства – плодородия. Для почв наиболее опасно накопление в них тяжелых металлов. По происхождению тяжелые металлы в почве подразделяют на три группы:

- 1) *литогенные* – имеющиеся в составе горных пород;
- 2) *педогенные* – связанные с почвой;
- 3) *антропогенные* – попадающие в почву в результате деятельности человека.

Наибольшую опасность представляют антропогенные тяжелые металлы.

Крайне токсичными для почв (I класс опасности) являются свинец, ртуть, уран, торий, кадмий, теллур, бериллий, хром, никель и

кобальт. Токсичны также германий, олово, вольфрам, молибден, литий, висмут, марганец, медь, мышьяк, селен, алюминий. Большинство этих веществ концентрируется в пищевых цепях. Сильно загрязняют почвы пестициды и остаточное количество минеральных удобрений. Химизация сельского хозяйства столь велика, а применяемые химические вещества настолько опасны для человечества, что отдельные специалисты усматривают в процессах химизации угрозу для существования жизни на Земле (Тюрюканов, 1993).

Материалы обследования почв Украины показывают, что их загрязнение опасно нарастает. В них повысилось содержание нитратов, в промышленных районах к ним добавляются выбросы различных предприятий.

Состояние «здоровья» почв контролируется в настоящее время плохо. Среди огромного количества ксенобиотиков, попадающих в почву, регистрируются лишь несколько десятков. Продукты их превращений, часто более токсичные, чем само исходное вещество, вообще никак не учитываются.

Темпы утраты почвенного плодородия и самой почвы стали такими высокими, что Г.В. Добровольский, Л.О. Карпачевский и другие крупные почвоведы ставят вопрос о подготовке «Красной книги почв», куда должны быть внесены типы почв, которым угрожает полное уничтожение. «Красная книга почв» может стать основой для мониторинга за состоянием почв и для сохранения эталонов природных типов почвы.

Загрязнение акватории Мирового океана и континентальных водоемов осуществляется через три основных источника:

- 1) сточные воды промышленности;
- 2) стоки сельскохозяйственных предприятий;
- 3) стоки населенных пунктов.

Различают первичное и вторичное загрязнение водоемов. Первичное связано с попаданием в акватории отходов хозяйственной деятельности человека. Вторичным является загрязнение, развивающееся в результате биохимических нарушений в жизнедеятельности живых организмов морей и пресных вод и ведущее к утрате природных связей между организмами с разным типом питания.

Наиболее опасно химическое загрязнение водоемов разного рода токсическими веществами. Оно столь велико, что водоемы все больше превращаются в «сточную канаву цивилизации». Химические загрязнители, концентрируясь в цепях питания, не только непосредственно губят живые организмы, но и оказывают крайне неблагопри-

ятное косвенное воздействие: вода теряет прозрачность, в ней падает содержание кислорода.

Общий объем сточных вод в мире, из которых 95% не очищены или очищены недостаточно, составляет 1870 км<sup>3</sup>/год. В Северной Америке он равен 440 км<sup>3</sup>/год, в Европе – 308 км<sup>3</sup>/год, в Китае – 36,8 км<sup>3</sup>/год. Еще в 1988 году в бывшем СССР сброс сточных вод, загрязненных выше нормы, составил 20,5 км<sup>3</sup>, а сброс вообще не очищенных стоков еще 8,1 км<sup>3</sup>.

Максимальную загрязненность имеют прибрежные участки водоемов до глубины 100 м. Особенно опасно загрязнение внутренних морей. В Азовское и Черное моря со стоками поступает огромное количество хлора, натрия, калия и других веществ. Идет смыв с полей остаточного количества пестицидов. Подсчитано, что в Каркинитском заливе Украины потеря рыбных ресурсов, связанная с загрязнением воды, в десятки раз превысила экономический эффект от орошения и использования химических препаратов для защиты растений.

Многие загрязнители удерживаются в воде очень долго, еще дольше происходит их циркуляция по цепям питания. Известно, что производство и использование ДДТ прекращено примерно 35 лет назад, но его продолжают находить в Мировом океане на глубины вплоть до 2500 м. По цепям питания водных организмов циркулируют самые разные токсические вещества. Сильно загрязнено пестицидами Черное море (Наседкин, 2009). Пестициды, попадая в моря и океаны с континентальными стоками, отравляют живые организмы за счет эффекта их концентрации в цепях питания. Если принять содержание пестицидов в морской воде за 1 единицу на килограмм, то в планктоне содержание пестицидов составляет уже 70 единиц/кг, в тканях рыбы – 25 тысяч единиц/кг, а в тканях и жире дельфинов и хищных морских рыб – 800 тысяч единиц/кг.

Негативным действием обладают и биологически полезные вещества, если их количество в воде превышает определенный уровень. В частности, рост концентрации биогенных элементов (особенно фосфора в количестве более 0,07 мг/л) в водоемах ведет к эвтрификации – усиленному развитию растительности водоемов («цветение воды») без сопряженного роста численности гетеротрофов. Из-за дефицита кислорода эвтрификация завершается гнилостными процессами и утратой чистоты воды. Главной причиной «цветения воды» является усиленный сток в водоемы остаточных количеств азотных и фосфорных удобрений, а также остаточного количества применяемых в быту моющих средств (детергенов), содержащих фосфор.

Эвтрификация озер ускоряет их переход в болота. Этот процесс распространен во всем мире.

Особым видом загрязнения акваторий является замусоривание их твердыми отходами, которые обычно называют «обломками». Это различные предметы (или их остатки) из пластика, стекла, картона, дерева и других материалов. Особенно опасны пластиковые обломки, так как они не разлагаются очень долго. Размер замусоривания Мирового океана растет катастрофическими темпами. Много пластиковых отходов попадает в моря и океаны с судов разного типа. Замусоривание наносит большой ущерб водной флоре и фауне.

Мировое производство пестицидов составляет 200 тыс. т/год, и вследствие высокой стойкости этих веществ немалая часть остаточного количества пестицидов сносится с полей в континентальные воды, а оттуда они попадают в моря и океаны. Для Украины важно состояние Черного и Азовского морей, которые являются почти полностью «закрытыми» водоемами и поэтому особенно чувствительны к загрязнению. Азовское море – самое мелководное и рыбное в мире. С каждого гектара этого моря можно собрать рыбной продукции в 25 раз больше, чем в Черном море. Тем не менее в Азовское море сбрасывается ежегодно 1,1 млрд м<sup>3</sup> неочищенных стоков. В 1990 году в Черное море поступило 5 млрд м<sup>3</sup> сточных вод. В эти почти закрытые моря в больших количествах попадают бытовые и промышленные сточные воды, много нефтепродуктов и остаточные количества удобрений и пестицидов. За последние десятилетия поступление в Черное море с территории Украины, России, Грузии и Турции солей тяжелых металлов, пестицидов, остаточного количества удобрений, моющих веществ столь велики, что отчетливо регистрируется обеднение ихтиофауны, падение уловов, а выловленная рыба все чаще становится непригодной для употребления в пищу.

По данным В.Н. Белоконь и Я.И. Басс (1993), Е.П. Нахшиной (1993), в реке Дунай, в ряде водохранилищ Днестра донные отложения содержат значительные концентрации тяжелых металлов. Река Днестр и ее притоки располагаются в районах интенсивного сельскохозяйственного пользования земель. В них попадает столь значительные объемы остаточного количества удобрений и пестицидов, что самоочищение сильно нарушилось и природные трофические цепи оказались разбалансированными. Днестр оказался самой грязной рекой Украины. Загрязнение водоемов всех типов стало таким сильным, что у многих из них возможности к самоочищению оказались исчерпанными, начался процесс необратимой деградации. 1998 год был объяв-

лен ООН Годом океанов. Конвенций о защите океанов, морей и пресных вод принято много, но эффект от них пока слабый. Хотя в целом Мировой океан еще экологически здоров, этого нельзя сказать о внутренних морях и прибрежных зонах. Загрязнение пресных вод еще более опасно: на Земле их менее 2% от общего запаса воды, а с вычетом воды ледников – только 0,3%. Вода планеты находится в опасности. Нужны самые радикальные меры по охране вод.

Проведенный анализ только основных каналов, по которым происходит антропогенная трансформация биосферы, показывает, что условия произрастания для многих видов растений существенно изменяются. Адаптационные возможности растительных организмов не безграничны, и поэтому кандидатами на переход в категорию редких и вымирающих в первую очередь оказываются стенобионтные виды растений. Главным способом сохранения редких видов становятся не просто «охрана» их локальных популяций, а перевод всех форм хозяйственной деятельности человека на экологически безопасные технологии.

## 13.2. Деграция биоты

Существует три основных механизма деграции живого вещества биосферы:

1. *Чрезмерное добывание*, которое наблюдается в случае, если из популяций растений или животных изымается больше организмов, чем может образоваться при размножении. Таким образом идет вымирание сырьевых полезных растений и животных, используемых человеком как пища, корм или сырье.
2. *Разрушение местообитаний* – как прямое при расширении населенных пунктов или развитии транспортной системы, так и происходящее под влиянием загрязнения среды посторонними, и в том числе токсическими веществами.
3. *Биологическое загрязнение* путем сознательного или случайного вселения новых видов, которые беспрепятственно размножаются в условиях отсутствия у них естественных врагов и вытесняют местные виды живых организмов.

В настоящее время все эти механизмы действуют в едином комплексе, и поэтому деграция живой материи в биосфере стала происходить небывало быстрыми темпами. Трансформация и деграция



биоты земного шара в конце XX века оформилась как глобальное явление. Она наиболее характерна для тех регионов планеты, где:

- а) сократилась площадь природных угодий и произошло их территориальное расчленение на отдельные островки – инсуляризация;
- б) природные угодья превращены в полукультурные;
- в) природные и полукультурные угодья имеют высокую эксплуатационную нагрузку;
- г) в природную среду поступает большое количество промышленных и сельскохозяйственных отходов.

Обозначились два главных последствия деградации биоты – прогрессирующее снижение биологического разнообразия и сокращение планетарной биопродукции (Эннос, 1997; Миркин, 2004).

Помимо «традиционных» факторов негативного влияния на редкие виды растений в последние десятилетия в Украине и России в отдельных регионах на первый план выдвигаются такие формы негативного воздействия, как туризм, рекреация в их неорганизованных формах, а также «охота» за редкими видами растений в коммерческих целях (Кобів, 2012).

В биосфере происходит падение плотности биомассы (Реймерс, 1994). За время развития человеческой цивилизации, по данным С.П. Горшкова (1985), уничтожено более 40% общей биомассы планеты и 18% гумуса почв. Объем годового изъятия биопродукции из биосферы достиг 7%, а живая материя функционирует на оптимальном уровне в случае, если из продукции биосферы изымается не более 1%. Экосистемы и биосфера в целом все больше утрачивают способность к саморегуляции и самоподдержанию. В конечном итоге это придает круговороту веществ на земном шаре качественно новый и непредсказуемый характер. Сама стационарность биосферы оказалась под угрозой.

Деградации биомов в значительной степени способствует биологическое загрязнение. Оно возникает либо из-за самопроизвольной экспансии в свободные экологические ниши посторонних для данного сообщества видов, либо в результате преднамеренной или случайной интродукции видов человеком. Примерами биологического загрязнения экосистем Украины является расселение колорадского жука и амброзии полынолистной. Общеизвестны тяжелые последствия завоза в 1859 году в Австралию всего 24 особей кроликов, которых к 1950 году стало несколько миллионов и которые явились своего рода экологической катастрофой для этого континента. Только заражение

кроликов вирусом миксоматоза, который распространяют мухи и комары, позволило снизить их численность на 99,8%.

В целом, для всех типов биомов характерным стало явление, определяемое общим термином «переэксплуатация». На лугах это перевыпас сельскохозяйственных животных и бессистемные скашивания, в лесах – концентрированные вырубki, на болотах – добыча торфа.

Ежегодно на планете вырубается 150 тыс. км<sup>2</sup> лесов. Только с 1850 по 1990 год 1 млрд га лесов заменены сельскохозяйственными угодьями, а за последние 20 лет лесистость планеты снизилась с 29 до 27%. Серьезное беспокойство вызывает процесс уничтожения тропических лесов, которые дают 22% всей биопродукции Земли и являются основным поставщиком кислорода в атмосферу. Ежегодно их вырубается примерно 11,3 млн га. При таких темпах этот биом может исчезнуть уже через полвека. Под влиянием кислотных дождей и других атмосферных загрязнений деградируют леса на всех континентах. Сохраняющиеся растения приобретают специфические структурные черты: у них изменена толщина листьев, снижены показатели фотосинтеза и дыхания.

В лесах к упрощению структуры и утрате многих видов растений ведет выпас сельскохозяйственных животных. При его высокой интенсивности начинает не хватать корма для диких животных, и весь биоценоз леса трансформируется. В США в некоторых штатах леса так очищают от сухостоя, что дятлы лишились корма и мест гнездования. Из-за систематического сбора валежника и даже листового опада оскудела жизнь во многих лесных массивах Украины.

Одним из механизмов деградации биоты в XX веке могут быть тепловые нейтроны, являющиеся результатом разного рода вторичных излучений. Согласно Р. Фишеру, за последние 100 лет их количество резко возросло. Тепловые нейтроны имеют период полураспада 11,7 млн лет; взаимодействуя с азотом в воздухе, почве и самих живых организмах, они ведут к освобождению протонов. Смещение электронно-протонного равновесия вызывает хромосомные повреждения, отмирание клеток и тканей, закисление почвы и другие нарушения.

В целом, живое население планеты становится все менее и менее разнообразным. Антропогенные экосистемы легко узнать. Они бедны видами растений и животных, доминирование в них переходит к одному, двум или трем видам организмов, круговорот веществ и поток энергии становятся узко канализированными. Такие экосистемы неустойчивы и легко уязвимы.

В своей знаменитой книге «Безмолвная весна» Р. Карсон писала: «Те, кто превыше всего ценит прибыли и технический прогресс, бессознательно полагают, что выход человека на сцену истории отменяет проблему равновесия в природе. С тем же успехом они могли бы полагать, что заодно отменяется и закон всемирного тяготения! Равновесие в природе покоится на внутренних связях живого мира и его связей с окружающей средой. Это не означает, что человек не должен пытаться склонить чашу весов в свою пользу, но при любой попытке он обязан понимать, что делает, и предвидеть последствия своих шагов» (Карсон, 1962 : 48).

### 13.3. Основные подходы к охране редких видов растений

**Создание сети охраняемых природных территорий.** В современной фитосоциологической практике основная стратегия охраны редких видов сводится к охране их местообитаний (Holmgren, 1979; Nelleman, 2010). Действительно, национальные природные парки, заповедники и заказники часто создают по принципу наличия редких сообществ и особенно редких видов, что является в настоящее время наиболее надежным способом сохранения редких растений (Заверуха, 1983).

Но само по себе создание сети охраняемых природных объектов не решает проблемы сохранения редких видов растений. Часто организационно и социально это наиболее сложная проблема. Тем более что антропогенные нарушения сообществ нередко имеют необратимый или труднообратимый характер (Родин, 1978).

Нарушение режима заповедности и охраны является пока нормой, а не редким случаем. В ботанических заказниках часто выпасаются животные, ведется сенокосение. Красиво цветущие редкие виды растений уничтожаются для сбора букетов (Білокопитова, 2001). Торговля рано и красиво цветущими редкими видами растений активно ведется в больших масштабах особыми фирмами, основными районами деятельности которых являются Кавказ и Крым, где подчас подснежники и другие красиво цветущие растения просто выкашивают. Острой эта проблема является и для окрестностей крупных городов (Парнікоза, 2008).

Например, в Харьковской области зарегистрировано 255 видов редких растений, но только для 106 из них хотя бы формально выде-

лены охраняемые территории (Горелова, 2001). В равнинных лесах Украины зарегистрировано 102 вида редких растений, но охраняются в составе природно-заповедного фонда только 58 (Мельник, 2001). По данным О.О. Орлова (2009), в Житомирской области в 1999 г. охраной обеспечивалось только 30,2% видов, занесенных в Красную книгу Украины, а в 2009 г. чуть больше половины – 51,3%. В Сумском геоботаническом районе выявлено 43 вида редких растений, из которых 14 входят в Красную книгу Украины, но не все они обеспечены охраной (Карпенко, 2003).

Согласно Д. Хой (Ноу, 2003) для редких видов растений целесообразно проведение следующих мероприятий:

- а) защита существующих популяций;
- б) поиск новых популяций локалитетов;
- в) постоянный мониторинг состояния существующих популяций и их интегрированности в местообитание;
- г) оценка угроз существованию популяций;
- д) детальное изучение биологии вида.

В условиях заповедных территорий для сохранения некоторых видов редких растений в отдельных случаях приходится создавать определенные антропогенные нагрузки на ценозы. В Германии для сохранения редких видов луговых орхидных наиболее действенным средством оказалось проведение сенокосения после отцветания орхидных и уборка ветоши. Это предотвращало зарастание луга кустарниками и приводило к росту численности популяций орхидных. Иногда полезным оказывалось недопущение снижения уровня грунтовых вод (Krautwurst, 1990).

Не решен вопрос о размере территории, оптимальном для сохранения редких видов растений. Из теории островной биогеографии вытекает, что одна большая территория предпочтительнее, чем несколько небольших и изолированных, равновеликих ей по суммарному размеру. Но в ряде случаев анализ конкретных ситуаций приводит к противоположному заключению: для сохранения редких видов оказывается предпочтительнее несколько мелких изолированных территорий, чем одна крупная (Järvinen, 1982). Это особенно верно в случае фрагментированности популяций охраняемого вида.

До настоящего времени в развитии системы природных охраняемых территорий сохраняются три негативные тенденции. Первая состоит в том, что в качестве охраняемых объектов выделяются территории, которые случайно сохранились в более или менее естественном

состоянии в силу главным образом неудобства их интенсивного хозяйственного использования. Вторая проявляется в субъективном подборе таких объектов для утверждения в качестве охраняемых на районном, областном или государственном уровне на основе личной инициативы любителей природы и сотрудников тех или иных природоохранных государственных организаций, а также членов общественных формирований. Третья негативная тенденция состоит в выборе природных объектов для охраны на основе наличия в них определенных редких видов растений или животных. Гораздо реже для охраны выделяются редкие категории растительных сообществ и уже совсем редко – экосистем (Злобин, 2001).

Поэтому в настоящем виде система охраняемых природных объектов и территорий пока не составляет экологически целостной сети. Это подтверждают результаты ее оценки на основе специального индекса инсуляризации, оценивающего число и размеры охраняемых территорий на северо-востоке Украины (Злобин, 2001).

При всех этих трудностях и проблемах создание охраняемых природных территорий и их сети является «единственным кардинальным решением проблемы экологического кризиса и сохранения биосферы» (Шеляг-Сосонко, 1991 : 234).

**Интродукция.** В фитосоциологии термин *интродукция* понимается как сохранение редких видов растений путем выращивания их в ботанических садах или специальных питомниках. Она дает достаточно оптимальные результаты. Так, в ботаническом саду при Воронежском университете прошли испытание более 300 видов редких и исчезающих растений, и из них 200 видов оказались устойчивыми к новым условиям произрастания (Муковнина, 2010). На основании опыта интродукции редких видов разработана особая шкала интродукционной устойчивости редких видов с подразделением их по этому свойству на четыре категории (Трулевич, 1991). По оценкам специалистов, низкой интродукционной устойчивостью обладают примерно 20% испытываемых редких растений разных жизненных форм.

Используются и разнообразные биотехнологические приемы (Сикюра, 2001; Чухно, 2001; Теплицкая, 2001; Иванова, 2006; Новикова, 2008). Такие приемы актуальны и необходимы в условиях резко и масштабно изменяемой природной среды (строительство ГЭС с затоплением больших территорий и др.). В настоящее время ботанические сады выступают как особая категория природных особо охраняемых территорий.

**Реинтродукция.** В тех случаях, когда на определенной территории редкий вид оказался утерянным, его восстановление осуществляется методом реинтродукции с использованием семян или молодых растений, получаемых из сохранившихся местообитаний, или, что более обычно, из ботанических садов, куда они были интродуцированы (Собко, 1992; Собко, 1996; Зибенко, 2006; Скибіцька, 2012). Работа по реинтродукции редких видов растений ведется при многих ботанических садах (Баран, 2001). В качестве источника материала для реинтродукции используют другие локальные популяции данного вида растения или, что чаще, растения ботанических садов или специальных питомников. Известно множество случаев успешной реинтродукции редких видов растений. Например, С.Б. Боголюбская и Н.С. Данилова (2008) в Якутии успешно реинтродуцировали три редких вида.

А.А. Куземко (2012) на примере сохранения редких луговых растений в условиях *ex situ* подчеркивала необходимость комплексного подхода к этому методу. По Ю.Н. Горбунову (2008), реинтродукционные работы должны включать следующие этапы:

- а) предварительные исследования, состоящие в получении подробной биолого-экологической информации о реинтродуцируемом виде;
- б) полевые исследования по изучению структуры и экологии сохранившихся природных популяций;
- в) размножение растения в условиях культуры;
- г) выбор местообитаний для искусственных популяций;
- д) создание искусственной популяции;
- е) мониторинг реинтродукционных популяций.

Каждый из этапов реинтродукционной работы имеет важное значение. Растения, используемые для реинтродукции, должны быть генетически репрезентативны по отношению к данному виду растения. Реинтродукция редких растений должна проводиться по определенным правилам, предусматривающим минимизацию ущерба, наносимого фитоценозу, в который осуществляется реинтродукция ранее существовавшего там вида растения. Нельзя ограничиваться посадкой материала в естественных условиях, не прослеживая дальнейшую судьбу созданной популяции. Реинтродукция в первую очередь проводится в фитоценозах, находящихся в режиме достаточно строгой заповедности (заповедники, заказники, национальные парки). Это повышает шансы реинтродуцируемых видов на выживание.

Полезной при проведении предварительных полевых исследований, имеющих целью выявить оптимальные местообитания для реинтродукторов, а также для мониторинга созданных в результате реинтродукции популяций может быть опубликованная еще в 1986 г. «Методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР» (Денисова, 1986).

При реинтродукции могут быть использованы растения, полученные в культуре *in vitro*. Опыт такого рода неоднократно описывался в литературе (Белокурова, 2012). В Ленинградской области в 1991–1993 гг. была проведена реинтродукция и созданы искусственные популяции *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Epipactis palustris*, *Cypripedium calceolus*. Многолетний мониторинг этих популяций (1991–2006) показал, что они характеризуются стабильностью, увеличением численности, ускоренным прохождением особями начальных этапов онтогенеза и способностью к формированию полноценных семян (Брагина, 2007).

Но при этом следует иметь в виду, что любой биологический вид – это эволюционирующая биосистема, и реинтродукция неизбежно ведет к изменению векторов эволюции таких видов растений (Злобин, 1981).

Сама реинтродукция как способ восстановления популяций редких видов растений и растительных сообществ является сложным мероприятием. Она включает долгосрочные, дорогостоящие и требующие значительных временных затрат работы, которые к тому же далеко не всегда могут оказаться успешными. Поэтому реинтродукцию следует рассматривать в качестве крайней меры, когда все возможные способы сохранения и восстановления популяций *in situ* оказались неэффективными (Горбунов, 2008).

**Искусственные локалитеты.** Для сохранения редких видов растений предлагалось формировать специальные искусственные растительные сообщества (Дударь, 1983) или стационарные эталонные участки с рациональным хозяйственным использованием (Горчаковский, 1988).

Возможны и некоторые другие чисто местные варианты решения проблемы охраны редких видов. В Германии для сохранения редких видов сорняков практикуется организация полей-резерватов и полей – научных музеев (Illig, 1990). В Европе с 1994 года начато создание микрорезерватов редких видов растений. При средней площади около 20 га они удобны для мониторинга и уточнения методов сохранения (Silva, 2007).

Иногда создаются специальные генетические резерваты редких растений. В зависимости от цели таких резерватов: сохранить ли все разнообразие аллелей или сохранить уровень гетерозиготности в популяции – их размеры могут колебаться применительно к древесным породам от 10 деревьев до 910 тысяч деревьев (Ивановская, 2006).

Но не все случаи реинтродукции и создания искусственных локалитетов удачны. Дело в том, что для восстановления любого вида нужно создать популяцию, особи которой должны быть способны к самостоятельному размножению, расселению и адаптации к условиям среды. Другими словами, необходимо не просто высадить растения, а восстановить свойственную виду популяционную структуру. Проблема осложняется тем, что даже у близких редких видов растений стратегии жизни часто оказываются разными (Блинова, 2006), что вынуждает искать для каждого вида свои решения.

**Генные банки.** В определенной степени проблему сохранности редких видов растений могут решать *генные банки* – специально организованные хранилища, где в особых условиях хранятся половые клетки, зародыши и личинки животных, семена, споры и культуры тканей растений. Самым первым генным банком можно считать созданную в 20–40-х гг. XX в. Н.И. Вавиловым коллекцию семян культурных растений. В настоящее время по всему миру насчитывается примерно 1750 генных банков. В них содержится 7,4 миллиона генных экземпляров. Например, в России есть банки семян редких и исчезающих видов растений. Удачно решена эта проблема для ряда орхидных путем сохранения их семян *in vitro* (Стаматиді, 2012).

На международном уровне разрабатывается стратегия сохранения редких видов растений путем формирования банков их семян (Smith, 2003).

Для сохранения и восстановления исчезающих видов используется также метод низкотемпературной консервации клеток. Сейчас в мире существует много генных банков, использующих его.

Трудность такого подхода к сохранению редких видов растений вызвана его стоимостью. Средняя стоимость сохранения и поддержания одного образца *ex situ* коллекциях колеблется в зависимости от условий хранения. Относительно дешевым хранением (около 10–40 долларов в год) считается содержание образца в холодильной камере семенного банка при температурном режиме около –18 °С, в полевом генбанке стоимость поддержания коллекционного образца в живом виде составляет уже от 25 до 260 долларов, а наиболее дорогостоящим методом, который используется ограниченным количеством генных



банков, является сохранение *in vitro* и криоконсервация – от 100 до 700 долларов за образец (Алексанян, 2007).

**Социальные проблемы сохранения редких видов растений.** Научная информация о видах растений, которым угрожает вымирание, сама по себе недостаточна для их сохранения. Необходима их тщательная охрана, организация которой возможна только при ясном понимании обществом необходимости такой охраны. Без этой социальной составляющей организация охраны редких видов растений и местообитаний, с которыми они связаны, не реальны. Огромное значение имеет и законодательная база, дающая возможность вести охрану редких видов растений, используя механизмы юридического права (Парникоза, 2010).

Лидером в формировании принципов экологической политики и ее проведении, безусловно, являются страны Западной Европы. После образования Европейского экономического сообщества в 1987 года получила распространение инициатива Франции по совместной межгосударственной охране природы. Она послужила толчком для создания многих видов межгосударственных структур. В том же 1987 году была создана Европейская исследовательская организация по охране окружающей среды (EERO), которая взяла на себя подготовку экологов через систему специальных курсов со сроком обучения от 3 месяцев до 2 лет. С 1994 года ЕЭС получило название Европейский союз (ЕС). Программы охраны природной среды этой группы государств стали более тесно скоординированными. Заключена и выполняется Конвенция о трансграничном загрязнении воздушной среды. Принята Европейская хартия защиты окружающей среды и здоровья. Сейчас в ней принимает участие уже 15 государств Европы.

ЕЭС и затем ЕС с 1973 года последовательно разработали и реализовали четыре программы по охране окружающей среды. Принята практика подготовки в этой области специальных директив, обязательных для стран ЕС. В настоящее время в области экологии действует более 120 таких директив. В частности, директива ЕС номер 90/313 открывает полный доступ любого гражданина к экологической информации.

Тем не менее, как в странах ЕС, так в Украине и в России социальное обеспечение охраны биоты и ее редких видов остается еще далеким от идеала. Разные аспекты этой проблемы анализировали многие специалисты (Туница, 2002; Медведев, 2001 и др.). Ю. Туница даже предлагал принять «Экологическую конституцию Земли» как единый общеобязательный документ для всех народов и стран. Л. В. Смолова

(2010) обращает внимание на ряд чисто психологических проблем, связанных с сохранением биоразнообразия и охраной редких видов. В частности, это краудинг (локальное перенаселение), который ведет к переэксплуатации природных ресурсов, и приватность как стремление человека ставить личное благополучие выше, чем общественное благо. Экологическое воспитание и образование не всегда может перекрывать эти факторы. Поэтому многие специалисты на современном этапе развития человеческой цивилизации пессимистически оценивают перспективы сохранения биоразнообразия и редких видов растений. Тем не менее такой пессимизм не может быть оправданием для бездействия специалистов в области фитосозологии, а, напротив, должен побуждать к более активным действиям.

В целом, проблема сохранения редких видов растений как часть проблемы сохранения разнообразия в биосфере планеты имеет комплексный характер. Ключевым вопросом для нее является переход от охраны видов растений к охране конкретных фитопопуляций. Эффективность такой охраны определяется наличием научной информации о состоянии и динамике каждой популяции редкого растения в ее локалитете. А.Р. Ишбирдин и М.М. Ишмуратова справедливо подчеркивали, что «Изучение и охрана биоразнообразия растений немислимы без популяционных исследований отдельных видов» (Ишмуратова, 2008 : 38).

### **13.4. Перспективы выработки глобальной стратегии сохранения редких видов растений**

Специалистами неоднократно предлагалась общая типовая стратегия сохранения редких видов растений, включающая биологические, экологические и правовые элементы (Palmer, 1996; Pavlik, 1997; Коровин, 2001; Флинт, 2002; Ишбирдин, 2009; Табульдин, 2009), а в 2002 году была принята Глобальная стратегия сохранения растений, включающая 16 целевых задач (Plant conser. report, 2008).

Основными из них являются следующие:

1. Разработка однозначных, объективных критериев установления редкости видов растений, нуждающихся в охране.
2. Фитоинвентаризация, состоящая в установлении самого факта редкости того или иного вида с определением его географического и синтаксономического положения, завершающаяся включением

- этого вида в Красные книги или региональные списки охраняемых растений и кадастровые карточки с информацией о типе редкости.
3. Составление единой методики изучения редких видов, включая их географическое распространение, биологию (репродуктивную биологию и экологию в первую очередь), экологию и структуру популяций (онтогенетическую и виталитетную), эколого-ценотическую устойчивость (включая устойчивость к антропогенным воздействиям) и динамику.
  4. Оценка состояния отдельных популяций данного вида растения или всех популяций, включающая учет численности особей, популяционной плотности, фитодемографических характеристик, динамики и др. В изучении редких видов растений это один из главных этапов, хотя бы потому, что в современной литературе результаты такого рода популяционных исследований редких видов представлены слабее всего.
  5. Установление стресс-факторов, опасных для конкретных популяций редких видов.
  6. Выявление синтаксономических и экологических ареалов редких видов.
  7. Систематический долгосрочный мониторинг популяций редких видов по единой методике.
  8. Организация режима охраны редких видов в местах естественного произрастания, что является специальной задачей фитосозологии.
  9. Выращивание редких растений в условиях ботанических садов, питомников, резерватов и т.п. или создание банка культуры редких видов *in vitro* различными биотехнологическими приемами.
  10. Реинтродукция редкого вида в его природные местообитания, из которых по тем или иным причинам он был вытеснен.
  11. Создание генных банков, в которых хранятся семена и споры редких растений при специальных режимах температуры, а также низкотемпературная консервация клеток.

Особенную ценность для сохранения природной среды имеет фитобиота, поскольку фитоденозы являются для всех других форм жизни источником первичного органического вещества и средой обитания. В этом плане особенно важна реализация в Украине и других смежных государствах таких международных программ, как «Важные ботанические территории» – IPA (*Important Plant Areas*) (Андрієнко, 2008).

Можно сделать вывод, что для сохранения редких видов нет единых рецептов. Для каждого вида и для каждого региона нужно искать оригинальные местные решения. И, конечно, охрана может быть эффективной только при подходе к растительному покрову как единой целостности, нельзя сохранить часть, не сохраняя целое (Шеляг-Сосонко, 1992).

Экологический кризис имеет не только технологические корни, он вытекает из низкой экологической культуры населения. Существуют по крайней мере три основные модели формирования экологической культуры:

1. Антисциентизм, который предлагает заменить индустриальные технологии культурой народных промыслов. К этой модели близко примыкает инвайронментализм, идеализирующий примитивный образ жизни и даже рассматривающий, как это делал Д. Форман, человечество как «раковую опухоль природы».
2. Модель экологической этики, ориентированная на создание культуры нового типа с признанием самоценности окружающей природной среды.
3. Модель синтеза гуманистических ценностей и экологического императива, которая, видимо, наиболее приемлема для большинства населения планеты.

Обеспечить экологизацию общественного сознания может только система экологического образования и воспитания. Здесь много перспективных форм и методов. Т.Л. Андриенко и соавторы (1996) показали возможность на основании европейского опыта использовать три основных направления в экологическом образовании и воспитании. Они включают 15 различных форм и методов, ориентированных как на подрастающее поколение, так и на другие возрастные категории населения. В их числе экологический туризм, экологические лагеря для школьников, экологические игры, экологические олимпиады, экологически организованная рекреация населения и др. Центрами организации такой работы выступают национальные парки и заповедники Украины (Пархісенко, 2002).

Экологическая этика должна стать основой устойчивого развития общества. О необходимости для человека быть в гармонии с природой писали еще классики XIX века (Бекетов, 1951). А. Швейцер (1992) отмечал, что все этические системы, развиваемые в XX веке, ущербны, так как рассматривают только отношение человека к человеку, упуская важнейший аспект – отношение человека к природе.

На протяжении XXI века человечеству предстоит решить немало сложных проблем и сделать выбор между непростыми альтернативами.

Согласно Б.М. Миркину (1995), человеческое общество пришло к трем основным моделями экологического мировоззрения:

- 1) *сциентизму*, который утверждает принципиальную решаемость проблем экологического кризиса на основе познаваемости и управляемости мира;
- 2) *алармизму*, исходящему из неизбежности экологических кризисов с конечным возможным вымиранием человечества;
- 3) *экологическому оптимизму*, который занимает компромиссную позицию и допускает достижение устойчивого развития и экологической безопасности.

Условием выживания человечества является выбор в пользу экологизации общественного сознания и экологической конверсии сельскохозяйственного и промышленного производства. Цивилизация может существовать только в экологическом равновесии с природной средой. При этом под экологическим равновесием следует понимать баланс природных и антропогенных процессов, обеспечивающий сохранение оптимальной природной среды в течение неограниченно длительного времени.

Конкретные формы экологической конверсии производства зависят от его типа, но в общем они включают:

- 1) переход на безотходные и малоотходные технологии в промышленности и сельском хозяйстве;
- 2) рациональное использование энергии и энергетических ресурсов;
- 3) получение энергии за счет сжигания природного газа, водорода, внедрение альтернативных способов получения энергии;
- 4) рекуперацию тепла, т.е. улавливание и использование тепла, образующегося в процессе производства;
- 5) рекомпрессию пара, не допускающую его выброс в окружающую среду;
- 6) максимальный переход на «холодные» технологии;
- 7) поглощение и связывание углекислого газа, образующегося в процессе производства;
- 8) биологизацию сельского хозяйства.

Активная работа в этих направлениях всего цивилизованного человечества является необходимой для создания глобальной экологической безопасности.

Препятствовать деградации природной среды могут и совсем простые решения. Д. Хайес, один из руководителей проведения Дня планеты в США, в статье «Зеленое десятилетие» предлагал:

- а) поднять цены на бензин, чтобы стимулировать развитие общественного транспорта;
- б) для поездок как можно больше использовать велосипеды, реконструировав соответствующим образом проезжую часть дорог;
- в) отказаться от деления городов на спальные и производственно-административные районы, максимально приблизив жилье к месту работы;
- г) тщательно утеплять жилье и теплотрассы;
- д) экономно использовать воду, газ, электричество;
- е) сортировать бытовые и производственные отходы;
- ж) полностью перейти на тару многократного использования.

### 13.5. Сценарии на XXI век

Экологический кризис конца XX века оказался следствием одновременного действия многих факторов. Поэтому простого пути выхода из него нет, хотя вариантов разрешения кризисной ситуации рассматривается немало (Миркин, 2002). Основные из них следующие.

**Сценарий 1** – ориентирован главным образом на контроль демографических процессов в форме ограничения рождаемости. Этот сценарий очень важен. Ведь если все человечество по размерам потребления будет сохранять стремление достичь американского стандарта жизни, то все ресурсы планеты будут исчерпаны за ближайшие 50 лет. Понятие «емкости выживания» – предельно допустимой численности населения, которая соответствует экологическим нормативам рационального природопользования и охраны природы (Миркин, 1997), и понятие «продовольственной безопасности», остаются мало разработанными. Осознание необходимости самоограничения – самая главная социальная и нравственная задача современного общества. Конец XX века принес планете новое явление – экологические беженцы. Массовый отток населения стал наблюдаться из районов экологических катастроф: Приаралья, Чернобыльской зоны и др. Это также свидетельствует об узловом положении демографической проблемы в снятии экологического кризиса.

**Сценарий 2** – нацелен на коренное преобразование менталитета человечества, формирование биосферной этики, экологическую

конверсию всех форм промышленного и сельскохозяйственного производства. Это наиболее популярный подход, в сфере которого работали Дж. Форрестер, Д. Медоуз, М. Месарович, В. Леонтьев, Д. Габор и др. В моделях этого рода главный упор делается на разумное сокращение использования ресурсов, помощь развивающимся странам со стороны развитых в размере не менее 1% валового дохода для экологизации промышленности и сельского хозяйства, общее сокращение энергопотребления при переходе на альтернативные источники энергии.

*Сценарий 3* – создание вместо деградирующей биосферы новой оболочки жизни – техносферы. Но этот путь иллюзорен. По подсчетам В. Горшкова (1990), в техносфере на стабилизацию окружающей среды средствами техники будет уходить 99% энергетических и трудовых ресурсов человечества. На поддержание и развитие самой цивилизации останется всего 1%. При таком соотношении расходов человечество не сможет существовать.

*Сценарий 4.* Некоторые ученые для решения экологических проблем выдвигают и четвертую, еще более гипотетическую альтернативу – освоение Космоса. Рассматривается возможность создания искусственных биосфер на Марсе и Венере. Выдвинут проект развития промышленных производств на стационарных спутниках Земли и на Луне с выносом туда в первую очередь экологически грязных производств. Но все проекты, ориентированные на внеземные территории как экологический резерв земной цивилизации, не обоснованы фактическими расчетами достаточности ресурсов и энергетических возможностей Земли. Сегодня проекты такого рода приходится рассматривать, скорее, как красивую фантазию, а не как реальный путь развития цивилизации.

Д. Тирнак (Тітрак, 1991) считал реальными только две вероятные модели выхода из экологического кризиса. Одна должна использоваться в медленно изменяющемся мире с постепенным нарастанием деградации природной среды и опасным обострением на этой почве социальных противоречий, другая – в быстро меняющемся мире с форсированной экологической конверсией всех производств и регулированием рождаемости. Обе эти модели лежат в рамках представлений Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (2005) о «разумных действиях» человека и природы, когда он не заменяет природных механизмов, возникающих за долгую историю развития биосферы, принципиально новыми, а как бы встраивается в эти сложившиеся биосферные зако-

номерности, нормируя свое воздействие таким образом, чтобы не разрушить первозданного порядка вещей и не лишать биосферу способности реагировать на воздействия человека в соответствии с принципом Ле Шателье. Более пессимистичны прогнозы Н.Н. Моисеева (1995), считавшего, что «экологические кризисы неизбежны», так как порождаются «рассогласованностью растущих потребностей растущего населения с возможностью их удовлетворения».

Подходы человеческого общества к решению комплекса проблем экологизации социальных и производственных процессов и иногда называют экологической революцией, под которой, по определению Л. Брауна (1992), подразумевают «перевод мировой экономики на экологически устойчивый путь развития, обеспечивающий защиту экономики, более здоровый образ жизни и улучшение условий существования человека на земле». Б.М. Миркин и соавторы считают, что в рамках комплексного решения проблемы устойчивого развития цивилизации ключевую роль играют экономические и правовые механизмы, а «экологический менталитет может лишь повысить эффективность их действия» (Миркин, 2011 : 305).

Человечество, вступая в XXI век, получает природную среду, находящуюся в неравновесном неустойчивом состоянии. Понять природу экологического кризиса в целом и в отдельных его проявлениях и сделать уроки из допущенных просчетов развития, скорректировать развитие экономики, политики и культуры – вот основные задачи, которые предстоит решать всем людям планеты. В противном случае экологический кризис перерастет в необратимую экологическую катастрофу с полным разрушением природной среды. На этом фоне сохранение редких видов растений может казаться частной проблемой, но фактически эта проблема ключевая. Утрата редких видов – это начало необратимой утраты биоразнообразия в биосфере и одновременно индикатор эффективности процесса перехода цивилизации к экологически безопасным технологиям в промышленности и сельском хозяйстве.



## Заключение

За последние десятилетия редким видам растений посвящено огромное количество научных и популярных публикаций. При всем разнообразии изучаемых видов, целей исследований, подходов и методов они свидетельствуют о том, что явление редкости в мире растений – это серьезный эколого-биологический феномен. Он не является автономным и изолированным. Редкость определенных видов растений и процесс их вымирания выступает как один из механизмов и одновременно как индикатор снижения биоразнообразия в биосфере планеты и ухудшения качества природной среды. В этой связи изучение и охрана редких видов растений приобрели не только научную актуальность – они стали одним из научных направлений, которое поддерживается на государственном и международном уровнях специальными законодательными актами и межгосударственными соглашениями.

Одним из главных результатов изучения редких видов растений стало понимание того, что любой редкий вид существует в природе в форме того или иного количества локальных популяций. Редкие виды растений, которым угрожает вымирание, регистрируются в Красных книгах и региональных списках, но мероприятия по охране могут быть эффективными только в случае ориентации на конкретные локальные популяции. *Фитоинвентаризация проводится на видовом уровне, охрана и защита – на популяционном уровне.* Это основной итог анализа имеющихся научных данных о редких видах растений. Он предопределяет и статус популяционной экологии редких видов растений как центрального направления фитосоциологии.

Сопоставительный анализ оригинальных научных материалов и литературных источников по редким видам растений показывает, что изучение и прогнозирование устойчивости отдельных, случайно взятых локальных популяций редкого вида растения не дает полной картины его состояния. Исследованием и мониторингом должны быть охвачены или все локальные популяции редкого вида, или их репрезентативная выборка в случае, когда локальные популяции редкого вида многочисленны.

Достижения популяционной экологии растений привели к осознанию важности изучения низших звеньев эколого-фитоценотической иерархии – особей как элементарных структурных компонентов любой фитопопуляции. В общей биологической иерархии именно на уровне особей протекают все биологические процессы и формируются экосистемные связи в мире растений. Редкие виды растений не являются исключением из этой закономерности. Современный популяционный анализ редких видов растений может быть содержательным и эффективным по получаемым результатам, только если он проводится в форме комплексного анализа, в ходе которого устанавливаются основные структурно-функциональные признаки и свойства особей, формирующих популяции, и изучается организация популяций как биологических целостностей.

Проведенные большой группой специалистов разных стран анализы устойчивости популяций редких видов растений позволили установить основные факторы, ведущие к деградации локальных популяций редких видов растений и возрастанию числа полностью вымерших видов. Главный из этих факторов, безусловно, утрата местобитаний, к которым адаптированы редкие виды растений. Поэтому правительственные решения по расширению площадей и созданию новых особо охраняемых природных территорий являются правильными и необходимыми. Столь же правильна и ориентация стран Европы на создание Панъевропейской экологической сети как единого каркаса для всех охраняемых природных территорий и объектов.

Следует подчеркнуть, что формирование Панъевропейской экологической сети помимо ее прямой функции позволяет найти разумные решения для ряда смежных проблем: оптимизировать использование природных кормовых угодий, контролировать распространение инвазионных видов, экологизировать земледелие и растениеводство, а также «снять с повестки дня» много других социально и политически трудных задач и проблем.

Конечно, возрастание числа редких видов растений и переход все большего числа их локальных популяций в критическое состояние связаны с воздействием и других факторов. Некоторые из них имеют глобальный характер. Это потепление климата, изменение количества и смещение сроков выпадения осадков, кислотные дожди, загрязнение природной среды отходами промышленности и сельского хозяйства, внедрение в сообщество инвазионных видов с их высокой конкурентной и средообразующей мощью. Нередко к гибели локальных популяций и сокращению ареалов редких видов растений ведут и чисто

региональные, местные факторы: вырубка лесов, перевыпас на лугах, заготовки лекарственных и красиво цветущих растений, неорганизованная рекреация и т.п.

Биосферные и экосистемные связи очень сложны. Формы воздействия человеческого общества на природную среду стали к началу XXI века исключительно многообразными, охватили всю планету и по мощности стали несоразмерными с самовосстановительными возможностями природных биосистем. Обширные научные материалы показывают, что сохранение биоразнообразия и предотвращение вымирания редких видов растений в этих условиях являются непростыми задачами. Популярные в XIX и XX веках концепции «охраны природы», основанные на гуманистических и эстетических принципах, уже не адекватны ситуации. Эпоха пассивной охраны природы кончилась. Задача сбережения природной среды и редких видов растений может быть решена только на основе качественно нового концептуального подхода, предусматривающего активную, комплексную и целенаправленную работу специалистов по экологии и биологии в координации с правительственными и общественными организациями по изменению антиэкологических векторов развития производственных процессов в промышленности и сельском хозяйстве. Должен быть критически пересмотрен и вектор развития самой человеческой цивилизации, которая допускает безграничное «вычерпывание» природных ресурсов для удовлетворения растущих потребностей населения без учета ограниченности этих ресурсов и возможных темпов их восстановления.

Количество видов растений, которые нуждаются в охране, с каждым годом увеличивается, природная среда деградирует, но время еще есть. Однако, оно есть для активного изучения редких видов растений методами популяционной экологии, для мониторинга состояния локальных популяций, для совершенствования методов их охраны, а вот времени для того, чтобы откладывать решение этих проблем, уже не осталось!

- Айпеисова С. А.* Анализ жизненных форм растений Актюбинского флористического округа / С. А. Айпеисова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2009. – Вып. 4. – С. 107–111.
- Александян С. М.* Стратегия взаимодействия генбанков мира в условиях глобализации / С. М. Александян // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2007. – Т. 164. – С. 11–33.
- Алексеев Л. Н.* К методике определения площади листьев многолетних трав / Л. Н. Алексеев // Доклады ВАСХНИЛ. – 1959. – Вып. 9. – С. 27–28.
- Андрієвський І. Д.* Природно-ресурсний аспект розвитку України / І. Д. Андрієвський, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. – К. : КМ Academia, 2001. – 112 с
- Андрієнко Т. Л.* Функціональне призначення територій і об'єктів природно-заповідного фонду / Т. Л. Андрієнко // Екологічні основи оптимізації режиму охорони і використання природно-заповідного фонду : тези доп. наук.-практ. конф. – Рахів, 1993. – С. 80–81.
- Андрієнко Т. Л.* Европейские подходы к созданию межгосударственных природно-заповедных территорий / Т. Л. Андрієнко : материалы международного семинара «Развитие системы межгосударственных особо охраняемых природных территорий». – К., 1996. – С. 11–14.
- Андрієнко Т. Л.* Заповідники і національні природні парки України / Т. Л. Андрієнко, В. Артеменко, М. Біляк та ін. – К. : Мінекобезпеки, 1999. – 231 с.
- Андрієнко Т. Л.* Рідкісні види судинних рослин Українського Полісся / Т. Л. Андрієнко // Український ботанічний журнал. – 2008. – Т. 65, № 5. – С. 666–673.
- Андрієнко Т. Л.* Рідкісні бореальні види на рівнині України / Т. Л. Андрієнко. – К. : Фітосоціоцентр, 2010. – 104 с.
- Андрієнко Т. Л.* Центральноевропейські види флори Українського Полісся та питання їх охорони / Т. Л. Андрієнко : матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства. – Львів, 2011. – С. 186.
- Андрієнко-Малюк Т. Л.* Чего мы не знаем о редких растениях / Т. Л. Андрієнко-Малюк // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. – Суми : СНАУ, 2012. – С. 43–46.
- Андрієнко Т. Л.* Социально-экологическая значимость природно-заповедных территорий Украины / Т. Л. Андрієнко, П. Г. Плюта, Е. И. Прядко и др. – К. : Наукова думка, 1991. – 160 с.
- Андрієнко Т. Л.* Мережа регіональних ландшафтних парків України: наукові та організаційні основи створення / Т. Л. Андрієнко, М. Л. Клестов, О. І. Прядко. – К., 1996. – 56 с.

- Андрієнко Т. Л. Міждержавні природно-заповідні території України / Т. Л. Андрієнко, М. Л. Клестов, О. І. Прядко та ін. — К., 1998. — 132 с.
- Андрієнко-Малюк Т. Формування регіональних схем екомережі / Т. Андрієнко-Малюк, Л. Вакаренко, В. Гелюта та ін. — К. : Фітосоціоцентр, 2004. — 71 с.
- Андрієнко Т. Л. Охорона фіторізноманіття на природно-заповідних територіях України / Т. Л. Андрієнко, В. А. Онищенко // Вісник Запорізького державного університету. — 2004. — № 1. — С. 19–24.
- Андрієнко Т. Л. Відомості про програму ІРА / Т. Л. Андрієнко, О. І. Прядко // Методичні аспекти впровадження міжнародної програми «Важливі ботанічні території в Україні». — К. : Арістей, 2008. — 43 с.
- Андрієнко Т. Л. Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України / Т. Л. Андрієнко, М. М. Перегрим. — К., 2012. — 148 с.
- Артошенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя / З. Т. Артошенко. — Л. : Наука, 1990. — 204 с.
- Асташенков А. Ю. Состояние популяций *Vulpurum multinerve* DC. в различных условиях: Хакасия и Алтай / А. Ю. Асташенков, В. А. Черемушкина // Растительный мир Азиатской России. — 2009. — № 1 (3). — С. 94–99.
- Атласова Л. Г. Стратегия жизни и структура изменчивости *Medicago falcata* в Центральной Якутии / Л. Г. Атласова // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. — Пенза, 2008. — Ч. 1. — С. 15–17.
- Афанасьева Е. А. Структура ценопопуляций башмачника точечного в Олекминском заповеднике / Е. А. Афанасьева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. — Петрозаводск, 2008. — Ч. 5. — С. 12–15.
- Афонин А. Н. Эколого-географический подход на базе географических информационных технологий в изучении экологии и распространения биологических объектов [Электронный ресурс] / А. Н. Афонин, Ю. С. Ли // BioGIS Journal. — 2011. — № 1. — Режим доступа : [http://www.biogis.ru/BioGIS/stati\\_v\\_biogis/2011\\_01/2011\\_01.php](http://www.biogis.ru/BioGIS/stati_v_biogis/2011_01/2011_01.php).
- Байкова Р. Н. Онтогенетические тактики и стратегии *Salvia stepposa* Shost. на территории Республики Башкортостан / Р. Н. Байкова, И. В. Ильина // Популяционная экология растений: современный стан, точки роста. — Суми : СНАУ, 2012. — С. 163–166.
- Байрак О. М. Атлас рідкісних і зникаючих рослин Полтавщини / О. М. Байрак, Н. О. Стцюк. — Полтава : Верстка, 2005. — 248 с.
- Баландин С. В. Мониторинг состояния популяций охраняемых видов растений сем. Fabaceae Lindl. на территории Пермского края [Электронный ресурс] / С. В. Баландин. — Режим доступа : <http://www.geovestnik.psu.ru>.
- Баран С. І. Інтродукція аконіту жакена та чистотілу великого в умовах Львівщини / С. І. Баран, М. І. Скибіцька, В. М. Хома та ін. // Матеріали XI з'їзду УБТ. — Х. : НАНУ, 2001. — С. 22–23.
- Баранова О. Г. Выделение особо охраняемых природных территорий для сохранения флоразлообразия регионов / О. Г. Баранова // Известия Самарского научного центра РАН. — 2007. — Т. 9, № 4. — С. 936–940.

- Баранова О. Г.** Сравнительный анализ развития особей ряда редких видов растений в культуре и природной среде Удмуртии / О. Г. Баранова, О. Н. Дедюкина, О. А. Крамань и др. // Вестник Удмуртского ун-та. — 2009. — Вып. 1. — С. 3–14.
- Баранський О. Р.** Рідкісні та зникаючі види флори Волинського Полісся : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаніка» / О. Р. Баранський. — К., 2005. — 17 с.
- Барыкина Р. П.** Основы и методы ботанической микротехники. Справочное руководство / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков и др. — М. : Изд-во Московского ун-та, 2004. — 312 с.
- Батыгина Т. Б.** Воспроизведение, размножение и возобновление / Т. Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений. — СПб. : Мир и семья, 2000а. — Т. 3. Системы репродукции. — С. 35–39.
- Батыгина Т. Б.** Семя и семенное размножение / Т. Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений. — СПб. : Мир и семья, 2000б. — Т. 3. Системы репродукции. — С. 246–247.
- Безделев А. Б.** Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / А. Б. Безделев, Т. А. Безделева. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — 296 с.
- Бейдеман И. Н.** Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях / И. Н. Бейдеман. — М. ; Л., 1954. — 129 с.
- Бейдеман И. Н.** Изучение фенологии растений / И. Н. Бейдеман // Полевая геоботаника. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. — Т. 2. — С. 333–368.
- Бейдеман И. Н.** Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. — Новосибирск : Наука, 1974. — 155 с.
- Бекетов А. Н.** Гармония в природе / А. Н. Бекетов // Известия АН СССР. — 1951. — № 6. — С. 74–87. — (Серия «Биология»).
- Белан С. С.** Особенности популяционной структуры редкого охраняемого вида *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo s.l. на пойменных лугах р. Псел (левый приток р. Днепр, Украина) / С. С. Белан // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. — СПб., 2011. — Т. 2. — С. 287–290.
- Белан С. С.** Методика определения площади листовой поверхности редких и охраняемых видов растений с использованием неразрушающих методов морфометрии (на примере видов семейства *Orchidaceae* Juss.) / С. С. Белан // Вісник Сумського національного аграрного ун-ту. — 2012. — № 2 (23). — С. 17–21.
- Белоконов В. Н.** Содержание тяжелых металлов, органических веществ и соединений биогенных элементов в донных отложениях Дуная / В. Н. Белоконов, Я. И. Басс // Водные ресурсы. — 1993. — Т. 20. — С. 469–478.
- Белокурова В. Б.** Збереження рослин флори України з різним природоохоронним статусом в колекції *in vitro* Інституту клітинної біології та генетичної інженерії / В. Б. Белокурова, Й. Й. Сікура, М. В. Кучук // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012. — С. 223–226.
- Бельская Т. Н.** Методика изучения возрастных изменений у растений по морфологическим признакам / Т. Н. Бельская. — М. : Изд-во АН СССР, 1949. — 119 с.

- Бендарська І. О.* Філогенетичне значення екотипної диференціації на прикладі роду *Festuca L.* (Poaceae) / І. О. Бендарська, О. О. Кагало // Роль природних екотипів рослин у формуванні біорізноманіття та стійкості фітосистем до несприятливих умов. — Львів, 2011. — С. 56—81.
- Берко Й. М.* Вивчення життєвих форм рідкісних видів: методи і напрямки / Й. М. Берко // Науковий вісник Українського державного лісотехнічного університету. — 2004. — Вип. 14.8. — С. 139—142.
- Безья А. В.* Редкие и исчезающие виды растений юга Тенгизской впадины / А. В. Безья // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. — М., 2010. — С. 28—30.
- Бигон М.* Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. — М.: Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с.; т. 2. — 477 с.
- Білокопитова В. С.* Стан і охорона рослин з родини орхідні (Orchidaceae) на Чернігівщині / В. С. Білокопитова : матеріали XI з'їзду УБТ. — Х.: НАНУ, 2001. — С. 37—38.
- Блинова И. В.* Индивидуальные стратегии развития орхидных Мурманской области / И. В. Блинова // Особи и популяции — стратегии жизни. — Уфа, 2006. — Ч. 1. — С. 27—30.
- Блинова И. В.* Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе / И. В. Блинова // Ботанический журнал. — 2009. — Т. 94, № 2. — С. 212—240.
- Блинова И. В.* Особенности географической изменчивости ряда наземных европейских орхидных / И. В. Блинова // Экология. — 2012. — № 2. — С. 1—6.
- Блохина Н.* Изучение закономерностей листорасположения у разных видов растений / Н. Блохина, Е. Червячкова, П. Волкова, А. Шипунов // Материалы Беломорской экспедиции Московской гимназии на юго-западе. — 2005. — Вып. 5. — С. 1—7.
- Боглолюбская С. Б.* Опыт восстановления ценопопуляций редких видов в окрестностях г. Якутска / С. Б. Боглолюбская, Н. С. Данилова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботанического начала XXI века. — Петрозаводск, 2008. — Ч. 3. — С. 318—320.
- Болтачов О. Р.* Смарагдова мережа в Україні / О. Р. Болтачов, Я. П. Дідух, О. В. Дудкін та ін. — К.: Хімджест, 2011. — 192 с.
- Бондаренко В. Д.* Стратегія і тактика природоохоронної діяльності лісового заповідника / В. Д. Бондаренко, Г. Т. Криницький, В. О. Крамарець та ін. — Львів: Сполом, 2006. — 408 с.
- Боровиков В. П.* Statistica — искусство анализа данных на компьютере / В. П. Боровиков. — СПб.: Питер, 2001. — 656 с.
- Боронникова С. В.* Генетическая паспортизация редких и нуждающихся в охране видов растений как основа оптимизации сохранения их генофондов / С. В. Боронникова // Вопросы современной науки и практики / Таврический ун-т им. В. И. Вернадского. — 2009. — № 3 (17). — С. 8—15.
- Буханова Н. С.* Сравнительная оценка методов определения листовой поверхности древесных пород / Н. С. Буханова // Лесоведение. — 1969. — № 4. — С. 58—63.

- Брагина Е. А.** Мониторинг природных и искусственных популяций орхидных в Ленинградской области / Е. А. Брагина, Т. Б. Батыгина // Вестник Тверского ун-та. – 2007. – № 3. – С. 38–47. – (Серия «Биология, экология»).
- Браун Л.** Новый мировой порядок. XX век: последние 10 лет / Л. Браун // Сборник статей из ежегодника „State of the World». – М., 1992. – С. 27–45.
- Браун Л.** Как избежать климатических катастроф. План Б 4.0: спасение цивилизации / Л. Браун ; пер. с англ. – М. : Эксмо, 2010. – 416 с.
- Бродский А. К.** Введение в проблемы биоразнообразия / А. К. Бродский. – СПб. : Издательство Санкт-Петербургского ун-та, 2002. – 144 с.
- Брундланд Г. Х.** Наше общее будущее / Г. Х. Брундланд. – М. : Прогресс, 1989. – 374 с.
- Будников Г. Б.** Популяционная экология *Galanthus nivalis L.* в Восточных Карпатах / Г. Б. Будников // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. – Кострома, 1998. – Ч. 2. – С. 104–105.
- Бузо О. И.** Оценка степени благоприятности абиотических условий для вида при анализе факторов, обуславливающих флористический состав сообществ / О. И. Бузо, С. Г. Кушнырь // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – С. 90–93.
- Булатова Е. С.** Оценка состояния популяции березы повислой (*Betula pendula*) в ООПТ юга Сибири / Е. С. Булатова, С. Г. Бабина, С. С. Онищенко и др. // Известия Самарского научного центра РАН. – 2009. – Т. 11, № 1. – С. 363–368.
- Булохов А. Д.** Фитоиндикация и ее практическое применение / А. Д. Булохов. – Брянск: БГУ, 2004. – 245 с.
- Бурда Р. И.** Антропогенная трансформация флоры / Р. И. Бурда. – К. : Наукова думка, 1991. – 148 с.
- Бурда Р. И.** Атлас охраняемых растений / Р. И. Бурда, В. М. Остапко, Д. А. Ларин. – К. : Наукова думка, 1995. – 121 с.
- Бурда Р. І.** Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин у урбанізованому середовищі / Р. І. Бурда, О. А. Ігнатюк. – К. : Віпол, 2011. – 112 с.
- Быструшкин А. Г.** Сравнительный анализ разных методов определения виталитета ценопопуляций на примере *Rubus idaeus L.* / А. Г. Быструшкин // Особь и популяция – стратегии жизни. – Уфа : Вилли Оксер, 2006. – С. 45–48.
- Быченко Т. М.** Экомониторинг популяций орхидных в естественных и антропогенно нарушенных фитоценозах Сибири / Т. М. Быченко // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. – Кострома, 2011. – Т. 1. – С. 41–48.
- Бююль А.** SPSS: искусство обработки информации / А. Бююль, П. Цефель. – М. : ДиаСофт, 2005. – 609 с.
- Вайнагий И. В.** О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Ботанический журнал, 1974. – Т. 59, вып. 6. – С. 826–831.
- Василевич В. И.** Характеристика позиций вида на градиенте условий среды / В. И. Василевич // Количественные методы анализа растительности. – Уфа, 1974. – С. 25–26.



- Васильев А. Г.* Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. Н. Большаков. — Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2007. — 279 с.
- Василюк А.* Как строить экосеть Украины: снизу вверх или сверху вниз? / А. Василюк, В. Костюшин, Г. Коломицев // Степной бюллетень. — 2011. — № 31. — С. 22–25.
- Василюк О. В.* Необхідність законодавчого врегулювання охорони видів флори та фауни, що включені в регіональні переліки видів, та встановлення індивідуальних вимог до охорони усіх видів / О. В. Василюк, Н. І. Шпег // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012. — С. 7–10.
- Вахрамеева М. Г.* Динамика ценопопуляций некоторых наземных орхидных под воздействием различных природных и антропогенных факторов / М. Г. Вахрамеева // Жизнь популяций в гетерогенной среде. — Йошкар-Ола : Периодика, 1998. — Ч. 2. — С. 77–78.
- Вахрамеева М. Г.* Некоторые результаты многолетних наблюдений за редкими видами растений на ЗБС [Электронный ресурс] / М. Г. Вахрамеева. — 2009. — Режим доступа : <http://herba.msu.ru/russian/biostantion/tezis/13.html>.
- Вахрамеева М. Г.* Орхидеи нашей страны / М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина, С. К. Самсонов. — М. : Наука, 1991. — 224 с.
- Вахрушева Л. П.* Особенности репродуктивного усилия некоторых видов орхидей Крыма / Л. П. Вахрушева, Е. Н. Кучер // Экосистемы Крыма: их оптимизация и охрана. — К., 1997. — С. 65–67.
- Вернадский В. И.* Биосфера / В. И. Вернадский // Избранные сочинения : в 5 т. — М. : Изд-во АН СССР, 1960. — Т. 5. — С. 7–102.
- Вернигор Р. А.* Популяционный мониторинг травянистых эндемиков высокогорного Урала / Р. А. Вернигор // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. — Кострома, 1998. — Ч. 2. — С. 29–30.
- Веселкова Н. Р.* Особенности морфогенеза *Dactylis glomerata* L. на территории Удмуртской республики / Н. Р. Веселкова // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012. — С. 310–314.
- Виноградова Ю. К.* Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун. — М. : Гех, 2009. — 494 с.
- Власова Е. А.* Флюктуирующая асимметрия листа рдеста пронзеннолистного как индикаторный показатель качества водной среды / Е. А. Власова, Т. А. Федорова, А. В. Щербаков // Тезисы докл. XIII Междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. — М. : МГУ, 2006. — С. 46–47. — (Серия «Биология»).
- Волкова П. А.* Анализ изменчивости различных видов росянки (*Drosera*, *Droseraceae*) методами классической и геометрической морфометрии [Электронный ресурс] / П. А. Волкова, И. С. Юфряков, А. Б. Шипунов // Материалы Беломорской экспедиции, 2003. — Вып. 3. — Режим доступа : [http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/2003/flora/dr\\_tps.htm](http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/2003/flora/dr_tps.htm).

- Воронов Д. А. Расчет удельной скорости роста популяции: сопоставление определения и модели / Д. А. Воронов // Журнал общей биологии. — 2005. — Т. 66, № 5. — С. 425–430.
- Вульфсон В. И. О глобальном балансе ресурсов свободного кислорода в свете воздействия человека на внешнюю среду / В. И. Вульфсон // Биофизические аспекты загрязнения биосферы. — М.: Наука, 1973. — С. 27–29.
- Гаврилова Ж. А. Влияние экологических факторов местообитаний на ценопопуляции *Hordeum jubatum* L. в Западной Якутии / Ж. А. Гаврилова, В. Э. Гавриленко, М. М. Черосов // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. — СПб., 2011. — Т. 2. — С. 315–319.
- Галеева А. Х. Редкие виды семейства орхидных в Красной книге республики Башкортостан и критерии их отбора / А. Х. Галеева // Вестник ОГУ. — 2006. — № 4. — С. 19–21.
- Гашева Н. А. Классификационно-диагностическая шкала рода *Salix* как возможность мониторинговых и таксационных ЭВМ-тестирований / Н. А. Гашева // Вестник Оренбургского государственного ун-та. — 2006. — № 4. — С. 23–27.
- Гелашивили Д. Б. Меры сходства и разнообразия в оценке флюктуирующей асимметрии билатеральных признаков / Д. Б. Гелашивили, Е. Н. Солдатов, Е. В. Чупрунов // Поволжский экологический журнал. — 2004. — № 2. — С. 132–143.
- Гиляров М. С. О функциональном значении симметрии организмов / М. С. Гиляров // Зоологический журнал. — 1944. — Т. 23, № 5. — С. 213–215.
- Глазунов В. А. Принципы выделения и категории редких видов и растительных сообществ в зонах контакта биогеографических зон (на примере территории лесостепного юга Тюменской области) / В. А. Глазунов // Успехи современного естествознания. — 2003. — № 11. — С. 139–140.
- Глазунов В. А. База данных по редким видам — основа ведения региональных Красных книг / В. А. Глазунов // Современные наукоемкие технологии. — 2007. — № 12. — С. 1–3.
- Глотов Н. В. Обобщенные параметры возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. — Йошкар-Ола, 1998. — Кн. 1. — С. 146–149.
- Глыбина М. А. Редкие виды растений как биоиндикаторы малой нарушенности природных экосистем южнотаежных лесов Нижегородской области / М. А. Глыбина, С. В. Бакка // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 71–74.
- Годин В. Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия / В. Н. Годин // Журнал общей биологии. — 2007. — Т. 68, № 2. — С. 98–108.
- Голубев В. Н. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма / В. Н. Голубев // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. — 1977. — Вып. 1 (32). — С. 11–15.
- Голубев В. Н. Редкие растительные сообщества и их охрана (общие принципы) / В. Н. Голубев // Бюллетень Государственного ботанического сада АН СССР. — 1983. — № 127. — С. 65–70.

- Голубев В. Н. Основные принципы и закономерности динамической экологии опыления цветковых растений / В. Н. Голубев, Ю. С. Волокитин // Сборник научных трудов Никитского ботанического сада. — 1986. — Вып. 98. — С. 7–28.
- Голубець М. А. Понятійна різноманітність і потреби термінологічної точності в екології, геосоціосистемології, середовищезнавстві та охороні природи / М. А. Голубець // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. — Львів, 2009. — С. 4–19.
- Гончаров В. Е. Эколого-ценотический анализ пространственно-временной организации ценопопуляций душицы обыкновенной, как основа рациональной эксплуатации ее ресурсов в Татарстане : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаника» / В. Е. Гончаров. — Казань, 2003. — 21 с.
- Горбань А. Н. Групповой стресс: динамика корреляций при адаптации и организации систем экологических факторов / А. Н. Горбань, Е. П. Смирнова, Е. П. Чеусова. — Красноярск, 1997. — 50 с.
- Горбатовский В. В. Охраняемые животные, растения и грибы России : библиографический справочник / В. В. Горбатовский. — М. : МПР, 2007. — 420 с.
- Горбунов Ю. Н. Ботанические сады России и реинтродукция редких растений / Ю. Н. Горбунов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники начала XXI века. — Петрозаводск, 2008. — Ч. 3. — С. 338–341.
- Горелова Л. Н. Редкие виды Харьковщины и их охрана / Л. Н. Горелова, А. А. Алехин, Н. Б. Саидахмедова // Матеріали XI з'їзду УБТ. — Х. : НАНУ, 2001. — С. 99–100.
- Горин В. И. Обновленные экологические формулы и новые виды растений экологических шкал Л. Г. Раменского (1956). Дополнение 3 / В. И. Горин, С. И. Гребенюк, О. Н. Давиденко // Известия Саратовского ун-та. — 2006. — Т. 8, вып. 2. — С. 69–72. — (Серия «Химия, биология, экология»).
- Горчаковский П. Л. Малые изолированные популяции редких и исчезающих растений: проблемы мониторинга и охраны / П. Л. Горчаковский // Актуальные вопросы ботаники в СССР. — Алма-Ата : Наука, 1988. — С. 415–416.
- Горшков В. Г. Устойчивость биогеохимических круговоротов / В. Г. Горшков // Экология. — 1985. — № 2. — С. 1–12.
- Горшков В. Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды / В. Г. Горшков // Итоги науки и техники. — М. : ВИНТИ, 1990. — Т. 7. — 338 с.
- Гребенников И. Д. Зависимость интенсивности вегетативного и генеративного размножения от условий обитания у лесных трав с разным типом корневища / И. Д. Гребенников, Д. М. Мирин // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. — СПб. : ГЭТУ, 2006. — С. 78.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. — М. : Мир, 1967. — 268 с.
- Грибова С. А. Картирование растительности в съемочных масштабах / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко // Полевая геоботаника. — Л. : Наука, 1972. — Т. 4. — С. 137–330.

- Гродзинский А. М.* Аллелопатия в жизни растений и их сообществ / А. М. Гродзинский. — К. : Наукова думка, 1965. — 199 с.
- Давнис В. В.* Компьютерные решения задач многомерной статистики / В. В. Давнис, В. И. Тинякова, С. И. Мокшина и др. — Воронеж, 2005. — Ч. 1. Кластерный и дискриминантный анализ. — 37 с.
- Дадашева Л. К.* Состояние популяций некоторых видов родов *Tulipa* и *Iris* на северо-востоке Азербайджана / Л. К. Дадашева, О. В. Ибалды // Ботанический журнал. — 2010. — Т. 95, № 12. — С. 1737–1742.
- Данилик І.* Вплив інсуляризації на життєздатність популяцій / І. Данилик, Ю. Нестерук // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. — Львів : Меркатор, 2009. — С. 114–132.
- Демина Т. А.* Экология, природопользование, охрана окружающей среды / Т. А. Демина. — М. : Аспект Пресс, 1998. — 143 с.
- Денгубенко А. В.* Эколого-биологические особенности и устойчивость популяций редких видов растений Беловежской Пуши / А. В. Денгубенко, В. И. Парфенов // Сохранение биологического разнообразия лесов Беловежской Пуши. — Минск, 1996. — С. 113–121.
- Денисова Л. В.* Значение охраны фитоценозов для сохранения редких видов / Л. В. Денисова, Л. С. Белоусова, С. В. Никитина // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения. — М., 1982. — С. 27–29.
- Денисова Л. В.* Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л. В. Денисова, С. В. Никитина, Л. Б. Зауольнова. — М., 1986. — 36 с.
- Денисова Л. В.* О состоянии популяций рябчика русского в европейской части его ареала / Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Экология популяций. — М., 1988. — Ч. 1. — С. 211–213.
- Денисова Л. В.* Анализ сведений о редких видах растений Красной книги России / Л. В. Денисова, С. В. Никитина, Д. В. Дробинин // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. — Кострома, 1998. — Ч. 2. — С. 33–34.
- Джан Р. В.* Филлотаксис: системное исследование морфогенеза растений / Р. В. Джан. — М. : РХД, 2006. — 464 с.
- Джонгман Р. Г. Г.* Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов / сост. и ред. Р. Г. Г. Джонгман, С. Дж. Тер Браак, О. Ф. Р. Ван Тонгерен; пер. с англ. под ред. А. Н. Гельфана, Н. М. Новиковой, при участии М. Б. Шадринной. — М. : РАСХН, 1999. — 306 с.
- Дидух Я. П.* Вопросы фитоценотической активности видов орхидных Горного Крыма в связи с проблемой их охраны / Я. П. Дидух // Охрана и культивирование орхидей. — Таллин, 1980. — С. 49–53.
- Дидух Я. П.* Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории отеснения реликтов / Я. П. Дидух // Ботанический журнал. — 1988. — Т. 73, № 12 — С. 1686–1689.
- Дідух Я. П.* Популяційна біологія / Я. П. Дідух. — К. : Фітосоціоцентр, 1998. — 191 с.

- Дідух Я. П. Підсумки щодо третього видання „Червоної книги України. Рослинний світ» / Я. П. Дідух // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Альтерпрес, 2010. — С. 12—13.
- Дідух Я. П. Екологічні дослідження видів рослин, що потребують охорони / Я. П. Дідух // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012. — С. 10—11.
- Дмитрах Р. Популяції різностатевих видів / Р. Дмитрах // Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. А. Голубця, К. А. Малиновського. — Львів : Поллі, 2004. — С. 107—112.
- Дмитрах Р. І. Роль екологічних факторів у статевій диференціації трав'яних видів рослин / Р. І. Дмитрах // Матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства. — Львів, 2011. — С. 119.
- Доклад о мировом развитии. Развитие и изменение климата. — Вашингтон : Всемирный банк, 2010. — 58 с.
- Дорошенко К. В. Зміна параметрів ценопопуляцій *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах (Львівська область, Україна) / К. В. Дорошенко // Чорноморський ботанічний журнал. — 2006. — Т. 2, № 1. — С. 36—49.
- Дорошенко К. В. Деякі рекомендації щодо методики моніторингу стану популяцій рідкісних видів-ефемероїдів на природоохоронних територіях / К. В. Дорошенко // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. — Львів, 2012а. — С. 133—134.
- Дорошенко К. В. Експрес-метод оцінки віталітетної структури популяцій *Galanthus nivalis* L. / К. В. Дорошенко // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012б. — С. 167—171.
- Дубина Д. В. Концепція взаємозв'язку елементів екомережі Азово-Чорноморського екокоридору / Д. В. Дубина // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012. — С. 334—344.
- Дубравная С. А. Разнообразие жизненных форм зверобоя продырявленного на территории республики Татарстан / С. А. Дубравная, Л. У. Мавлюдова // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 93—95.
- Дударь Ю. А. Сохранение популяций редких и исчезающих видов растений в искусственно сформированных растительных сообществах / Ю. А. Дударь // Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов. — Ставрополь, 1983. — С. 139—149.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников / С. А. Дыренков. — Л. : Наука, 1984. — 174 с.
- Егорова О. А. Морфогенез и ритм развития *Cerastium arvense* L. при интродукции в ботаническом саду Саратовского госуниверситета / О. А. Егорова // Вестник Саратовского государственного университета. — 2008. — № 3. — С. 17—19.
- Елагин И. Н. Атлас-определитель фенологических фаз растений / И. Н. Елагин, А. И. Лобанов. — М. : Наука, 1979. — 95 с.

- Ена А. В. К новой парадигме национальной Красной книги / А. В. Ена // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Альтерпрес, 2010. — С. 18—20.
- Есик А. С. Орхидные-микоризообразователи антропогенных ландшафтов южного Прибайкалья [Электронный ресурс] / А. С. Есик. — Режим доступа : <http://isttu.irk.ru/nauka/botanik>.
- Ефремов А. Н. Возобновление и половая структура ценопопуляций *Stratiotes aloides* L. / А. Н. Ефремов // Вестник Томского государственного ун-та. — 2009. — № 323. — С. 351—353.
- Железная Е. Л. Динамика ценопопуляций *Surgipedium calceolus* L. в заболоченных лесах Московской области / Е. Л. Железная // Современные проблемы популяционного экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 319—324.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плодность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. — 2001. — № 1. — С. 3—7.
- Жиляев Г. Г. Границы естественно-исторических популяций травянистых растений в фитоценозах Карпат / Г. Г. Жиляев // Перспективы теории фитоценологии. — Тарту, 1988. — С. 119—123.
- Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений / Г. Г. Жиляев. — Львов, 2005а. — 304 с.
- Жиляев Г. Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників / Г. Г. Жиляев // Український ботанічний журнал. — 2005б. — Т. 62, № 5. — С. 687—697.
- Жиляев Г. Характерні зміни ознак життєздатності популяцій трав'яних рослин в скотонах / Г. Жиляев // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат / Царик Й., Жиляев Г., Кияк В. та ін. ; за ред. Царика. — Львів : Меркатор, 2009. — С. 7—16.
- Жиляев Г. Г. Задачи и аспекты популяционного анализа растений / Г. Г. Жиляев // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012. — С. 121—127.
- Жиляев Г. Концепція життєздатності популяцій / Г. Жиляев, Й. Царик // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. — Львів : Меркатор, 2009. — С. 7—16.
- Жмылев П. Ю. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений / П. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпухина. — М. : Изд-во МГУ, 1993. — 149 с.
- Жуков А. В. Оценка методами геометрической морфометрии морфологической изменчивости листовых пластинок *Betula pendula* Roth. в экосистемах с различной степенью антропогенной трансформации / А. В. Жуков, Ю. А. Штирц, С. П. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. — 2011. — № 1 (11). — С. 128—134.
- Жукова Л. А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / Л. А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. — М., 1986. — С. 104—114.

- Жукова Л. А.* Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах / Л. А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. — К., 1987. — С. 9—19.
- Жукова Л. А.* Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. — Йошкар-Ола : Ланар, 1995. — 224 с.
- Жукова Л. А.* Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп: подходы и методы / Л. А. Жукова // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. — М. : Наука, 2004. — Кн. 1. — С. 256—259.
- Жукова Л. А.* Опыт применения диапазонных экологических шкал для оценки биоразнообразия / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова // Растительность Восточной Европы: классификация, экология и охрана. — Брянск, 2009. — С. 85—88.
- Жукова Л. А.* Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, И. В. Турмухаметова и др. — Йошкар-Ола, 2010. — 368 с.
- Заверуха Б. В.* Флоросоциология как новое направление охраны фитобиоты / Б. В. Заверуха // Тезисы докладов VII делегатского съезда ВБО. — Л. : Наука, 1983. — С. 278—279.
- Загороднюк І.* Програма моніторингу видів тварин і рослин, що охороняються в Луганській області / І. Загороднюк, О. Микитюк, М. Перетрим // Збірник наукових праць Луганського природного заповідника. — Луганськ, 2011. — С. 5—19.
- Загальський М. Н.* Состояние и мониторинг ценопопуляций орхидных в западных районах Украины / М. Н. Загальський // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. — Йошкар-Ола, 1991. — С. 33—34.
- Залепухин В. В.* Теоретические аспекты биоразнообразия / В. В. Залепухин. — Волгоград : ВолГУ, 2003. — 192 с.
- Заугольнова Л. Б.* Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений. — М. : Наука, 1976. — С. 81—92.
- Заугольнова Л. Б.* Методика построения возрастных спектров ценопопуляций и их оценка / Л. Б. Заугольнова // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций / проф. Т. И. Серсбрякова (отв. ред.). — М. : МГПИ, 1986. — С. 12—18.
- Заугольнова Л. Б.* Критическое состояние ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, Р. В. Поладюк и др. // Проблемы устойчивости биологических систем. — М. : Наука, 1992. — С. 51—59.
- Заугольнова Л. Б.* Подходы и оценка состояния популяций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. — 1993а. — Т. 98, № 5. — С. 100—108.
- Заугольнова Л. Б.* Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, А. С. Комарова, Л. Г. Ханина // Успехи современной биологии. — 1993б. — Т. 113, № 4. — С. 402—413.
- Заугольнова Л. Б.* Параметры мониторинга биоразнообразия лесов России на федеральном и региональном уровнях / Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина // Лесоведение. — 2004. — № 3. — С. 3—14.
- Захаров В. М.* Здоровье среды: методы оценки / В. М. Захаров, А. С. Баранов, В. И. Борисов и др. — М. : Центр экол. политики, 2000. — 68 с.

- Зверев А. А. Сравнительный анализ растительности с использованием фитоиндикационных шкал / А. А. Зверев // Сборник статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники». — Уфа : МедиаПринт, 2012. — С. 25–46.
- Звягінцева К. О. Рідкісні види урбанofлори Харкова / К. О. Звягінцева // Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології». — Ужгород, 2012. — С. 87–88.
- Зелена книга України / під заг. ред. чл.-кор. НАН України Я.П. Дідуха. — К. : Альтерпрес, 2009. — 448 с. + 48 кольор. с.
- Зибенко О. В. Популяційні підходи до созологічної оцінки та збереження степових рослин у Донбасі / О. В. Зибенко, Ю. В. Ібатуліна, Л. В. Купрюшина та ін. // Матеріали XII з'їзду УБТ. — Одеса, 2006. — С. 111.
- Злобин Ю. А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus L.* / Ю. А. Злобин // Ботаничний журнал. — 1961. — Т. 43, № 3. — С. 414–419.
- Злобин Ю. А. Использование техники факторного анализа для изучения фитоценотической структуры живого напочвенного покрова в лесу / Ю. А. Злобин // Количественные методы анализа растительности. — Уфа, 1974. — С. 10–12.
- Злобин Ю. А. О неравноценности особей в популяциях растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. — 1980. — Т. 65, № 3. — С. 311–322.
- Злобин Ю. А. Об уровнях жизнеспособности растений / Ю. А. Злобин // Журнал общей биологии. — 1981. — Т. 42, № 4. — С. 492–505.
- Злобин Ю. А. Моделирование онтогенеза особей растений в условиях различных эколого-фитоценологических режимов / Ю. А. Злобин // Статистический анализ и математическое моделирование фитоценологических систем. — Уфа, 1982. — С. 32–44.
- Злобин Ю. А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии / Ю. А. Злобин. — Владивосток : Изд-во АН СССР, 1984. — 60 с.
- Злобин Ю. А. Гетерогенность популяций растений по размеру и качеству особей / Ю. А. Злобин // Перспективы теории фитоценологии. — Тарту, 1988. — С. 84–89.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. — Казань : Изд-во КГУ, 1989а. — 146 с.
- Злобин Ю. А. Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяций / Ю. А. Злобин // Биологические науки. — 1989б. — № 7. — С. 77–89.
- Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава популяций растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. — 1989в. — Т. 74, № 6. — С. 769–781.
- Злобин Ю. А. Популяция — единица реальной жизни растений / Ю. А. Злобин / Природа. — 1992. — № 8. — С. 47–59.
- Злобин Ю. А. Механизмы, лежащие в основе динамики популяций растений / Ю. А. Злобин // Журнал общей биологии. — 1993. — Т. 54, № 2. — С. 492–505.
- Злобин Ю. А. Мутуализм и комменсализм у растений / Ю. А. Злобин // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. — 1994. — Т. 99, № 1. — С. 57–63.



- Злобин Ю. А. Структура фитопопуляций / Ю. А. Злобин // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, № 2. – С. 133–146.
- Злобин Ю. А. Екологічні особливості клонових рослин / Ю. А. Злобин // Український ботанічний журнал. – 1997. – Т. 54, № 2. – С. 153–156.
- Злобин Ю. А. Репродуктивное усилие / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. – СПб. : Мир и семья, 2000а. – Т. 3. Системы репродукции. – С. 247–251.
- Злобин Ю. А. Репродуктивный успех / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. – СПб. : Мир и семья, 2000б. – Т. 3. Системы репродукции. – С. 251–258.
- Злобин Ю. А. Природная среда: столетие 1900–2000 – от покорения к охране / Ю. А. Злобин // Человек в измерениях XX века. – М., 2001. – Т. 3. – С. 201–260, 352–364.
- Злобин Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин / Ю. А. Злобин. – Суми : Университетская книга, 2004. – 464 с.
- Злобин Ю. А. Популяції рослин за межами еколого-ценотичного оптимуму / Ю. А. Злобин // Матеріали XII з'їзду УБТ. – Одеса, 2006. – С. 112.
- Злобин Ю. А. Структурная интеграция особей растений / Ю. А. Злобин // Nauka: teoria i praktyka. – Przemyśl, 2007. – Т. 4. – С. 37–41.
- Злобин Ю. А. Популяційний рівень охорони рослинного покриву / Ю. А. Злобин // Фіторізноманіття Карпат: сучасний стан, охорона та відтворення. – Ужгород : Ліра, 2008а. – С. 67–69.
- Злобин Ю. А. Индивидуальное и популяционное реагирование растений на стрессовые факторы / Ю. А. Злобин // Nowocz. Nauk. Osiągnięc. – Nauka i studia. – 2008б. – Т. 12. – С. 37–43.
- Злобин Ю. А. Оценка уровня стабильности популяций растений / Ю. А. Злобин // Матеріали наук.-практич. конференції СНАУ. – 2008в. – Т. 3. – С. 181–182.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста : монография / Ю. А. Злобин. – Суми : Университетская книга, 2009. – 263 с.
- Злобин Ю. А. Редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход / Ю. А. Злобин // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, № 6. – С. 422–435.
- Злобин Ю. А. Компьютерные программы для анализа популяций растений / Ю. А. Злобин // Вісник Сумського національного ун-ту. – 2012а. – № 2 (23). – С. 3–6. – (Серія «Агронімія і біологія»).
- Злобин Ю. А. Структура знаний в популяционной ботанике / Ю. А. Злобин // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. – Суми : СНАУ, 2012б. – С. 13–42.
- Злобин Ю. А. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений / Ю. А. Злобин // Известия Самарского НЦ РАН. – 2012в. – Т. 14, № 1(6). – С. 1470–1472.

- Злобін Ю. А.* Оцінка природно-заповідного фонду Сумської області / Ю. А. Злобін, С. М. Панченко, В. Г. Скляр // Заповідна справа в Україні на межі тисячоліть. — Канів, 1999. — С. 51—54.
- Злобин Ю. А.* Концепция континуума и градиентный анализ на уровне особей и популяций растений / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, Т. И. Мельник // Журнал общей биологии. — 1996. — Т. 57, № 6. — С. 684—694.
- Злобін Ю. А.* Екологічна мережа на північному сході України основа стабілізації природного середовища / Ю. А. Злобін, В. Г. Скляр, С. М. Панченко, І. М. Коваленко // Матеріали XI з'їзду Українського ботанічного товариства. — Х., 2001. — С. 149—150.
- Злобін Ю. А.* Взаємозумовленість формування вегетативної та генеративної сфер рослин: метод канонічних кореляцій / Ю. А. Злобін, К. С. Кирильчук, О. М. Тихонова, Т. І. Мельник // Український ботанічний журнал, 2007. — Т. 64, № 2. — С. 206—218.
- Злобін Ю. А.* Концепція морфометрії у сучасній ботаніці / Ю. А. Злобін, В. Г. Скляр, Л. М. Бондарева, К. С. Кирильчук // Черноморський ботанічний журнал. — 2009. — Т. 5, № 1. — С. 5—22.
- Злобін Ю. А.* Що ми знаємо і що не знаємо про рідкісні рослини / Ю. А. Злобін, Г. О. Клименко // Черноморський ботанічний журнал. — 2010. — Т. 6, № 2. — С. 150—161.
- Зорина А. А.* Асимметрия березы пушистой островов Кижского архипелага / А. А. Зорина // Ломоносов — 2008 : тезисы докл. междунар. конф. студ., асп. и молодых ученых (8—11 апреля, 2008 г.). — М., 2008. — С. 258—259.
- Ибатулина Ю. В.* Пространственная структура ценопопуляций степных эдификаторов на юго-востоке Украины / Ю. В. Ибатулина // Промышленная ботаника. — 2007. — Вып. 7. — С. 74—79.
- Израэль Ю. А.* Кислотные дожди / Ю. А. Израэль. — Л. : Гидрометеиздат, 1989. — 269 с.
- Иванова Л. А.* Таксономия растений разных биологических групп по структурным признакам фотосинтетического аппарата с использованием нейронных сетей [Электронный ресурс] / Л. А. Иванова, Л. А. Жукова, В. И. Пьянков. — 1999. — Режим доступа : <http://Zhukov.fsay.net/book/articles>.
- Иванова Н. С.* Стратегия охраны эндемиков Якутии / Н. С. Иванова // Исследования ботаников Сибири. — Новосибирск, 2001. — С. 35—36.
- Иванова Н. С.* Охрана некоторых редких и исчезающих видов растений в Центральной Якутии : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. : 03.00.05 «Ботаника» / Н. С. Иванова. — Якутск, 2006. — 23 с.
- Ивановская С. И.* Популяционный подход к оценке эффективного размера генетических резерватов / С. И. Ивановская, В. Е. Падунов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. — Йошкар-Ола : Периодика, 1998. — Ч. 2. — С. 434—439.
- Ивашина Л. А.* О состоянии популяций лилии кудряватой в Предуралье / Л. А. Ивашина // Ботанические исследования на Урале. — Свердловск, 1985. — С. 21.
- Игошева Н. И.* Мониторинг популяций орхидных на северном Урале / Н. И. Игошева // Вестник Оренбургского государственного университета. — 2006. — Приложение. — № 4. — С. 48—51.

- Измест'ева С. В.* Оцінка стану популяцій рідкісних видів рослин на території Рівненського природного заповідника (Західне Полісся) / С. В. Измест'ева, І. М. Дицилик // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012. — С. 180–187.
- Ильина В. Н.* Популяционно-онтогенетические исследования при выделении особо охраняемых природных территорий и изучении их растительного покрова / В. Н. Ильина // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 113.
- Ильина И. В.* Популяционные характеристики *Allium praescissum Reich.* на территории степного Зауралья республики Башкортостан / И. В. Ильина // Вестник Оренбургского государственного университета. — 2009. — № 6. — С. 153–154.
- Ильинский В. В.* Анализ изменчивости различных видов ольхи (*Alnus, Betulaceae*) методами классической и геометрической морфометрии / В. В. Ильинский, А. Б. Шипунов // Ботанический журнал. — 2005. — Т. 90, № 11. — С. 1720–1733.
- Ипатов В. С.* Дифференциация древостоя. I. / В. С. Ипатов // Вестник Ленинградского ун-та. — 1968. — № 21. — Вып. 4. — С. 59–68. — (Серия «Биология»).
- Ишбирдин А. Р.* Адаптированный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выращивания травянистых растений / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии. — Сыктывкар, 2004. — Ч. 2. — С. 113–120.
- Ишбирдин А. Р.* Популяционные аспекты охраны биоразнообразия растений / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. — Ижевск, 2008. — С. 38–40.
- Ишбирдин А. Р.* Некоторые направления и итоги исследования редких видов флоры республики Башкортостан / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // Вестник Удмуртского ун-та. — 2009. — Вып. 1. — С. 59–72.
- Ишмуратова М. М.* Родиола ирмельская на Южном Урале / М. М. Ишмуратова. — М. : Наука, 2006. — 252 с.
- Ишмуратова М. М.* Онтогенетические тактики *Valeriana officinalis s.l.* в естественных местообитаниях и при интродукции / М. М. Ишмуратова, Н. И. Барышникова // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. — Нижний Тагил, 2002. — С. 77–79.
- Ишмуратова М. М.* Об онтогенетических тактиках *Rhodiola iremelica* / М. М. Ишмуратова, А. Р. Ишбирдин // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. — Нижний Тагил, 2002. — С. 79–81.
- Ишмуратова М. М.* Состояние ценопопуляций некоторых видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение I. Виды со стеблекорневыми тубероидами / М. М. Ишмуратова, И. В. Суондуков, А. Р. Ишбирдин, Т. В. Жирнова // Растительные ресурсы. — 2003. — Т. 39, № 2. — С. 1–17.
- Кагало О. О.* Концепція Червоної книги України — погляд з позиції досвіду третього видання / О. О. Кагало // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Альтерпрес, 2010. — С. 20–24.

- Кагало О. Насіннева продуктивність *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) у популяціях на Північно-Західному Поділлі (Україна) / О. Кагало, Н. Паньків // Вісник Львівського ун-ту. — 2005. — Вип. 39. — С. 71–82. — (Серія «Біологія»).
- Кагало О. О. Директива Ради Європи 92/43/ЕЕС про збереження природних типів оселищ (habitats) та видів природної фауни й флори / О. О. Кагало, Б. Г. Проць. — К., 2007. — 202 с.
- Казанцева М. Н. Структура ценопопуляцій дремлика зимовникового в черте г. Тюмени [Електронний ресурс] / М. Н. Казанцева. — 2009. — Режим доступа : <http://www.ipdn.ru/gics/doc0/DT/2-kaz.htm>.
- Казанцева М. Н. Состояние городских популяций дремлика зимовникового (*Eriactis helleborine*) в Тюмени / М. Н. Казанцева // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. — СПб., 2011. — Т. 2. — С. 366–369.
- Карасева Т. А. Разнообразие половых типов цветковых растений пр иродной флоры Ростовской области / Т. А. Карасева, В. В. Федяева, Н. М. Черныш // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 116–120.
- Карманова И. В. Применение математических методов при изучении продуктивности и роста растений / И. В. Карманова // Количественные методы анализа растительности. — Уфа, 1974. — С. 155–158.
- Карманова И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений / И. В. Карманова. — М. : Наука, 1976. — 222 с.
- Карпенко К. К. Рідкісні та зникаючі види рослин у природно-заповідній мережі Сумського геоботанічного округу / К. К. Карпенко, О. С. Родінка, А. П. Вакал, І. В. Гончаренко // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття. — Канів, 2003. — С. 110–111.
- Карсон Р. Безмолвная весна / Р. М. Карсон. — М., 1962.
- Ким Д. О. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Д. О. Ким, Ч. У. Мьюллер, У. Р. Клекка и др. — М. : Финансы и статистика, 1989. — 215 с.
- Кириллова В. И. Оценка качества среды обитания в г. Чебоксары на основе флюктуирующей асимметрии березы повислой (*Betula pendula*) / В. И. Кириллова, Н. В. Логинов, В. В. Михайлов, Д. А. Соснов // Современные проблемы биологии, химии и экологии. — Чебоксары : ЧГПУ, 2006. — С. 163–168.
- Кирсанова О. Ф. Состояние ценопопуляций *Paeonia anomala* L. (Paeoniaceae) в заповеднике «Денежкин Камень» / О. Ф. Кирсанова // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. — Красноярск, 2011. — Т. 2. — С. 101–108.
- Киришин И. К. Экология прорастания семян / И. К. Киришин, Н. М. Ковриго, В. В. Туганаев и др. — Ижевск, 1979. — 99 с.
- Кияк В. Г. К методике картирования особей ценопопуляций растений в биогеоценологических исследованиях / В. Г. Кияк // Биоценологические исследования на Украине. — Львов, 1984. — С. 125–126.
- Кияк В. Особливості структури й життєздатності малих популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат / В. Кияк // Вісник Львівського ун-ту. — 2002. — Вип. 29. — С. 93–101. — (Серія «Біологія»).

- Кияк В. Малі популяції / В. Кияк // Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. Голубця і К. Малиновського. — Львів : Поллі, 2004. — С. 126–142.
- Кияк В. Малі популяції та їхня життєздатність / В. Кияк // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. — Львів : Меркатор, 2009. — С. 65–89.
- Кияк В. Г. Малі популяції рослин: проблеми і перспективи досліджень / В. Г. Кияк // Ботаніка та мікологія: проблеми і перспективи на 2011–2020 рр. — К., 2011. — С. 18–20.
- Кияк В. Г. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат / В. Г. Кияк, Ю. И. Кобив, Н. И. Сварник // Тезисы докладов Всесоюзного совещания. — М., 1988. — С. 227–229.
- Клименко Г. О. Популяція *Circaea alpina* L. в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» (Сумська область) / Г. О. Клименко // Матеріали міжнародної конференції «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин». — К. : Альтерпрес, 2010. — С. 87–89.
- Клименко Г. О. Онтогенетична структура ценопопуляцій рідкісних видів рослин на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» / Г. О. Клименко // Український ботанічний журнал. — 2011а. — Т. 68, № 5. — С. 663–671.
- Клименко Г. О. Рідкісний вид *Listera ovata* (L.) R. Вг. в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» / Г. О. Клименко // Матеріали всеукраїнської наукової конференції «Ботаніка та екологія: проблеми та перспективи на 2011–2020 роки», присвяченої 90-річчю від дня заснування Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного. — К. : Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, 2011б. — С. 68–70.
- Клименко Г. О. Порівняльна характеристика локальних ценопопуляцій *Pulsatilla patens* (L.) Mill. / Г. О. Клименко // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. — Львів, 2012а. — С. 66–67.
- Клименко Г. О. Рідкісний вид *Listera ovata* (L.) R. Вг. в Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» / Г. О. Клименко // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012б. — С. 195–200.
- Клименко Г. О. Фенотипічна мінливість деяких видів рідкісних рослин / Г. О. Клименко // Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології». — Ужгород, 2012в. — С. 143–144.
- Клименко Г. О. Особливості екологічних умов у місцезростання рідкісних видів рослин / Г. О. Клименко // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012г. — С. 107–110.
- Клименко Г. О. Особливості структури лісових та узлісних популяцій *Lilium martagon* L. у Новгород-Сіверському Поліссі / Г. О. Клименко, С. М. Панченко // Заповідна справа в Україні. — 2010. — Т. 16, вип. 2. — С. 14–19.
- Клименко Г. О. Шляхи вдосконалення охорони рідкісних видів рослин в Україні / Г. О. Клименко, Ю. А. Злобін, С. С. Белан // Ученые записки Таврического национального университета. — 2011. — Т. 24 (63), № 1. — С. 52–59.

- Кнорре А. А.* Использование измерений радиального прироста для оценки годичной продукции древостоев / А. А. Кнорре, А. В. Кирдянов, В. Б. Круглов, П. П. Силкин // Вестник Красноярского государственного ун-та. — 2005. — № 5. — С. 74–79.
- Кобів Ю. Й.* Типи і причини раритетності на прикладі видів рослин Українських Карпат / Ю. Й. Кобів // Український ботанічний журнал. — 2010. — Т. 67, № 6. — С. 832–844.
- Кобів Ю. Й.* Роль придатних мікроселищ у самовідновленні популяцій рідкісних видів рослин Карпат / Ю. Й. Кобів // Матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства. — Львів, 2011. — С. 212.
- Кобів Ю. Й.* Фактори впливу на популяції та оселища рідкісних видів рослин Українських Карпат / Ю. Й. Кобів // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012. — С. 110–112.
- Коваленко І. М.* Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. І. Онтогенетична структура / І. М. Коваленко // Український ботанічний журнал. — 2005. — Т. 62, № 5. — С. 707–714.
- Козерецька І. А.* Проект моніторингу рідкісних видів рослин України [Електронний ресурс] / І. А. Козерецька. — Режим доступу: <http://biomon.org/projects/botanic-group>.
- Комплексное использование земель Евразийских степей. Программа мониторинга охраняемых видов. — Луганск (2010–2015) // Mott McDonald, ICF. — 39 с.
- Конвенция о биологическом разнообразии: четвертый национальный доклад Украины. — К., 2010. — 80 с.
- Кондакова М. Ю.* Популяционная структура пасаммофитных однолетников нижнедонской флоры: автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : 03.02.08 — “Экология” / М. Ю. Кондакова. — Ростов н/Д, 2010. — 21 с.
- Кордюм Є. Л.* Фенотипічна пластичність у рослин: загальна характеристика, адаптивне значення, можливі механізми, відкриті питання / Є. Л. Кордюм // Український ботанічний журнал, 2001. — Т. 58, № 1. — С. 141–152.
- Кордюм Є. Л.* Фенотипічна пластичність та епігенетика / Є. Л. Кордюм // Ботаніка та мікологія: проблеми і перспективи на 2011–2020 рр. — К., 2011. — С. 21–23.
- Коржнев М. М.* Концептуальні основи природно-ресурсної моделі сталого розвитку України / М. М. Коржнев, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Міщенко та ін. — К. : РВПС, 2001. — 63 с.
- Коровин С. Е.* Переселение растений. Методические подходы к проведению работ / С. Е. Коровин, З. Е. Кузьмин, Н. В. Трулевич, А. Н. Швецов. — М. : МСХА, 2001. — 75 с.
- Коровякова Т. О.* Реагування популяцій лучного різнотрав'я на сінокосіння та випас в умовах заплавних луків р. Псел : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаніка» / Т. О. Коровякова. — К., 2012. — 24 с.

- Королюк А. Ю.** Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях / А. Ю. Королюк // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция : лекции. — Петрозаводск, 2007. — С. 176—197.
- Корчагин А. А.** Строение растительных сообществ / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. Т. 5. — Л. : Наука, 1976. — С. 7—313.
- Котов С. Ф.** Конкуренция и размерная структура ценопопуляций *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae Vent.) / С. Ф. Котов // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. — 2001. — Т. 14 (53). — № 1. — С. 43—49. — (Серия «Биология»).
- Котов С. Ф.** *Halimione pedunculata* (L.) Aell. (Chenopodiaceae) в ценопопуляциях разной плотности / С. Ф. Котов, Е. А. Калинушкина // Экология та ноосферология. — 2009. — Т. 20, № 1—2. — С. 172—180.
- Котов С. Ф.** Количественный анализ некоторых диагностических признаков *Salicornia perennans* Willd. / С. Ф. Котов, А. И. Репецкая, С. Н. Жалдак // Й. К. Пачоський та сучасна ботаніка. — Херсон : Айлант, 2004. — С. 114—120.
- Котов С. Ф.** Конкуренция и аллометрические соотношения растений в ценопопуляциях *Halimione pedunculata* (L.) Aell. / С. Ф. Котов, О. М. Грузинова // Ученые записки Таврического национального ун-та. — 2009. — Т. 22 (66), № 3. — С. 83—88.
- Крамаренко С. С.** Практикум по математическим методам в экологии [Электронный ресурс] / С. С. Крамаренко. — 2010. — Вып. 1—3. — Режим доступа : <http://www.ievbras.ru/ccostat/Kiril/default.htm>.
- Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / ред. И. М. Красноборов. — Кемерово, 2000. — 298 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). — М. : КМК, 2008. — 855 с.
- Красная книга Ульяновской области (растения) : в 2 т. / ред. Н. С. Раков. — Ульяновск : УлГУ, 2005. — Т. 2. — 220 с.
- Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы / ред. Н. С. Ксрыгин. — Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2005. — 450 с. [Электронный ресурс]. — Режим доступа : <http://www.plantarium.ru/page/redbooks.html>.
- Красовский С. Г.** «Эффект рук» и анализ морфометрических данных / С. Г. Красовский, Р. В. Новицкий // Тезисы докладов Международной Пушкинской школы-конференции молодых ученых. — Пушкино, 2005.
- Крестов П. В.** Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья / П. В. Крестов, В. П. Верхолат. — Владивосток : ДВО РАН, 2003. — 200 с.
- Крестов П. В.** Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии / П. В. Крестов, В. Ю. Баркалов, А. М. Омелько и др. // Комаровские чтения. — 2009. — Вып. 56. — С. 5—65.
- Кривошеев М. М.** Экология репродукции некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Южного Урала : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаника» / М. М. Кривошеев. — Уфа, 2012. — 15 с.

- Королюк А. Ю.** Использование экологических шкал в геоботанических исследованиях / А. Ю. Королюк // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция : лекции. — Петрозаводск, 2007. — С. 176–197.
- Корчагин А. А.** Строение растительных сообществ / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. Т. 5. — Л. : Наука, 1976. — С. 7–313.
- Котов С. Ф.** Конкуренция и размерная структура ценопопуляций *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae Vent.) / С. Ф. Котов // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. — 2001. — Т. 14 (53). — № 1. — С. 43–49. — (Серия «Биология»).
- Котов С. Ф.** *Halimione pedunculata* (L.) Aell. (Chenopodiaceae) в ценопопуляциях разной плотности / С. Ф. Котов, Е. А. Калинушкина // Экология та ноосферология. — 2009. — Т. 20, № 1–2. — С. 172–180.
- Котов С. Ф.** Количественный анализ некоторых диагностических признаков *Salicornia perennans* Willd. / С. Ф. Котов, А. И. Репецкая, С. Н. Жалдак // И. К. Пачоский та сучасна ботаніка. — Херсон : Айлант, 2004. — С. 114–120.
- Котов С. Ф.** Конкуренция и аллометрические соотношения растений в ценопопуляциях *Halimione pedunculata* (L.) Aell. / С. Ф. Котов, О. М. Грузинова // Ученые записки Таврического национального ун-та. — 2009. — Т. 22 (66), № 3. — С. 83–88.
- Крамаренко С. С.** Практикум по математическим методам в экологии [Электронный ресурс] / С. С. Крамаренко. — 2010. — Вып. 1–3. — Режим доступа : <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/default.htm>.
- Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / ред. И. М. Красноборов. — Кемерово, 2000. — 298 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). — М. : КМК, 2008. — 855 с.
- Красная книга Ульяновской области (растения) : в 2 т. / ред. Н. С. Раков. — Ульяновск : УлГУ, 2005. — Т. 2. — 220 с.
- Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы / ред. Н. С. Корытин. — Екатеринбург : Изд-во Уральского ун-та, 2005. — 450 с. [Электронный ресурс]. — Режим доступа : <http://www.plantarium.ru/page/redbooks.html>.
- Красовский С. Г.** «Эффект рук» и анализ морфометрических данных / С. Г. Красовский, Р. В. Новицкий // Тезисы докладов Международной Пушкинской школы-конференции молодых ученых. — Пушкино, 2005.
- Крестов П. В.** Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья / П. В. Крестов, В. П. Верхолат. — Владивосток : ДВО РАН, 2003. — 200 с.
- Крестов П. В.** Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии / П. В. Крестов, В. Ю. Баркалов, А. М. Омелько и др. // Комаровские чтения. — 2009. — Вып. 56. — С. 5–65.
- Кривошеев М. М.** Экология репродукции некоторых видов орхидных (Orchidaceae Juss.) Южного Урала : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаника» / М. М. Кривошеев. — Уфа, 2012. — 15 с.



- Крисаченко В. С.* Людина і біосфера / В. С. Крисаченко. – К. : Заповіт. – 1998. – 688 с.
- Критерии и категории Красного списка МСОП. Версия 3.1. – Швейцария, Гланд : МСОП, 2001. – 48 с.
- Кричфалуший В. В.* Биоэкология редких видов растений. На примере эфемероидов Карпат / В. В. Кричфалуший, В. И. Комендар. – Львов : Свит, 1990. – 160 с.
- Кричфалуший В. В.* Популяційна біологія рослин / В. В. Кричфалуший, Г. М. Мезев-Кричфалуший. – Ужгород, 1994. – 80 с.
- Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов / А. Г. Крылов. – Л. : Наука, 1984. – 181 с.
- Крылова И. Л.* Влияние интенсивности эксплуатации на ценопопуляции некоторых видов / И. Л. Крылова // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М., 1982. – С. 34–38.
- Крылова И. Л.* О фитоценологическом оптимуме и его критериях / И. Л. Крылова // Популяционная экология растений. – М., 1987. – С. 14–18.
- Куземко А. А.* Сучасний стан та завдання охорони лучної рослинності в умовах *ex situ* / А. А. Куземко // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. – К. : Паливода, 2012. – С. 259–262.
- Кузнецов О. Л.* Редкие виды и растительные сообщества болот Карелии и их охрана / О. Л. Кузнецов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. – 2008. – Ч. 5. – С. 177–179.
- Куликов П. В.* Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны / П. В. Куликов, Е. Г. Филиппов // Эмбриология цветковых растений. – СПб. : Мир и семья, 2000. – Т. 3. Системы репродукции. – С. 510–513.
- Куприюшина Л. В.* Віталітетна структура ценопопуляцій *Caragana scythica* Pojark. (Fabaceae) на південному сході країни / Л. В. Куприюшина // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. – К. : Альтерпрес, 2010. – С. 119–122.
- Курченко Е. И.* Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяций тонкой полевицы / Е. И. Курченко // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М. : МГПИ, 1974. – С. 70–87.
- Кучер Е. Н.* Затраты на производство цветков и плодов у некоторых видов орхидных Крыма / Е. Н. Кучер, В. В. Назаров, Л. П. Вахрушева // Бюллетень Ботанического сада. – Краснодар, 1998. – № 7. – С. 94–98.
- Кучер Е. Н.* Аутоэкологические особенности вариативности морфометрических параметров особи *Dactylorhiza romana* (Seb.) Soo / Е. Н. Кучер, Л. П. Вахрушева // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2004. – С. 90–96.
- Лаврус В.* Золотое семя [Электронный ресурс] / В. Лаврус. – 2007. – Режим доступа : <http://n-t.ru/tp/iz/zs.htm>.
- Лайус Д. Л.* Флюктуирующая асимметрия и случайная онтогенетическая изменчивость в популяционных исследованиях: история, достижения, проблемы,

- перспективи / Д. Л. Лайус, Д. Х. Грэм, М. В. Католикова, А. О. Юрцева // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. – 2009. – Серия 3, вып. 3. – С. 98–110.
- Лебедева Н. В. География и мониторинг биоразнообразия / Н. В. Лебедева, Д. А. Криволюцкий, Ю. Г. Пузаченко и др. – М.: НУМЦ, 2002. – 255 с.
- Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М.: МГУ, 1957. – 358 с.
- Левина Р. Е. К методике изучения распространения семян и плодов (диссеминация) / Р. Е. Левина // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 144–162.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1971. – 95 с.
- Левина Р. Е. Семенная продуктивность райграсса высокого в культуре / Р. Е. Левина // Растительные ресурсы. – 1982. – Т. 18, № 1. – С. 33–40.
- Леонова Т. В. Оценка ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. в различных эколого-ценотических условиях / Т. В. Леонова // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. – Кострома, 2011. – Т. 1. – С. 149–153.
- Лопандя А. В. Основы ГИС и цифрового тематического картографирования / А. В. Лопандя, В. А. Немтинов – Тамбов: ФГБОУ, 2011. – 75 с.
- Лоя В. В. Сучасний стан популяцій *Dactylorhiza majalis* (Reichenb.) P.F.Hunt ex Sum. на Закарпатті / В. В. Лоя // Фіторізноманіття Карпат: сучасний стан, охорона та відтворення. – Ужгород: Ліра, 2008. – С. 101–103.
- Лукаш О. В. Критерії відбору видів до списку регіонально рідкісних судинних рослин Чернігівської області / О. В. Лукаш // Заповідна справа в Україні. – 2008. – Т. 14, вип. 1. – С. 6–9.
- Лукаш О. В. Біоморфологічна структура флори Східного Полісся у контексті соціологічної цінності / О. В. Лукаш // Інтродукція рослин. – 2009. – № 1. – С. 10–17.
- Лукаш А. В. Редкие и охраняемые растения Полесья (Польша, Беларусь, Украина, Россия) / А. В. Лукаш, Т. Л. Андриенко. – К.: Фитосоциоцентр, 2011. – 168 с.
- Лысякова Н. Ю. Анатомо-морфологические и эмбриологические особенности некоторых видов семейства Orchidaceae Juss. / Н. Ю. Лысякова, Н. Н. Харамим, С. В. Полякова // Ученые записки Таврического национального ун-та. – 2006. – Т. 19 (58), № 4. – С. 142–150. – (Серия «Биология и химия»).
- Любарский Е. Л. Популяционное поле и его анализ / Е. Л. Любарский // Доклады 5-го делегатского съезда ВБО. – К., 1973. – С. 13–14.
- Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз / Е. Л. Любарский. – Казань: КГУ, 1976. – 157 с.
- Любарский Е. Л. К исследованию механизмов устойчивости существования ценопопуляций в фитоценозе / Е. Л. Любарский // Перспективы теории фитоценологии. – Тарту, 1988. – С. 183–186.
- Любинець І. П. Динамічні тенденції структури ценопопуляції *Lilium martagon* L. на території Яворівського національного природного парку / І. П. Любинець //

- Лісове господарство, лісова, паперова і деревообробна промисловість. — Вип. 31. — Львів, 2006. — С. 104–107.
- Малецкий С. И.* Эпитгенетические и синергические формы наследования репродуктивных признаков у растений / С. И. Малецкий // Журнал общей биологии. — 2004. — Т. 65, № 2. — С. 116–135.
- Малиновський К. А.* Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / К. А. Малиновський, Й. В. Царик, Г. Г. Жилиєв та ін. — К. : Наукова думка, 1998. — 175 с.
- Малиновський К. А.* Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат / К. А. Малиновський, Й. В. Царик, В. Кияк, Ю. Нестерук. — Львів : Ліга-Прес, 2002. — 76 с.
- Маляевский А. Л.* Отчет по теме „Разработка и создание кадастра редких, эндемичных и реликтовых видов растений и животных бассейна озера Байкал» / А. Л. Маляевский, И. П. Овчинников, П. С. Базаров и др. — Иркутск, 1999. — 30 с.
- Марков М. В.* Популяционная биология растений / М. В. Марков. — Казань : Изд-во Казанского государственного ун-та, 1986. — 109 с.
- Марков М. В.* Репродуктивное усилие у растений / М. В. Марков, Е. Н. Плещинская // Журнал общей биологии. — 1987. — Т. 48, № 1. — С. 77–83.
- Мартынов А. С.* Редкие виды животных и растений в России / А. С. Мартынов, В. Г. Виноградов, В. В. Артюхов [Электронный ресурс]. — 1998. — Режим доступа : <http://www.sci.aha.ru/ATL/ra21d.htm>.
- Марценюк І. М.* Віталітетна характеристика ценопопуляцій видів роду *Allium* L. на території Миколаївської області / І. М. Марценюк // Черноморський ботанічний журнал. — 2009. — Т. 5, № 2. — С. 219–223.
- Мар'юшкина В. Я.* Порівняльна адаптивна стратегія деяких інвазійних та індигенних видів / В. Я. Мар'юшкина, В. В. Гриценко, Н. П. Дідик // Український фітоценологічний збірник. — 2008. — Вип. 24. — С. 103–109. — (Серія С).
- Маслов А. А.* Пространственно-временная динамика популяций лесных растений и проверка «карусельной модели» на примере сосняка-черничника / А. А. Маслов // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. — 2001. — Т. 106, № 5. — С. 59–65.
- Медведев В. И.* Экологическое сознание / В. И. Медведев, А. А. Алдашева. — М. : Логос, 2001. — 384 с.
- Мельник В. І.* Рідкісні види рослин у лісових культурфітоценозах України / В. І. Мельник // Тези доповідей IX з'їзду УБТ. — К. : Наукова думка, 1992. — С. 149.
- Мельник В. И.* Редкие виды флоры равнинных лесов Украины / В. И. Мельник. — К. : Фитосоциентр, 2000. — 211 с.
- Мельник В. І.* Рідкісні види флори рівнинних лісів України / В. І. Мельник // Матеріали XI з'їзду УБТ. — Х. : НАНУ, 2001. — С. 236.
- Мельник В. І.* Нові місцезнаходження рідкісних видів флори Придніпровської височини / В. І. Мельник, О. І. Шиндер, С. Я. Діденко // Український ботанічний журнал. — 2010. — Т. 67, № 3. — С. 425–431.
- Мизун Ю. Г.* Озоновые дыры: мифы и реальность / Ю. Г. Мизун. — М. : Мысль, 1993. — 287 с.

- Микула О. Я. Кадастр природных ресурсов / О. Я. Микула, М. Г. Ступень, В. Ю. Пересоляк. — Львів: Новий Світ — 2000, 2006. — 192 с.
- Милютин Л. И. Особенности краевых популяций древесных растений / Л. И. Милютин // Экология популяций. — М., 1988. — Ч. 1. — С. 51–53.
- Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б. М. Миркин. — М.: Наука, 1985. — 136 с.
- Миркин Б. М. Эволюция экологического мировоззрения в XX веке: сциентизм — алармизм — экологический оптимизм / Б. М. Миркин. — Уфа: Мин-во охраны окружающей среды, 1995. — 9 с.
- Миркин Б. М. Экологические аспекты обеспечения продовольственной безопасности / Б. М. Миркин // Соросовский образовательный журнал. — 1997. — № 2. — С. 28–33.
- Миркин Б. М. Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — Уфа: Гилем, 1998. — 413 с.
- Миркин Б. М. Сценарии перехода к устойчивому развитию / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова // Экология и жизнь. — 2002. — № 5. — С. 36–40.
- Миркин Б. М. Биологическое разнообразие и принципы его сохранения / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — Уфа, 2004. — 124 с.
- Миркин Б. М. Курс лекций по устойчивому развитию / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — М.: Тайдекс Ко, 2005. — 248 с.
- Миркин Б. М. Проблемы устойчивого развития: мир, Россия, Башкортостан / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, Р. М. Хазиахметров. — Уфа: Гилем, 2011. — 340 с.
- Миркин Б. М. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова // Успехи современной биологии. — 2012а. — Т. 132, № 3. — С. 227–238.
- Миркин Б. М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. — Уфа: Гилем, 2012б. — 488 с.
- Миронова Л. П. Популяционное изучение редких растений в Карадагском заповеднике / Л. П. Миронова, В. Г. Шатко // Редкие виды растений в заповедниках. — М., 1987. — С. 95–108.
- Михайлова Н. В. Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) / Н. В. Михайлова, Н. Е. Богданова, А. В. Михайлов // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. — 2006. — Т. 111, вып. 1. — С. 37–44.
- Мовчан Я. І. Екомережа України: обґрунтування структури та шляхів втілення / Я. І. Мовчан // Конвенція про біологічне розмаїття: громадська обізнаність і участь. — К.: Стилюс, 1997. — С. 98–110.
- Моисеев Н. Н. Цивилизация XXI века и система «учитель» / Н. Н. Моисеев // Звезда. — 1995. — № 5. — С. 147–155.
- Мокин А. А. Проявление онтогенетической тактики *Phragmites australis* L. в неблагоприятных условиях / А. А. Мокин // Вестник Оренбургского государственного ун-та. — 2009. — № 6. — С. 252–253.
- Мокин А. А. Влияние уровня загрязнения на проявление различных типов онтогенетических тактик на примере некоторых признаков *Salix alba* L. /

- А. А. Мокин, А. Ю. Кулагин // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1(6). – С. 1501–1503.
- Монастырева А. Д. Онтогенетические тактики и стратегия *Rusciniella tenuiflora* в условиях Центральной Якутии / А. Д. Монастырева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. – Йошкар-Ола ; Пушкино, 2008. – С. 359–361.
- Морозова Г. Ю. Мониторинг фитопопуляций редких видов / Г. Ю. Морозова / Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. – Пенза, 2008. – Ч. 1. – С. 133–134.
- Морозова Г. Ю. Виталитетная структура популяций древесных растений в урбанизированной среде / Г. Ю. Морозова // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. – СПб., 2011. – Т. 2. – С. 159–161.
- Муковнина З. П. Анализ интродукционной устойчивости охраняемых растений природной флоры Центрального Черноземья / З. П. Муковнина // Вестник Воронежского государственного ун-та. – 2010. – № 2. – С. 66–69. – (Серия «География, геоэкология»).
- Муллабаева Э. З. Онтогенетические тактики и стратегия выживания *Tulipa biebersteiniana* и *Fritillaria ruthenica* в условиях Южного Урала / Э. З. Муллабаева // Особи и популяции – стратегии жизни. – Уфа, 2006. – Ч. 1. – С. 168–174.
- Муллабаева Э. З. Онтогенетические тактики и стратегия выживания *Iris sibirica* L. в условиях Южного Урала / Э. З. Муллабаева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. – Йошкар-Ола ; Пушкино, 2008. – С. 361–362.
- Муллабаева Э. З. Некоторые характеристики ценопопуляций *Lilium martagon* L. на Южном Урале / Э. З. Муллабаева, А. В. Фатыхова // Вестник Оренбургского государственного ун-та. – 2009. – Вып. 6. – С. 258–260.
- Наконечная О. В. Репродуктивная биология *Aristolochia manchuriensis* (Aristolochiaceae) в условиях интродукции / О. В. Наконечная, О. Г. Корень, С. В. Нестерова и др. // Растительные ресурсы. – 2005. – Т. 41, № 3. – С. 14–25.
- Наседкин Е. И. Сезонное распределение пестицидов во взвешенном веществе Черного моря / Е. И. Наседкин, Н. П. Осокина, А. Н. Иванова // Геология и полезные ископаемые Мирового океана, 2009. – № 1. – С. 80–86.
- Нахшина Е. П. Микроэлементы в водохранилищах Днепра / Е. П. Нахшина. – К. : Наукова думка, 1993. – 160 с.
- Науманн С. Сближение с природоохранной политикой Европейского Союза (ЕС) / С. Науманн. – Берлин : Ecologic, 2008. – 30 с.
- Наумов Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. – М. : Высшая школа, 1963. – 618 с.
- Наумова Л. Г. Основы популяционной экологии растений / Л. Г. Наумова, Ю. А. Злобин. – Уфа : Изд-во БГПУ, 2009. – 88 с.
- Негребов О. П. Проблемы региональной стратегии сохранения биоразнообразия / О. П. Негребов // Вестник ВГУ. – 2000. – С. 112–117. – (Серия «Химия, биология»).

- Нецветаев А. Г.* О сохранении биологического разнообразия России / А. Г. Нецветаев // Проблемы охраны среды и природных ресурсов. – 2000. – № 11 – С. 25–38.
- Никифоров В. В.* Основные принципы организации мониторинговых исследований в Среднем Приднестровье / В. В. Никифоров // Вісник Дніпропетровського університету. – 2000. – Вип. 7. – С. 45–48. – (Серія «Біологія. Екологія»).
- Николаенко В. В.* Анатомио-морфологические особенности развития листового аппарата декоративной земляники под влиянием условий окружающей среды / В. В. Николаенко // Ученые записки Таврического национального университета. – 2010. – Т. 23 (62), № 2. – С. 131–141. – (Серия «Биология и химия»).
- Новиковский А.* Обзор программных средств, используемых для анализа геоботанических данных / А. Новиковский // Вестник Института биологии Коми научного центра УО РАН. – 2005. – № 3. – С. 1–6.
- Новикова Т. И.* Сохранение редких и полезных растений в коллекции *in vitro* Центрального Сибирского ботанического сада / Т. И. Новикова, А. Ю. Набисва, Т. В. Полубоярова // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12, № 4. – С. 564–572.
- Овчинников А. Е.* Применение дискриминантного анализа для решения задач прогнозирования жизнеспособности деревьев / А. Е. Овчинников, Н. Ф. Овчинникова // Труды XIII Международной конференции по эвентологической математике и смежным вопросам. – Красноярск, 2009. – С. 135–139.
- Одум Ю.* Экология : в 2 т. / Ю. Одум ; пер. с англ. – М. : Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
- Олейникова Е. М.* Классификация моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области / Е. М. Олейникова // Вестник Воронежского государственного ун-та. – 2010. – № 1. – С. 99–106. – (Серия «Химия, биология, фармация»).
- Олейникова Е. М.* Пространственная структура ценопопуляций *Chondrilla juncea* L. (Asteraceae) / Е. М. Олейникова, О. В. Ильичева // Вестник Воронежского государственного ун-та. – 2009. – № 2. – С. 110–115. – (Серия «Химия, биология, фармация»).
- Онищенко В. А.* Представленість раритетних видів судинних рослин у національних природних парках України / В. А. Онищенко, Т. Л. Андрієнко, В. С. Остапко та ін. // Український ботанічний журнал. – 2002. – Т. 59, № 4. – С. 476–486.
- Онищенко В. А.* Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України / В. А. Онищенко, Т. Л. Андрієнко (ред.). – К. : Фітосоціоцентр, 2012. – 406 с.
- Орлов О. О.* Забезпеченість охорони видів судинних рослин, занесених до III видання Червоної книги України в об'єктах природно-заповідного фонду Житомирської області / О. О. Орлов // Вісник Житомирського національного агроєкологічного ун-ту. – 2009. – № 1. – С. 3–4.
- Остапко В. М.* Эйдологические, популяционные и ценогические основы фитосоциологии на юго-востоке Украины / В. М. Остапко. – Донецк : Лебедь, 2005. – 408 с.

- Остапко В. М. Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / В. М. Остапко, В. П. Коломийчук (ред.). — К. : Альтерпрес, 2012. — 276 с.
- Пааль Я. Л. Горизонтальная структура ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в подзоне средней тайги (Карельская АССР) / Я. Л. Пааль, Т. В. Пааль, С. Ф. Колодяжний // Растительные ресурсы. — 1989. — Вып. 3. — С. 353–365.
- Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия — новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов / И. Я. Павлинов // Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. — СПб., 2001. — С. 65–91.
- Павлинов И. Я. Принципы и методы геометрической морфометрии / И. Я. Павлинов, Н. Г. Микешина // Журнал общей биологии. — 2002. — Т. 63, № 6. — С. 473–493.
- Павлов Д. С. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития / Д. С. Павлов, Б. Р. Стриганова, Е. Н. Букварева, Ю. Ю. Дребуадза. — М. : Институт устойчивого развития, 2009. — 84 с.
- Павлова М. А. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков *Ornithogalum refractum* Schlecht. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины / М. А. Павлова // Промышленная ботаника. — 2009. — Вып. 9. — С. 164–168.
- Панченко С. М. Вплив зональних та ценотичних чинників на морфометричні параметри *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank / С. М. Панченко // Науковий вісник Чернівецького ун-ту. — 1996. — Вип. 298. — С. 136–142.
- Панченко С. М. Неразрушающие методы морфометрического анализа редких растений и их применение на примере *Huperzia selago* (Huperziaceae) / С. М. Панченко // Заповідна справа в Україні. — 2007а. — Т. 13, вип. 1–2. — С. 106–110.
- Панченко С. М. Причины відмінностей клонів *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank a. Mart. (Huperziaceae) гірської та рівнинної популяцій / С. М. Панченко // Український ботанічний журнал. — 2007б. — Т. 64, № 5. — С. 660–666.
- Панченко С. М. Вплив умов року на морфометричні параметри видів Orchidaceae у Новгород-Сіверському Поліссі / С. М. Панченко // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобального стратегічного збереження рослин. — К. : Альтерпрес, 2010. — С. 164–168.
- Панченко С. М. Методи картування при вивченні екології популяції рідкісних видів рослин / С. М. Панченко // Український ботанічний журнал. — 2011. — Т. 68, № 5. — С. 672–685.
- Панченко С. Структура популяцій рослин на узліссях соснових лісів зеленомохових в умовах Новгород-Сіверського Полісся / С. Панченко, О. Черноус // Збірник наукових праць Полтавського державного педагогічного ун-ту. — Полтава, 2009. — Вип. 1. — С. 21–24. — (Серія «Екологія, біологічні науки»).
- Паньків Н. Є. Структура локальних популяцій модельного виду *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) як індикатор антропогенної динаміки фітосистем Поділля [Електронний ресурс] / Н. Є. Паньків. — 2004. — Режим доступу: <http://www.ecoinst.lviv.ua/b6-2004/rs20.pdf>.

- Паньків Н. Є. Стратегія популяцій *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) в умовах різного стану фітосистем на Поділлі / Н. Є. Паньків // Матеріали ХІІ з'їзду УБТ. — Одеса, 2006. — С. 146.
- Папонова И. Т. К вопросу об экологическом мониторинге сон-травы в Прикарпатье / И. Т. Папонова // Биологические основы регуляции роста и развития растений. — Пермь, 1985. — С. 102—110.
- Парникоза И. Ю. Опыт правовой защиты видов, занесенных в Красную книгу, вне охраняемых природных территорий / И. Ю. Парникоза // Степной бюллетень. — 2010. — № 29. — С. 38—40.
- Парникоза І. Ю. Популяція *Eupactis hellaborine* (L.) Crantz. Святошкінського лісу / І. Ю. Парнікоза, П. В. Гільчук // Український фітоценологічний збірник. — 2001. — Вип. 1 (17). — С. 1—3. — (Серія А).
- Парнікоза І. Ю. Раритетна флора / І. Ю. Парнікоза, М. С. Шевченко, Д. М. Іноземцева та ін. — К., 2008. — 132 с.
- Парсон Р. Природа предьявляет счет / Р. Парсон. — М., 1969. — 568 с.
- Парфенов В. И. Состояние и перспективы изучения биоразнообразия растительного и животного мира особо охраняемых территорий / В. И. Парфенов // Беловежская Пуща на рубеже третьего тысячелетия. — Минск, 1999. — С. 36—39.
- Пархісенко Л. В. Особливості рекреаційної та культурно-освітньої діяльності національних природних парків / Л. В. Пархісенко // Організація та проведення екологічних таборів. — Суми, 2002. — 40 с.
- Пархоменко В. М. Возрастная и виталитетная структура ценопопуляций *Hureticum perforatum* L. на территории национального парка «Хвалынский» / В. М. Пархоменко, А. С. Кашин // Самарская лука: проблемы региона и глобальной экологии. — Самарская лука. — 2009. — Т. 18, № 2. — С. 196—202.
- Парчук Г. В. Території природно-заповідного фонду України як елементи Пан-Європейської екомережі / Г. В. Парчук // Науковий вісник Українського державного лісотехнічного ун-ту. — 2004. — Вип. 14.8. — С. 46—51.
- Пашкевич М. А. Экологический мониторинг / М. А. Пашкевич, В. Ф. Шуйский. — СПб., 2002. — 89 с.
- Пащенко В. Зонально-регіональний огляд природних ландшафтів рівнинної території України / В. Пащенко // Розбудова екомережі України. — К., 1999. — С. 26—37.
- Петрова Л. М. Екологічні засади збереження рослин: рідкісні та зникаючі види / Л. М. Петрова, С. В. Петров // Збірник науково-технічних праць Національного лісотехнічного ун-ту. — 2007. — Вип. 17.6. — С. 14—19.
- Печуркин Н. С. Популяционные аспекты эндемизма / Н. С. Печуркин, А. А. Бозучаров, А. М. Гладченко // Тезисы докладов всесоюзной научной конференции. — Иркутск, 1988. — Ч. 1. — С. 25.
- Плотникова И. А. Состояние популяций видов рода *Listera* (Orchidaceae) в Печерско-Ильчском заповеднике (Республика Коми, Россия) / И. А. Плотникова // Актуальные проблемы ботаники та екології. — К. : ФСЦ, 2007. — С. 167—169.



- Полянская М. А.* Экологическое разнообразие ценопопуляций подмаренника трехцветного (*Galium triflorum* Michx.) / М. А. Полянская // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. – Кострома, 2011. – Т. 1. – С. 174–175.
- Пономарев А. Н.* Изучение цветения и опыления растений / А. Н. Пономарев // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 9–19.
- Пономарев А. Н.* О постановке и направлениях антэкологических исследований / А. Н. Пономарев // Ученые записки Пермского ун-та. – 1970. – № 206. – С. 3–10. – (Серия «Биология»).
- Попадюк Р. В.* Критерии выбора ООПТ / Р. В. Попадюк, В. Н. Коротков, О. В. Смирнова и др. // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. – М.: Центр охраны дикой природы, 1999. – Вып. 1. – С. 15–23.
- Попкова Л. Л.* Возрастная структура популяций редких видов орхидных флоры Крыма и их охрана / Л. Л. Попкова // Популяционная экология растений: современный стан, точки роста. – Суми: СНАУ, 2012. – С. 315–320.
- Примак Р. Б.* Основы сохранения биоразнообразия / Р. Б. Примак. – М.: НУМЦ, 2002. – 256 с.
- Прокопів А.* Підходи до структурного аналізу адаптаційної стратегії рослин / А. Прокопів // Вісник Київського національного ун-ту. – 2010. – № 28. – С. 34–36.
- Протасов А. А.* Концепция жизненных стратегий: к вопросу о значимости видов в сообществе / А. А. Протасов // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 5–16.
- Пушай Е. С.* Современное состояние популяций орхидных в пределах Вышневолоцкого-Новоторжского вала Тверской области / Е. С. Пушай, С. М. Деметьева // Вестник Тверского государственного ун-та. – 2007. – Вып. 8. – С. 100–104. – (Серия «Биология, экология»).
- Пушкарева О. В.* Стратегия жизни *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. / О. В. Пушкарева // Известия Самарского научного центра РАН, 2011. – Т. 13, № 5 (2). – С. 103–105.
- Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т. А. Работнов // Проблемы ботаники. – М.; Л.: Наука, 1950. – С. 465–483.
- Работнов Т. А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 20–40.
- Работнов Т. А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 132–145.
- Работнов Т. А.* Луговедение / Т. А. Работнов. – М.: МГУ, 1974. – 384 с.
- Радыгина В. И.* База данных редких и охраняемых растений и животных Орловской области / В. И. Радыгина, М. В. Грабилина, О. М. Пригоряну и др. // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. – Кострома, 1998. – Ч. 2. – С. 41–42.

- Разжевайкин В. Н.* Оценка уровня адаптации травянистых видов в условиях стресса методом корреляционной адаптометрии [Электронный ресурс] / В. Н. Разжевайкин, М. И. Шпитонков. – 2007. – Режим доступа : <http://adaptometry.nard.ru/tra.pdf>.
- Райс Э.* Аллелопатия / Э. Райс. – М. : Мир, 1978. – 392 с.
- Ракова М. В.* Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь» / М. В. Ракова. – Владивосток : Дальнаука, 1992. – 175 с.
- Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л. Г. Раменский. – М. : Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
- Раменский Л. Г.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижииков, Н. А. Антипов. – М. : Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
- Расевич В. В.* Віталітетний аналіз гербарних зразків *Daphne taurica Kotov* / В. В. Расевич // Актуальні проблеми дослідження та збереження фіторізноманіття. – К., 2005. – С. 69–70.
- Реймерс Н. Ф.* Экология. Теории, законы, принципы и гипотезы / Н. Ф. Реймерс. – М. : Россия молодая, 1994. – 367 с.
- Репецкая А. И.* Конкуренция и динамика аллометрии у растений в ценопопуляциях *Salicornia europaea L.* / А. И. Репецкая, С. Ф. Котов // Ученые записки Таврического национального ун-та. – 2001. – Вып. 12 (51), № 2. – С. 1–5.
- Решетюк О. В.* Стан популяцій *Cypripedium calceolus l.* на заході України / О. В. Решетюк // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. – Суми : СНАУ, 2012. – С. 261–267.
- Ригер Р.* Генетический и цитогенетический словарь / Р. Ригер, А. Михаэлис. – М. : Колос, 1967. – 607 с.
- Рогова Т. В.* Электронные базы фитоиндикационных данных в системах оценки состояния природных экосистем и ведения кадастров биоразнообразия / Т. В. Рогова, В. Е. Прохоров, Г. А. Шайхутдинова, Б. Р. Шагиев // Ученые записки Казанского государственного ун-та. – 2010. – Т. 152, № 1. – С. 174–184.
- Родин Л. Е.* Экологические основы охраны растительных ресурсов пустынь / Л. Е. Родин, Ю. М. Мирошниченко // Проблемы освоения пустынь. – 1978. – № 6. – С. 10–14.
- Ростова Н. С.* Корреляции: структура и изменчивость / Н. С. Ростова. – СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002. – 308 с.
- Ростова Н. С.* Перспективы исследования общей и согласованной изменчивости / Н. С. Ростова // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. – Казань, 2006. – С. 1–2.
- Роун Ш.* Озоновый кризис: пятнадцатилетняя эволюция неожиданной глобальной опасности / Ш. Роун. – М. : Мир, 1993. – 320 с.
- Рубцова Т. А.* Мониторинг редких видов сосудистых растений в Еврейской автономной области / Т. А. Рубцова, Н. В. Зайцева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники начала XXI века (Петрозаводск, 2008). – Ч. 3. – С. 383–385.

- Руденко С. С. Зависимость типа жизненной стратегии растений от условий среды / С. С. Руденко, Т. В. Морозова // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем. — Белгород, 2004. — С. 186—187.
- Русина Г. В. Популяционно-количественный мониторинг редких видов растений как метод их изучения, охраны и индикации антропогенных нагрузок / Г. В. Русина // Актуальные вопросы ботаники в СССР. — Алма-Ата : Наука, 1988. — С. 437.
- Ручин А. Б. Курс лекций по экологии популяций и сообществ / А. Б. Ручин. — Саранск : МордГУ, 2006. — 88 с.
- Рысин Л. П. Мониторинг флоры и растительности в природных резерватах / Л. П. Рысин // Тезисы докладов VII делегатского съезда ВБО. — Л. : Наука, 1983. — С. 303—304.
- Санданов Д. В. Оценка состояния ценопопуляций восточноазиатских видов растений в различных частях ареала / Д. В. Санданов // Растительный мир Азиатской России. — 2010. — № 2 (6). — С. 80—87.
- Сафаргалина А. Т. Проявление стратегии жизни *Atriplex patula* L. в онтогенезе / А. Т. Сафаргалина, С. А. Хусаинова, А. Р. Ишбирдин // Известия Самарского научного центра РАН. — 2011. — Т. 13, № 5 (2). — С. 112—114.
- Селедец В. П. Концепция экологического ареала вида в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России / В. П. Селедец // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. — 2010. — Вып. 7. — С. 23—38.
- Семиренко Л. В. Популяционно-биологические исследования и Красная книга Беларуси / Л. В. Семиренко, Р. Ю. Блажевич, Н. В. Швец // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. — Кострома, 1998. — Ч. 2. — С. 43—44.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. — М. : Сов. наука, 1952 — 392 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. — М. : Высшая школа, 1962. — 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение / И. Г. Серебряков // Полевая геоботаника. — М. ; Л. : Наука, 1964. — Т. 3. — С. 146—205.
- Сидорова О. В. Характеристика ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. на территории Беломорско-Кулойского плато (Архангельская обл.) / О. В. Сидорова // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 193—198.
- Синская Е. Н. Об уровнях группового приспособления в растительных популяциях / Е. Н. Синская // Проблема популяций у высших растений. — Л. : ВИР, 1961. — С. 54—69.
- Сіренко Т. В. Особливості поширення, еколого-ценотична приуроченість, чисельність і вікова структура ценопопуляцій *Symbochasma borysthena* (Pall. ex Schl.) Klotov et Zoz. у басейні Базавлука (Дніпропетровська обл.) / Т. В. Сіренко // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. — Львів, 2012. — С. 102—103.

- Ситник К. М.* Передбачення і прогноз в ботаніці / К. М. Ситник // Український ботанічний журнал. – 2003. – Т. 60, № 4. – С. 383–365.
- Ситник К. М.* Біотична різноманітність : стан і перспективи вивчення, збереження і збагачення / К. М. Ситник // Ботаніка і мікологія: проблеми і перспективи на 2011–2020 рр. – К., 2011. – С. 28–29.
- Сікура Й. Й.* Збереження біологічного різноманіття охороняємих видів флори України за допомогою біотехнологічного методу / Й. Й. Сікура, О. М. Шиша // Матеріали XI з'їзду УБТ. – Х.: НАНУ, 2001. – С. 253.
- Скибіцька М. І.* Збереження ex situ рідкісних видів природної флори України / М. І. Скибіцька, М. Г. Могиляк // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. – К.: Паливода, 2012. – С. 296–299.
- Скляр В. Г.* Один з напрямків оптимізації екологічної мережі Сумщини / В. Г. Скляр, Ю. Л. Скляр // Матеріали науково-практичної конференції викладачів, аспірантів та студентів СНАУ. – Суми, 2002. – С. 20.
- Скляр В. Г.* Системний підхід до оптимізації охорони природних комплексів / В. Г. Скляр, Ю. Л. Скляр // Український ботанічний журнал. – 2003. – Т. 60, № 4. – С. 388–396.
- Скляр В. Г.* Структура природно-заповідного фонду та методичні аспекти ведення кадастрових робіт / В. Г. Скляр, І. І. Кураш, Ю. М. Возний, Ю. Л. Скляр. – Суми, СНАУ, 2007. – 122 с.
- Скляр В. Г.* Пріоритетні питання ведення кадастру природно-заповідного фонду / В. Г. Скляр, Ю. М. Возний, Ю. Л. Скляр, Т. В. Медина // Вісник СНАУ. – 2010. – Вип. 4 (19). – С. 10–15.
- Скляр В. Г.* Розмірна структура деревостанів сосни звичайної в лісах Новгород-Сіверського Полісся / В. Г. Скляр // Ученые записки Таврического национального ун-та им. В. И. Вернадского. – 2011. – Т. 24 (63), № 4. – С. 292–302.
- Скляр В. Г.* Розмірні параметри та розмірна структура деревостанів дуба звичайного в лісах Новгород-Сіверського Полісся / В. Г. Скляр // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту : збірник наукових праць за матеріалами міжнародного інтернет-симпозіуму. – Суми : СНАУ, 2012. – С. 219–229.
- Скляр В. Г.* Біологічні дослідження як складова кадастру природно-заповідного фонду України / В. Г. Скляр, Ю. Л. Скляр // X Міжнародні біологічні читання. – Миколаїв, 2010. – Вип. 10. – С. 248–287.
- Скляр В. Г.* Кадастр природно-заповідного фонду України как актуальная научная разработка / В. Г. Скляр, Ю. Л. Скляр // Настоящи изследвания и развитие – 2011 : материалы за VII междунар. науч.-практична конф. – София : «БялГРАД-БГ» ООД, 2011. – Т. 12. – С. 65–67.
- Скляр М. Ю.* Застосування популяційного аналізу в екологічному моніторингу / М. Ю. Скляр, Г. О. Клименко, В. Г. Скляр // Тези доповідей III Всеукраїнської студентської наукової конференції «Екологічна безпека довкілля. Проблеми та шляхи вирішення». – Ужгород : Вид-во УжНУ, 2009а. – С. 22.

- Скляр М. Ю. Популяційний аналіз як складова екологічного моніторингу / М. Ю. Скляр, Г. О. Клименко, Ю. Л. Скляр // Збірка доповідей VIII Міжнародної наукової конференції «Охорона навколишнього середовища та раціональне використання природних ресурсів». — Донецьк : ДонТУ, ДонНУ, 2009б. — Т. 2. — С. 200—201.
- Скляр Ю. Л. Редкие и охраняемые водные растения поймы Десны / Ю. Л. Скляр // Актуальні проблеми створення Деснянсько-Старогутського національного парку та шляхи їх вирішення : матеріали наук.-практ. семінару. — К., 1998. — С. 77—79.
- Скляр Ю. Л. Популяційна структура *Nymphaea candida* J. et C. Presl басейну Десни в межах Північного Сходу України / Ю. Л. Скляр // Український ботанічний журнал. — 2006а. — Т. 63, № 4. — С. 495—501.
- Скляр Ю. Л. Характеристика ценопопуляцій *Trapa natans* L. s. l. у Національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» / Ю. Л. Скляр // Сучасні проблеми геоекології та раціонального природокористування лівобережної України : матеріали Всеукр. наук.-практ. конф., присвяченої 160-річчю з дня народження В. В. Докучаєва. — Суми. — 2006б. — С. 2007—212.
- Скляр Ю. Л. Віталітетна структура ценопопуляцій *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze (Menyanthaceae) у національному природному парку «Деснянсько-Старогутський» / Ю. Л. Скляр // Український ботанічний журнал. — 2012. — Т. 69, № 2. — С. 203—210.
- Скользнова Л. Н. Популяционная экология растений. Практический курс / Л. Н. Скользнова, А. И. Кирик, В. А. Агафонов. — Воронеж, 2003. — 91 с.
- Слугинова И. С. Жизненные формы обнажений мела в бассейне р. Полной (Ростовская обл.) и их связь с характером субстрата / И. С. Слугинова // Исследовано в России. — 2009. — С. 894—903.
- Смирнов В. Э. Функциональная классификация растений методами многомерной статистики / В. Э. Смирнов // Математическая биология и биоинформатика. — 2007. — Т. 2, № 1. — С. 1—17.
- Смирнов В. Э. Развитие системы эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для северной и средней тайги Европейской России на основе многомерных статистических методов / В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский, Е. М. Глухова // Гидрофильный компонент в науке о растительности. — Воронеж : ВГУ, 2006. — С. 57—67.
- Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф / О. В. Смирнова // Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. — М. : Наука, 1976. — С. 72—80.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. — М. : Наука, 1987. — 206 с.
- Смирнова О. В. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова / О. В. Смирнова // Сохранение биоразнообразия. — М. : НУМЦ, 2002. — С. 145—194.
- Смирнова О. В. Руководство по полевой практике. Методы сбора и первичного анализа геоботанических и демографических данных / О. В. Смирнова,

- Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский и др. // Сохранение и восстановление биоразнообразия. — М. : НУМЦ, 2002. — С. 59–78.
- Смирнова О. В. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы / О. В. Смирнова, Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов // Восточно-Европейские леса (история в голоцене и современность). — М. : Наука, 2004. — С. 165–175.
- Смолова Л. В. Психология взаимодействия с окружающей средой. Экологическая психология / Л. В. Смолова. — СПб. : СПбГИПСР, 2010. — 711 с.
- Снитыко В. П. Красная книга Челябинской области: проблемы, итоги ведения / В. П. Снитыко, Л. В. Снитыко, В. В. Мерксер, О. В. Магазов // Вестник Оренбургского государственного ун-та. — 2009. — № 1. — С. 120–125.
- Собко В. Г. Охорона рідкісних і зникаючих видів рослин / В. Г. Собко, М. П. Зубович, М. Б. Гопоненко // Тези доповідей ІХ з'їзду УБТ. — К. : Наукова думка, 1992. — С. 160–161.
- Собко В. Г. Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України / В. Г. Собко, М. Б. Гапоненко. — К. : Наукова думка, 1996. — 281 с.
- Соколова Е. И. Анализ количества местонахождений растений из „Красной книги Украины» / Е. И. Соколова // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012. — С. 174–175.
- Солдатова В. Ю. Флюктуирующая асимметрия березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.) как критерий качества городской среды и территорий, подверженных антропогенному воздействию : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. : спец. 03.00.05 «Ботаника» / В. Ю. Солдатова. — Якутск, 2006. — 18 с.
- Стаматіді В. Ю. Тривале зберігання насіння видів орхідних флори Криму в умовах *in vitro* / В. Ю. Стаматіді, Л. М. Теплицька, Г. В. Решетник // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. — Львів, 2012. — С. 108.
- Степанцова Н. В. Биоморфологическая структура флоры Байкало-Ленского государственного природного заповедника / Н. В. Степанцова // Растительный мир Азиатской России. — 2010. — № 1 (5). — С. 73–78.
- Стецук Н. П. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo. (Orchidaceae) урочища Лунове участка Буринская степь Оренбургского степного заповедника / Н. П. Стецук // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. — Нижний Тагил, 2002. — С. 166–168.
- Стецук Н. П. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья / Н. П. Стецук // Вестник Оренбургского государственного ун-та. — 2006. — Приложение. — № 4. — С. 91–96.
- Стойко С. М. Категоризация редких, уникальных и типичных фитоценозов и их интегральная соэкологическая оценка / С. М. Стойко // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем : материалы 1-й всесоюзной конференции по охране редких растительных сообществ. — М., 1982. — С. 5–7.

- Стойко С. М. Фитосоциологические критерии редких и исчезающих видов растений Украины, критерии их определения и система мер охраны / С. М. Стойко // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. — 1992. — № 166. — С. 37–42.
- Суле М. Аллометрическая изменчивость — теория и следствие / М. Суле // Журнал общей биологии. — 1984. — Т. 45, № 1. — С. 16–27.
- Сулейманова В. Н. Особенности плодоношения и демографические характеристики ценопопуляций майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) в таежной и подтаежной зоне / В. Н. Сулейманова // Вестник Самарского государственного ун-та. — 2006. — № 7 (47). — С. 212–216. — (Естественно-научная серия).
- Сулейманова В. Н. Виталитет и виталитетная структура ценопопуляций *Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt / В. Н. Сулейманова // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. — Пенза, 2008. — Ч. 1. — С. 144–145.
- Суюндукова И. В. Численность популяций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на градиенте ухудшения условий роста / И. В. Суюндукова // Особи и популяции — стратегии жизни. — Уфа, 2006. — Ч. 1. — С. 230–233.
- Суюндукова И. В. Стратегии жизни *Orchis militaris* L. на Южном Урале / И. В. Суюндукова, А. С. Сабитова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. — Йошкар-Ола; Пушкино, 2008. — С. 376–378.
- Табульдин Ю. З. Редкие виды флоры, лимитирующие факторы и вопросы их охраны на территории Переволоцкого района / Ю. З. Табульдин // Вестник Оренбургского государственного ун-та. — 2009. — № 6. — С. 365–366.
- Теплицкая Л. М. Охрана редких и исчезающих растений Крыма: биотехнологические аспекты / Л. М. Теплицкая // Ученые записки Таврического национального ун-та. — 2001. — Т. 14 (35), № 1–2. — С. 20–24. — (Серия «Биология»).
- Терентьева М. П. Изменчивость морфолого-физиологических признаков онтогенеза ячменя короткоостого и мятлика лугового в естественных условиях / М. П. Терентьева // Известия Самарского научного центра РАН. — 2011. — Т. 13, № 1 (14). — С. 906–909.
- Тихонова И. В. Трансформации пола у сосны обыкновенной, произошедшие в Ширинском и Манусинском борах в последнее десятилетие / И. В. Тихонова // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем: материалы Всероссийской конференции. — Иркутск, 2005. — С. 228–231.
- Тихонова И. В. Сопряженная изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной на юге Средней Сибири / И. В. Тихонова, М. А. Шемберг // Лесоведение. — 2004. — № 1. — С. 48–55.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. — Л.: ЛГУ, 1974. — 244 с.
- Трулевич Н. В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений / Н. В. Трулевич. — М.: Наука, 1991. — 215 с.
- Туниця Ю. Ю. Екологічна конституція Землі / Ю. Ю. Туниця. — Львів: Вид-во ЛНУ, 2002. — 297 с.
- Тюрюканов А. Н. Антибиосферная акция человечества / А. Н. Тюрюканов и др. // Химия в сельском хозяйстве. — 1993. — № 1. — С. 9–10.

- Уилкоккс Б. А. Островная экология и охрана природы / Б. А. Уилкоккс // Биология охраны природы / ред. М. Сулей, Б. Уилкоккс. — М.: Мир, 1983. — С. 117–142.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. — М.: Прогресс, 1980. — 328 с.
- Уланова Н. Г. Математические методы в геоботанике / Н. Г. Уланова. — М.: МГУ, 1975. — 109 с.
- Уланова Н. Г. Моделирование популяционной динамики *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. при зарастании вырубке ельника сложного / Н. Г. Уланова, И. Н. Клочкова, А. Н. Демидова // Сибирский ботанический вестник. — 2007. — Т. 2, № 2. — С. 91–96.
- Уранов А. А. Неравномерность размещения особей как источник познания истории и динамики ценопопуляций / А. А. Уранов, Н. М. Григорьева, Л. Б. Заугольнова и др. // Количественные методы анализа растительности. — Уфа, 1974. — С. 217–221.
- Фардеева М. Б. Динамика пространственно-возрастной структуры клубнеобразующих орхидей / М. Б. Фардеева, Н. А. Чижикова, О. В. Корчебокова // Вестник Тверского государственного ун-та. — 2007. — № 4. — С. 173–178. — (Серия «Биология, химия»).
- Фегри К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. Ван дер Пэйл. — М.: Мир, 1982. — 379 с.
- Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. — Л.: Наука, 1975. — 352 с.
- Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. — Л.: Наука, 1979. — 296 с.
- Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 304 с.
- Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 352 с.
- Федорончук М. М. Методика обліку фіторізноманіття на видовому рівні для цілей державного кадастру рослинного світу / М. М. Федорончук. — К., 2004. — 22 с.
- Федорончук М. М. Питання охорони видів Сагуорхілацеає України / М. М. Федорончук // Український ботанічний журнал. — 2010. — Т. 67, № 1. — С. 49–61.
- Федорончук М. М. Проблеми відбору рідкісних та зникаючих видів для занесення до Червоної книги України / М. М. Федорончук // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К.: Паливода, 2012. — С. 35–37.
- Федченко Е. А. Эколого-биологические особенности *Platanthera bifolia* (L.) Rich. и *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott.) Aver. на юге Тюменской области: автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника» / Е. А. Федченко. — Пермь, 2010. — 24 с.
- Филонов К. П. Пространственная структура заповедных территорий / К. П. Филонов, Г. Д. Шадрин // Заповедное дело. — 1996. — Вып. 1. — С. 27–33.



- Флинт В. Е. Сохранение редких видов в России (теория и практика) / В. Е. Флинт // Сохранение и восстановление биоразнообразия / ред. М. В. Гусев. – М. : НУМЦ, 2002. – С. 3–57.
- Фролов О. Карта кислотных дождей [Электронный ресурс] / О. Фролов. – 2011. – Режим доступа : <http://www.vigivanie.com/maps/191-karta-kislotnih-dozhdey.html>.
- Фулга И. Г. Определение площади листьев у плодовых культур / И. Г. Фулга // Физиология растений. – 1965. – Т. 12. – № 6. – С. 1104–1107.
- Хайлов К. М. Научная категория «множество», «популяция» в ботанике и других науках / К. М. Хайлов // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. – Суми : СНАУ, 2012. – С. 115–121.
- Хакунов М. Р. Необходимость применения биологических методов при анализе загрязнений окружающей среды [Электронный ресурс] / М. Р. Хакунов. – 2009. – Режим доступа : [http://www.mkgtu.ru/docs/KONF\\_SEM/hakunov.pdf](http://www.mkgtu.ru/docs/KONF_SEM/hakunov.pdf).
- Ханина Л. Г. Характеристика экологических шкал [Электронный ресурс] / Л. Г. Ханина. – 2009. – Режим доступа : <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm>.
- Ханина Л. Г. База данных «Флора сосудистых растений Центральной России» [Электронный ресурс] / Л. Г. Ханина, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова и др. – Режим доступа : <http://www.jcibi.ru/eco1/index.shtml>.
- Ханина Л. Г. Развитие концепции эколого-ценотических групп видов растений для классификации, количественного анализа и моделирования динамики биоразнообразия растительного покрова / Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов, М. В. Бобровский и др. // Актуальные проблемы геоботаники : сб. статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции. – Уфа : МедиаПринт, 2012. – С. 480–487.
- Хански И. Ускользящий мир. Экологические последствия утраты местообитаний / И. Хански. – М. : КМК, 2010. – 340 с.
- Ходачек Е. А. Семенная репродукция растений в условиях Арктики / Е. А. Ходачек // Актуальные проблемы геоботаники. – Петрозаводск, 2007. – Ч. 2. – С. 274–279.
- Хомутовский М. И. Характеристика ценопопуляций *Liparis loeselii* (L.) Rich. в окрестностях г. Андреаполь (Тверская обл.) / М. И. Хомутовский // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. – Кострома, 2011. – Т. 1. – С. 233–236.
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений / А. П. Хохряков. – Новосибирск : Наука, 1975. – 202 с.
- Хузина Г. Р. Влияние урбаноcреды на морфологические показатели листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.) / Г. Р. Хузина // Вестник Удмуртского ун-та. – 2010. – Вып. 3. – С. 53–57. – (Сер. «Биология»).
- Хузина Г. Р. Характеристика флюктуирующей асимметрии билатеральных признаков листа липы мелколистной (*Tilia cordata* L.) / Г. Р. Хузина // Вестник Удмуртского ун-та. – 2011. – Вып. 3. – С. 47–52.
- Царик Й. Типи внутрішньопопуляційного різноманіття / Й. Царик // Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів : Поллі, 2004. – С. 40–45.

- Царик Й. В.* Популяційна екологія — здобутки й перспективи / Й. В. Царик // Біологічні студії. — 2011. — Т. 5, № 3. — С. 171—182.
- Царик И. В.* Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений / И. В. Царик, Г. Г. Жилияев, К. А. Малиновский // Экология и неосферология. — 1995. — Т. 1, № 1—2. — С. 91—98.
- Царик Й.* Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / Й. Царик, К. Малиновський, Г. Жилияев та ін. — Львів : Євросвіт, 2001. — 160 с.
- Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. — М. : Наука, 1983. — 196 с.
- Червона книга України. Рослинний світ / ред. Я. П. Дідух. — К. : Глобал-консалтинг, 2009. — 900 с.
- Черемушкина В. А.* О характерном и видовом онтогенетических спектрах ценопопуляций растений разных жизненных форм / В. А. Черемушкина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. — Йошкар-Ола ; Пушкино, 2008. — С. 39—40.
- Черепанин Р. М.* Просторовий розподіл генеративних особин і підросту у популяціях рідкісних рослин аркто-альпійських видів рослин Українських Карпат / Р. М. Черепанин // Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. — Суми : СНАУ, 2012. — С. 174—180.
- Чернова Н. М.* Общая экология / Н. М. Чернова, А. М. Былова. — М. : Дрофа, 2004. — 416 с.
- Чирикова Н. Ю.* Стратегия выживания *Vaccinium vitis-idaea* L. на организменном и популяционном уровнях / Н. Ю. Чирикова // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития. — Киров, 2007. — Вып. 5, ч. 2. — С. 37—39.
- Чистякова А. А.* Онтогенез и состояние популяций редких растений лесостепи как отражение экологии сообществ / А. А. Чистякова // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. — Кострома, 2011. — Т. 1. — С. 236—242.
- Чопик В. І.* Рідкісні рослини України / В. І. Чопик. — К. : Наукова думка, 1970. — 188 с.
- Чухно Т. М.* Сохранение редких растений ex situ / Т. М. Чухно, А. А. Алехин // Матеріали XI з'їзду УБТ. — Х. : НАНУ, 2001. — С. 428—429.
- Чухбанишвили К. И.* Структурно-функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа / К. И. Чухбанишвили, Ш. Ш. Чанишвили, Н. Ф. Качарава, Г. Ш. Бадридзе // Физиология и биохимия культурных растений. — 2009. — Т. 41, № 2. — С. 132—139.
- Шалак А. И.* Влияние животных на состояние ценопопуляций некоторых редких видов растений Беловежской пуши / А. И. Шалак // Заповедники Белоруссии. — 1988. — № 12. — С. 84—89.
- Шаффер М.* Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью? / М. Шаффер // Жизнеспособность популяций. — М. : Мир, 1989. — С. 93—116.

- Шанда В. І.* Екологічні спектри, толерантність, активність і реальні стани біологічних видів / В. І. Шанда, Е. О. Євтушенко, Л. В. Шанда // Питання біоіндикації та екології. – 2010. – Вип. 15, № 2. – С. 25–39.
- Швейцер А.* Благоговение перед жизнью / А. Швейцер. – М. : Прогресс, 1992. – 573 с.
- Шевкунова А. В.* Метапопуляции как инструмент охраны редких и исчезающих видов растений Беларуси / А. В. Шевкунова // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в СПб. – СПб. : ГЭТУ, 2006. – С. 124.
- Шейко О. А.* Репродуктивні особливості орхідних / О. А. Шейко // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного ун-ту. – 2010. – № 1 (42). – С. 118–124. – (Серія «Біологія»).
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Головні риси екомережі України / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Розбудова екомережі України. – К., 1999. – С. 13–22.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Роль біорізноманітності на сучасному етапі цивілізацій / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Український ботанічний журнал. – 2010. – Т. 67, № 1. – С. 3–15.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Перспективная сеть заповедных объектов Украины / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, С. М. Стойко, Я. П. Дидух и др. – К. : Наукова думка, 1987. – 292 с.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Методология геоботаники / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Кричаченко, Я. И. Мовчан. – К. : Наукова думка, 1991. – 272 с.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Стратегія поліфункціональної охорони природних територій / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, П. М. Устименко, С. Ю. Попович // Тези доповідей IX з'їзду УБТ. – К. : Наукова думка, 1992. – С. 174–175.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Напрямки розвитку природно-заповідної мережі України та роль заповідників в ній / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Т. Л. Андрієнко, О. А. Михалевич // Оптимізація природно-заповідного фонду України. – К. : Інститут зоології НАН України, 1994. – С. 10–17.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Концептуальні засади наукового розуміння біорозмаїття / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, І. Г. Ємельянов // Конвенція про біологічне розмаїття: громадська обізнаність і участь. – К. : Стилос, 1997. – С. 11–23.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Методология дослідження видової та ценотичної різноманітності екомережі України / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Д. В. Дубина, В. М. Мінарченко // Український ботанічний журнал. – 2003. – Т. 60, № 4. – С. 374–380.
- Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Концепция, методы и критерии создания экосети Украины / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, М. Д. Гродзинский, В. Д. Романенко. – К. : Фитосоциодцентр, 2004. – 144 с.
- Широких П. С.* Использование экологических шкал для оценки условий местообитаний лесных сообществ Южно-Уральского региона / П. С. Широких, В. Б. Мартыненко // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. – Петрозаводск : КНЦ РАН, 2008. – Ч. 5 : Геоботаника. – С. 346–345.

- Шнелле Ф.* Фенология растений / Ф. Шнелле ; пер. с нем. — Л., 1961. — 259 с.
- Щербакова О. Ф.* Мониторинг популяций раритетного пограничноареального вида *Fritillaria ruthenica* Wikstr. в Кадымо-Еланецком Побужье (Украина) [Электронный ресурс] / О. Ф. Щербакова. — 2012а. — Режим доступа : <http://0973.ru/archives/546>.
- Щербакова О. Ф.* Основні теоретичні та методичні аспекти програми дослідження популяцій раритетних видів судинних рослин України / О. Ф. Щербакова, В. В. Новосад, Л. І. Крицька // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. — К. : Паливода, 2012б. — С. 47–51.
- Шевцова И. В.* Эколого-морфологические особенности особей и организация популяций *Fragaria vesca* L. : автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаника» / И. В. Шевцова. — Сыктывкар, 2008. — 24 с.
- Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике / В. М. Шмидт. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1984. — 288 с.
- Шорина Н. И.* Вегетативное размножение / Н. И. Шорина // Эмбриология цветковых растений. — СПб. : Мир и семья, 2000. — Т. 3. Системы репродукции. — С. 299–302.
- Шорина Н. И.* Биологические свойства видов и возрастной спектр ценопопуляций / Н. И. Шорина, Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова // Структура и динамика растительного покрова. — М. : Наука, 1976. — С. 157–159.
- Эннос А. Р.* Биология окружающей среды / А. Р. Эннос, С. Э. Бейли. — М. : Колос, 1997. — 184 с.
- Юмагулова Э. Р.* Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии растений верховых болот : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаника» / Э. Р. Юмагулова. — Уфа, 2007. — 24 с.
- Яблоков А. В.* Введение в феноетику популяций / А. В. Яблоков, Н. И. Ларина. — М. : Высшая школа, 1985. — 160 с.
- Яблоков А. В.* Популяционная биология / А. В. Яблоков. — М. : Высшая школа, 1987. — 303 с.
- Яговкина О. В.* Эколого-биологические особенности некоторых видов рода *Pulsatilla* Mill. в условиях Удмуртской республики : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 «Ботаника». — Пенза, 2010. — 24 с.
- Яковец О. Г.* Фитофизиология стресса / О. Г. Яковец. — Минск : БГУ, 2009. — 101 с.
- Ackerly D.* The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions / D. Ackerly, S. Dudley, S. Sultan et al. // BioSci. — 2000. — Vol. 50, № 11. — P. 979–995.
- Adamovski W.* Expansion of native orchids in anthropogenous habitats / W. Adamovski // Polish Bot. Studies. — 2006. — № 22. — P. 35–44.
- Adams D. C.* Geometric morphometrics: ten years of progress following the «revolution» / D. C. Adams, F. J. Rohlf, D. Slice // Ital. J. Zool. — 2004. — Vol. 71. — P. 5–16.

- Adams V. M.* Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb / V. M. Adams, D. M. Marsh, J. S. Knox // *Biol. Conserv.* – 2005. – Vol. 124. – P. 425–436.
- Akçakaya H. R.* Applied population ecology: principles and computer exercises using RAMOS / H. R. Akçakaya, M. A. Burgman, L. Ginzburg. – Sunderland : Sinauer Ass., 1999. – 285 p.
- Akçakaya H. R.* Population viability analyses in conservation planning: an overview / H. R. Akçakaya, P. Sjögren-Gulve // *Ecol. Bulletins.* – 2000. – Vol. 48. – P. 9–21.
- Albert C. H.* Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation / C. H. Albert, W. Thuiller, N. G. Yoccoz et al. // *J. Ecol.* – 2010. – Vol. 98. – P. 604–613.
- Allendorf F. W.* Genomics and the future of conservation genetics / F. W. Allendorf, P. A. Hohenlohe, G. Likart et al. // *Nature Rev.* – 2010. – Vol. 11. – P. 697–710.
- Alstad D.* The Populus help system / D. Alstad. – Minnesota : Minn. Univ., 2007. – 125 p.
- Angevine M. V.* Seed germination syndromes in higher plants / M. V. Angevine, O. T. Chabot // *Topics in plant population biology* / eds. O. T. Solbrig et al. – N.Y. : Columbia Univ. Press, 1979. – P. 188–206.
- Aston T. J.* Plant-pollinator interaction: a rich area for study / T. J. Aston // *J. Bot. Educ.* – 1987. – Vol. 21, no. 4. – P. 267–274.
- Badyaev A. V.* Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation / A. V. Badyaev, K. R. Foresman, R. Young // *Amer. Natur.* – 2005. – Vol. 106, no. 3. – P. 382–395.
- Baird W. F.* User manual / W. F. Baird. – Ontario, 2000. – 51 p.
- Bakker J. P.* Seed bank and seed dispersal: important topics in restoration ecology / J. P. Bakker, P. Poschlod, R. Strykstra et al. // *Acta Bot. Neerl.* – 1996. – Vol. 45, no. 4. – P. 461–490.
- Baldwin I. T.* Volatile signaling in plant-plant interactions: «talking trees» in the genomic era / I. T. Baldwin, R. Halitschke, A. Paschold et al. // *Science.* – 2006. – Vol. 311. – P. 812–819.
- Baskin J. M.* Classification, biogeography, and phylogenetic relationship of seed dormancy / J. M. Baskin, C. C. Baskin // *Seed conservation: turning science into practice* / eds. R. Smith, J. Dickie et al. – Kew : RGB, 2003. – P. 517–544.
- Bauer B. D.* The population dynamics of tancy ragwort (*Senecio jacobaea*) in north-western Montana / B. D. Bauer. – Bozeman : Montana State Univ., 2006. – 220 p.
- Bazzaz F.* Reproductive allocation in plants / F. Bazzaz, D. D. Ackerly, E. G. Reekie // *Seeds: the ecology of regeneration in plant community* / ed. M. Fenner. – Wallingford : CAB Intern., 2000. – P. 1–29.
- Beissinger S. R.* Population viability analysis: past, present, future / S. R. Beissinger // *Population viability analysis.* – Chicago : Univ. Chicago Press, 2002. – P. 5–15.
- Beissinger S. R.* On the use of demographic models of population viability in endangered species management / S. R. Beissinger, M. I. Westphal // *J. Wildlife Managem.* – 1998. – Vol. 62. – P. 821–841.

- Beissinger S. R.* Population viability analysis / S. R. Beissinger, D. R. McCullough. — Chicago : Univ. Chicago Press, 2002. — 593 p.
- Bell T. J.* Projecting the success of plant population restoration with viability analysis / T. J. Bell, M. L. Bowles, A. K. McEachern // *Ecol. Studies.* — 2003. — Vol. 165. — P. 313–348.
- Benayas J. M. R.* Commonness and rarity: theory and application of a new model to Mediterranean montane grasslands [Electronic recourse] / J. M. R. Benayas, S. M. Scherer, M. G. Sanchez-Colomer, C. Lavassor // *Conservation Ecology* [online]. — 1999. — Vol. 3, no. 1–5. — Access mode : <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art5>.
- Bewley J. D.* Seeds. Physiology of development and germination / J. D. Bewley, M. Black. — N. Y. : Plenum Press, 1994. — 447 p.
- Bhatt M.* Prediction of leaf area in *Phaseolus vulgaris* by non-destructive method / M. Bhatt, S. V. Chandra // *Bulg. J. Plant Physiol.* — 2003. — Vol. 29, no. 1–2. — P. 96–100.
- Bonser S. P.* Allometry and development in herbaceous plant: functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability / S. P. Bonser, L. W. Aarssen // *Amer. J. Bot.* — 2003. — Vol. 90. — P. 404–412.
- Bookstein F. L.* Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis / F. L. Bookstein // *Bull. Mathem. Biol.* — 1996. — Vol. 58, no. 2. — P. 313–365.
- Box E. O.* Plant life forms and Mediterranean environments / E. O. Box // *Ann. Bot.* — 1987. — Vol. 45, no. 2. — P. 7–42.
- Box E. O.* Plant functional types and climate at the global scale / E. O. Box // *J. Veget. Sci.* — 1996. — Vol. 7. — P. 309–320.
- Boyce M. S.* Population viability analysis / M. S. Boyce // *Ann. Review Ecol. and System.* — 1992. — Vol. 23. — P. 481–497.
- Boyce M. S.* Population viability analysis: development, interpretation, and application / M. S. Boyce // *Modeling in natural resource management* / eds. T. M. Shenk, A. B. Franklin. — N. Y. : Island Press, 2001. — P. 123–145.
- Brigham C. A.* Population viability in plants conservation, management and modeling of rare plants / C. A. Brigham, M. W. Schwartz. — N. Y. : Springer Verlag., 2003. — 362 p.
- Broad L. R.* Allometry and Growth / L. R. Broad // *Forest Sci.* — 1998. — Vol. 44, no. 3. — P. 458–464.
- Brook B. W.* Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology / B. W. Brook, J. O'Grady, A. Chapman et al. // *Nature.* — 2000. — Vol. 404. — P. 385–387.
- Brook B. W.* Critiques of PVA ask the wrong question: throwing the heuristic baby out with the numerical bath water / B. W. Brook, M. A. Burgman, H. R. Akçakaya et al. // *Conserv. Biol.* — 2002. — Vol. 16, no. 1. — P. 262–263.
- Brook B. W.* Minimum viable population size and global extinction risk are unrelated / B. W. Brook, L. W. Traill, J. A. Bradshaw // *Ecol. Letters.* — 2006. — Vol. 9, no. 4. — P. 375–382.
- Burgman M.* Population viability analysis for conservation: the good, the bad and the undescribed / M. Burgman, H. Possingham // *Genetics, demography and viability*

- of fragmented population / eds. A. Yong, G. Clarke. – London : Cambridge Univ. Press, 2000. – P. 97–112.
- Butchart S. H.* Global biodiversity: indicators of recent declines [Electronic recourse] / S. H. Butchart, M. Walpole, B. Collen et al. // *Science*. – 2010. – Access mode : <http://www.sciencemag.org/cgi/content/scienc.1187512>.
- Cain M. L.* Long-distance seed dispersal in plant population / M. L. Cain, B. Milligan, A. E. Strand // *Amer. J. Bot.* – 2000. – Vol. 87, no. 9. – P. 1217–1227.
- Callaway R. M.* Phenotypic plasticity and interactions among plants / R. M. Callaway, S. C. Pennings, C. L. Richards // *Ecology*. – 2002. – Vol. 84, no. 5. – P. 1115–1128.
- Calvo B. N.* Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach / B. N. Calvo, C. C. Horvitz // *Amer. Natur.* – 1990. – Vol. 130, no. 4. – P. 499–516.
- Campbell D.* Interpopulational variation in fruit production: the role of pollination-limitation in Olympic Mountains / D. Campbell // *Amer. J. Bot.* – 1987. – Vol. 74, no. 2. – P. 269–273.
- Campbell S. P.* An assessment of monitoring effort in endangered species recovery plants / S. P. Campbell, J. A. Clark, L. H. Crampton et al. // *Ecol. Applic.* – 2002. – Vol. 12, no. 3. – P. 674–681.
- Causton D. R.* The biometry of plant growth / D. R. Causton, J. C. Venus. – London : E. Arnold, 1981. – 307 p.
- Cody M. L.* Spacing in Mojave desert plant communities. II. Plant size and distance relationships / M. L. Cody // *Isr. J. Bot.* – 1986. – Vol. 35, no. 1. – P. 109–120.
- Cook R. E.* Clonal plant population / R. E. Cook // *Amer. Natur.* – 1983. – Vol. 71, no. 3. – P. 244–253.
- Cornelissen J.* A handbook of protocol for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. Cornelissen, S. Lavorel, E. Garnier et al. // *Austr. J. Bot.* – 2003. – Vol. 51. – P. 335–380.
- Coulson T.* The use and abuse of population viability analysis / T. Coulson, G. M. Mace, E. Hudson, H. Possingham // *Trend in Ecol. and Evol.* – 2001. – Vol. 16, no. 5. – P. 219–221.
- Crawley M. J.* Seed predator and plant population dynamics / M. J. Crawley // *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* / ed. M. Fenner. – London, 2000. – P. 167–182.
- Dalling J. W.* Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the microbial community / J. W. Dalling, A. S. Daves, B. Schutte, A. E. Arnold // *J. Ecol.* – 2011. – Vol. 99, no. 1. – P. 89–95.
- Damman H.* Population growth and variability analysis of the clonal woodland herb, *Asarum canadense* / H. Damman, M. L. Cain // *J. Ecol.* – 1998. – Vol. 86, no. 1. – P. 13–26.
- Dauber J.* Effect of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: pan-European approach / J. Dauber, J. S. Biesmeijer, D. Gabriel et al. // *J. Ecol.* – 2010. – Vol. 98. – P. 188–196.
- De Jong T.* Evolutionary ecology of plant reproductive strategies / T. De Jong, P. Klinkhamer. – Cambridge, 2005. – 336 p.

- De Kroon H.* A modular concept of phenotypic plasticity in plants / H. De Kroon, H. Huber, J. F. Stuefer, J. Van Groenendael // *New Phytologist*. — 2005. — Vol. 166, no. 1. — P. 73–82.
- De Swart E. A.* Non-destructive estimation of leaf area for different plant age and accessions of *Capsicum annuum* L. / E. A. De Swart, R. Groenwold, H. J. Kanne et al. // *J. Hortic. Sci. and Biotechn.* — 2004. — Vol. 79, no. 5. — P. 764–770.
- De Witt L. C.* Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it / L. C. De Witt, J. Stuklin // *Ann. Bot.* — 2010. — Vol. 106, no. 6. — P. 859–870.
- Diaz S.* Plant functional traits and environmental filters at a regional scale / S. Diaz, M. Cabido, F. Casanova // *J. Veget. Sci.* — 1996. — Vol. 9, no. 1. — P. 113–122.
- Didukh Ya. P.* The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. — Kyiv : Phytosoziocentr, 2011. — 176 p.
- Doak D. F.* Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses / D. F. Doak, K. Gross, W. F. Morris // *Ecology*. — 2005. — Vol. 86, no. 5. — P. 1154–1163.
- Duru M.* Do plant functional types based on leaf dry matter content allow characterizing native grass species and grassland for functional herbage growth pattern? / M. Duru, R. Al Haj Kaled, C. Ducourtin et al. // *Plant Ecol.* — 2009. — Vol. 201, no. 2. — P. 421–433.
- Elder B. D.* The problems and potential of count-based population viability analysis / B. D. Elder, P. Shahani, D. F. Doak // *Population viability in plants* / eds. C. A. Brigham, M. W. Schwartz. — Heidelberg : Springer Verlag, 2003. — P. 173–183.
- Eleva A. M.* Morphometrics for nonmorphometricians / ed. A. M. Eleva. — Springer, 2010. — 367 p.
- Ellenberg H.* *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas* / H. Ellenberg. — Gottingen : Goltze, 1974. — 97 s.
- Elzinga C. L.* Monitoring plant and animal population. A handbook for field biologists / C. L. Elzinga, D. W. Salzer, J. P. Gibbs et al. — Malden : Blackwell Sci., 2001. — 360 p.
- Eriksson O.* Ramet behaviour and population growth in clone herb *Potentilla anserina* / O. Eriksson // *J. Ecol.* — 1988. — Vol. 76. — P. 522–536.
- European Red List of vascular plants* / M. Bilz, S. Kell, N. Maxted, R. Lansdown (eds.). — Luxembourg, 2011. — 130 p.
- Evans G. C.* The Quantitative analysis of plant growth / G. C. Evans. — Oxford, 1972. — 734 p.
- Farnsworth R. J.* Plant life history traits of rare versus frequent plant taxa of sandplains: implications for research and management trails / R. J. Farnsworth // *Biol. Conserv.* — 2007. — Vol. 136. — P. 44–52.
- Fenner Seed ecology* / M. Fenner. — L., 1985. — 151 p.
- Fieberg J.* When is meaningful to estimate an extinction probability? / J. Fieberg, S. R. Ellner // *Ecology*. — 2000. — Vol. 81. — P. 2040–2047.
- Fiedler P. L.* Rarity in vascular plants [Electronic recourse] / P. L. Fiedler // CNPS Inventory. — 2001. — Access mode : <http://www.nps.gov/cnps/rareplants/inventory/rarity.php>.



- Fisher R. A.* The General theory of natural selection / R. A. Fisher. — Oxford : Clarendon Press, 1930. — 272 p.
- Garcia M. B.* Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Barderea chouardii* / M. B. Garcia // *Conserv. Biol.* — 2003. — Vol. 17, no. 6. — P. 1672–1680.
- Garcia M. B.* Life history and population size variability in a relict plant. Different routs towards long-term persistence / M. B. Garcia // *Diversity a. Distribution.* — 2008. — Vol. 14. — P. 106–113.
- Garsia-Serrano H.* A comparative growth analysis between alien invader and native *Senecio* species with distinct distribution ranges / H. Garsia-Serrano, J. Escarré, E. Garnier, F. Sans // *Eco Sci.* — 2005. — Vol. 12, no. 1. — P. 35–43.
- Gaston K.* *Rarity* / K. Gaston. — London : Chapmana. Hall, 1994. — 205 p.
- Gaucherand S.* New method for assessment of the functional composition of herbaceous plant communities / S. Gaucherand, S. Lavorel // *Austral. Ecol.* — 2007. — Vol. 32. — P. 927–936.
- Gérard B.* Non-destructive measurement of plant growth and nitrogen status of pearl millet with low-altitude aerial photography / B. Gérard, A. Buerkert, P. Hiernaux, H. Marschner // *Soil Sci. Plant Nutr.* — 1997. — Vol. 43. — P. 993–998.
- Goldman D. A.* Sex allocation in functionally hermaphroditic plants: a review and critique / D. A. Goldman., M. F. Willson // *The Botanical Review.* — 1986. — Vol. 52, no. 2. — P. 157–194.
- Grantz D. A.* Ozone impacts on allometry and root hydraulic conductance are not mediated by source limitation nor developmental age / D. A. Grantz, S. Yang // *J. Experim. Botany.* — 2000. — Vol. 51, no. 346. — P. 919–927.
- Grime J. P.* Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory / J. P. Grime // *Am. Natur.* — 1977. — Vol. 111. — P. 1169–1196.
- Grime J. P.* *Plant functional types, communities and ecosystems* / J. P. Grime // *Ecology: achievement and challenge* / eds. M. C. Press, N. J. Huntly. — Oxford : Blackwell Sci., 2001. — P. 161–179.
- Grime J. P.* *Plant strategies, vegetation process and ecosystem properties* / J. P. Grime. — London : Wiley a. Sons, 2002. — 264 p.
- Grimm V.* Importance of buffer mechanisms for population viability analysis / V. Grimm, E. Revilla, J. Groeneveld et al. // *Conserv. Biol.* — 2005. — Vol. 15, no. 2. — P. 578–580.
- Grinnell J.* The niche-relationships of the California thrasher / J. Grinnell // *Auk.* — 1917. — Vol. 34. — P. 427–433.
- Gross K.* Efficient data collection for estimating growth rate of structured population / K. Gross // *Ecology.* — 2002. — Vol. 83. — P. 1762–1767.
- Grubb P. J.* The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche / P. J. Grubb // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* — 1977. — Vol. 52. — P. 107–145.
- Grubert M.* *Simulating plant growth [Electronic recourse]* / M. Grubert. — 2007. — Access mode : <http://www.acm.org/crossroads/xrds8-2/plantsim.html>.

- Hammer O.* Morphometrics – brief notes / O. Hammer. – Zürich : PIM, 2002. – 50 p.
- Hammer O.* PAST, version 2.14. Reference manual / O. Hammer. – Oslo, 2012. – 79 p.
- Harper J. L.* Population Biology of Plants / J. L. Harper. – London : Acad. Press, 1977. – 892 p.
- Harper K. T.* Some reproductive and life history characteristics of rare plants and implication of management / K. T. Harper // *Great Basin Natur. Mem.* – 1979. – № 3. – P. 129–137.
- Heller N. E.* Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations / N. E. Heller, E. S. Zavaleta // *Biol. Conserv.* – 2009. – Vol. 142, no. 1. – P. 14–32.
- Hermý M.* An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation / M. Hermý, O. Honnay, L. Firbank et al. // *Biol. Conserv.* – 1999. – Vol. 91. – P. 9–22.
- Hermý M.* Conservation of plants / M. Hermý, P. Endels, H. Jacquemyn, R. Brys // *Encyclop. Life Sci.* – N.Y. : J. Wiley, 2007. – 8 p.
- Herrera C. M.* Dissecting factors for individual variation in plant fecundity / C. M. Herrera // *Ecology.* – 1991. – Vol. 72, no. 4. – P. 1436–1448.
- Hik D. S.* Prevalence and predictability of handling effects in field studies: results from field experiments and meta-analysis / D. S. Hik, M. Brown, A. Dabros et al. // *Amer. J. Bot.* – 2003. – Vol. 90, no. 2. – P. 270–277.
- Hill M. O.* Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique / M. O. Hill, H. G. Gauch // *Vegetatio.* – 1980. – Vol. 42. – P. 47–58.
- Hodgson J. G.* Allocation C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem / J. G. Hodgson, P. J. Wilson, R. Hunt et al. // *Oikos*, 1999. – Vol. 85. – P. 282–294.
- Holland S. M.* Detrended correspondence analysis / S. M. Holland. – Athens, USA, 2008. – 10 p.
- Holmgren A. H.* Strategies for preservation of rare plants / A. H. Holmgren // *Great Basin Natur. Mem.* – 1979. – № 3. – P. 95–99.
- Holzappel C.* Root cooperation in clonal plant: connected strawberries segregate roots / C. Holzappel, P. Alpert // *Oekologia.* – 2003. – Vol. 134. – P. 72–77.
- Honnay O.* Forest fragmentation effects on patch occupancy and viability of herbaceous species / O. Honnay, H. Jacquemyn, B. Bossuyt, M. Hermý // *New Phytol.* – 2005. – Vol. 166. – P. 723–736.
- Howe H. F.* Ecology of seed dispersal / H. F. Howe, J. Smallwood // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1982. – Vol. 13. – P. 201–228.
- Howe H. F.* Ecology of pollination and seed dispersal / H. F. Howe, L. C. Westly // *Plant Ecology* / ed. M. J. Crawley. – Oxford : Blackwell Sci. Publ., 1986. – P. 185–216.
- Hoy J.* *Listera australis* Lindl. – conservation and research plan for New England / J. Hoy. // *New England Wild Flower Soc.* – Framingham, 2003. – 23 p.
- Hubálek Z.* Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation / Z. Hubálek // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* – 1982. – Vol. 57, no. 4. – P. 669–689.

- Humbert J. Y.* A better way to estimate population trends / J. Y. Humbert, L. C. Mills, J. S. Horne, B. Dennis // *Oikos*. – 2009. – Vol. 118. – P. 1940–1946.
- Hunt R.* Plant growth analysis / R. Hunt. – London : E. Arnold, 1978. – 67 p.
- Hunt R.* Plant growth analysis: the rationale behind the use of the fitted mathematical function / R. Hunt // *Ann. Bot.* – 1979. – Vol. 43. – P. 245–249.
- Hunt R.* A modern tool for classical plant growth analysis / R. Hunt, D. R. Causton, B. Shipley, A. P. Askew // *Ann. Bot.* – 2002. – Vol. 90, no. 4. – P. 485–488.
- Hunt R.* A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation / R. Hunt, J. G. Hodgson, K. Thompson et al. // *Appl. Veget. Sci.* – 2004. – Vol. 7. – P. 163–170.
- Hunter A. F.* Plants helping plants. New evidence indicates that beneficence is important in vegetation / A. F. Hunter, L. W. Aarssen // *BioSci.* – 1988. – Vol. 38, no. 1. – P. 34–40.
- Husband B. C.* A metapopulation perspective in plant population biology / B. C. Husband, S. C. Barrett // *J. Ecol.* – 1996. – Vol. 84. – P. 461–469.
- Hutchings M. H.* The structure of plant populations / M. H. Hutchings // *Plant Ecology* / ed. M. J. Crawley. – Oxford ; London, 1986. – P. 97–136.
- Illig H.* Feldflore-Reservate als neue Form von Naturschutzgebieten / H. Illig // *Abh. und Ber. Naturkundemus.* – 1990. – Vol. 64. – S. 99–101.
- IUCN Red list categories. – Gland : IUCN, 1994. – 21 p.
- IUCN Red list of threatened plants / eds. K. Walter, H. Gillett. – Gland : IUCN, 1998. – 862 p.
- IUCN Red list categories and criteria. Version 3.1. Gland, Switzerland and Cambridge, 2001. – 30 p.
- Jacquemyn H.* Long-term dynamics and population viability in one of the last population of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands / H. Jacquemyn, R. Brys, M. Hermy, J. H. Willems // *Biol. Conserv.* – 2007. – Vol. 134. – P. 14–21.
- Järvinen O.* Conservation of endangered plant population: single large or several small reserves? / O. Järvinen // *Oikos*. – 1982. – Vol. 38, no. 3. – P. 301–307.
- Jeltsch F.* The state of population modeling in light of environmental change / F. Jeltsch F., K. A. Moloney, F. M. Schurr et. al. // *Perspectives in Plant Ecol., Evol., a. Syst.* – 2008. – Vol. 9. – P. 171–189.
- Jolicoeur P.* The multivariate generalization of the allometry equation / P. Jolicoeur // *Biometrics*. – 1963. – Vol. 19. – P. 497–499.
- Jonasson S.* The point intercept method for non-destructive estimation of biomass / S. Jonasson // *Phytocoenologia*. – 1983. – Vol. 11, no. 3. – P. 385–388.
- Jongejans E.* Advances in plant demography using matrix models / E. Jongejans, L. D. Joritsma-Wienk, U. Becker et al. // *J. Ecol.* – 2010. – Vol. 98, № 2. – P. 279–289.
- Katze L.* TRY – a global database of plant traits / L. Katze, S. Diaz, S. Lavorel et al. // *Global Change Biol.* – 2011. – Vol. 17, no. 9. – P. 2905–2935.
- Kawano S.* Life history characteristic of temperate woodland plants in Japan / S. Kawano // *The population structure of vegetation* / ed. J. White. – Dordrecht : Dr. W. Junk Publ., 1985. – P. 515–549.

- Kershaw K. A.* Quantitative and dynamic ecology / K. A. Kershaw. — London, 1964. — 183 p.
- Klar A. J. S.* Plant mathematics: Fibonacci's flowers / A. J. S. Klar // *Nature*. — 2002. — Vol. 417. — P. 595.
- Klimeš L.* Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function / L. Klimeš, J. Klimešová, R. Hendriks, J. Van Groenendael // *The ecology and evolution of clonal plants* / ed. H. de Kroon. — Leiden: Backbuys Publ., 1997. — P. 1–29.
- Klimešová J.* Plant functional traits in studies of vegetation change in response to grazing and mowing: toward a use more specific traits / J. Klimešová, V. Latzel, F. De Bello // *Prestia*. — 2008. — Vol. 80. — P. 245–253.
- Klingenberg C. P.* Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis on morphometric integration in the shape of compound leaves / C. P. Klingenberg, S. Duttke, S. Whelan, M. Kim // *J. Evol. Biol.* — 2012. — Vol. 25. — P. 115–129.
- Klinkhamer P. G. L.* Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae) / P. G. L. Klinkhamer, T. J. De Jong // *Oikos*. — 1990. — Vol. 57, no. 3. — P. 399–405.
- Kluge A. G.* The predictability and regularity of character divergence / A. G. Kluge, W. C. Kerfoot // *Amer. Natural.* — 1973. — Vol. 107, no. 955. — P. 426–442.
- Knapp S.* Plant biodiversity in urbanized areas: plant functional traits in space and time, plant rarity and phylogenetic diversity / S. Knapp. — Weisbaden: GmbH, 2010. — 152 p.
- Knight T. M.* Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process / T. M. Knight, J. A. Steets, J. C. Vamosi et al. // *Annual Rev. Ecol., Evol. and Syst.* — 2005. — Vol. 36. — P. 467–497.
- Kollmann J.* Allocation, plasticity and allometry / J. Kollmann, H. Dietz, P. J. Edwards // *Perspectives in plant ecol., evolution and systematics*. — 2004. — Vol. 6, no. 4. — P. 205–206.
- Körner C.* Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups / C. Körner // *Biodiversity and Ecosystem Function* / eds. E. Schulze, H. Mooney. — N.Y.: Springer, 1994. — P. 117–142.
- Kozlov M. V.* Fluctuating asymmetry of Birch leaves increases under pollution impact / M. V. Kozlov, B. J. Wilsey, I. Koricheva, E. Haukiola // *J. Appl. Ecol.* — 1996. — Vol. 33, no. 6. — P. 1489–1495.
- Kozlov M. V.* Soot fluctuating asymmetry: a new and objective stress index in Norway spruce (*Picea abies*) / M. V. Kozlov, E. L. Zvereva, P. Niemelä // *Can. J. Forest. Res.* — 2001. — Vol. 31, no. 7. — P. 1289–1291.
- Knight T. M.* Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process / T. M. Knight, J. A. Steets, J. C. Vamosi et al. // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* — 2005. — Vol. 36. — P. 467–497.
- Krannitz P. G.* An experimental study of floral display size and reproductive success in *Viburnum opulus*: importance of grouping / P. G. Krannitz, M. A. Maun // *Can. J. Bot.* — 1991. — Vol. 69, no. 2. — P. 394–399.

- Krautwurst L.* Erfahrungen und Ergebnisse bei Biotoppflege / L. Krautwurst, J. Heyer // Jana's Orchdeen Heute. – Jena, 1990. – S. 40–44.
- Krumbiegel A.* Growth form of annual vascular plants in Central Europe / A. Krumbiegel // Nord. J. Bot., 1998. – Vol. 18, no. 5. – P. 563–575.
- Kull T.* Distribution trends of rare vascular plant species in Estonia / T. Kull, T. Kukk, M. Leht et al. // Biodiver. a. Conserv. – 2002. – № 11. – P. 171–196.
- Kun A.* Survival and competition of clonal plant population in spatially and temporally heterogeneous habitats / A. Kun, B. Oborny // Community Ecol. – 2003. – Vol. 4, no. 1. – P. 1–20.
- Kunin W. E.* The biology of rarity / W. E. Kunin, K. J. Gaston (eds.). – L.: Chapman a. Hall, 1997. – 281 p.
- Květ J.* Methods of growth analysis / J. Květ, J. P. Ondok, J. Nečas, P. C. Jarvis // Plant photosynthetic production. – The Hague, 1971. – P. 343–391.
- Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt. // Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. – 1977. – H. 64. – S. 1–208.
- Langlade N. B.* Evolution through genetically controlled allometry space / N. B. Langlade, X. Feng, T. Drasfield et al. // Proceedings Nat. Acad. Sci. USA. – 2006. – Vol. 103, no. 52. – P. 10221–10226.
- Lacy R. C.* VORTX: a computer simulation model for population viability analysis / R. C. Lacy // Wildlife Research. – 1993. – Vol. 20, no. 1. – P. 45–65.
- Lavergne S.* The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs / S. Lavergne, J. D. Thompson, E. Garnier, M. Debussche // Oikos. – 2004. – Vol. 107. – P. 505–518.
- Lovelock J. E.* The ages of Gaia. A biography of our living Earth / J. E. Lovelock. – N.Y.: Oxford Univ. Press, 1988. – 252 p.
- Lavorel S.* Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services / S. Lavorel, K. Gngulis, P. Lamarque et al. // J. Ecol. – 2011. – Vol. 99. – P. 135–147.
- Leamy L. J.* The genetic and evolution of fluctuating asymmetry / L. J. Leamy, C. P. Klingenberg // Annual Rev. Ecol. Evol. System. – 2005. – Vol. 36. – P. 1–21.
- Leimu R.* How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? / R. Leimu, P. Mutikainen, J. Koricheva, M. Fisher // J. Ecol. – 2006. – Vol. 94. – P. 942–952.
- Lesica P.* When are peripheral populations valuable for conservation? / P. Lesica, F. W. Allendorf // Conserv. Biol. – 1995. – Vol. 9, no. 4. – P. 753–760.
- Leishman M. R.* Leaf trait relationship of native and invasive plants: community- and global-scale comparison / M. R. Leishman, T. Haslehursts, A. Ares, Z. Baruch // New Phytolog. – 2007. – Vol. 176. – P. 635–642.
- Leung B.* Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analysis involving multiple traits / B. Leung, M. R. Forbes, D. Haule // Amer. Natur. – 2000. – Vol. 155, no. 1. – P. 101–115.
- Levin S. A.* The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective / S. A. Levin, H. C. Muller-Landau, R. Nathan, J. Chave // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. – 2003. – Vol. 34. – P. 575–604.

- Levins R.* Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control / R. Levins // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* — 1969. — Vol. 15. — P. 237–240.
- Lewalle J.* Universalité des types biologiques / J. Lewalle // *Natur. Belg.* — 1983. — Vol. 64, no. 6. — P. 223–228.
- Linder E. T.* Population viability as a measure of forest sustainability / E. T. Linder, N. A. Klaus, D. A. Buehler // *Southern Forest Sci.: past, present a. future* / eds. H. M. Rauscher, K. Johnsen. — South. Research Station : USFS, 2004. — P. 307–317.
- Llorens L.* Plant ecophysiological responses to experimentally drier and warmer conditions in European shrublands / L. Llorens. — Bellaterra, 2003. — 242 p.
- Löfgren P.* Population dynamics and the effect of disturbance in the monocarpic herb *Carlina vulgaris* (Asteraceae) / P. Löfgren, O. Eriksson, K. Lehtilä // *Ann. Bot. Fennici.* — 2000. — Vol. 37. — P. 183–192.
- Ludwig J. A.* Statistical ecology: a primer on methods and computing / J. A. Ludwig, J. F. Reynolds. — New York : Wiley-Interscience, 1988. — 337 p.
- Maschinski J.* Demography and population viability of an endangered plant species before and after protection from trampling / J. Maschinski, R. Fray, S. Rutman // *Conserv. Biol.* — 1997. — Vol. 11, no. 4. — P. 990–999.
- MacArthur R. H.* The theory of island biogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson. — New Jersey : Univ. Press, 1967. — 203 p.
- Madronich S.* Implication of recent total atmospheric ozone measurements for biologically active radiation reaching the Earth's surface / S. Madronich // *Geophys. Res. Letters.* — 1992. — Vol. 19, no. 1. — P. 37–40.
- Marba N.* Allometric scaling of plant life history / N. Marba, C.M. Duarte, S. Agusti // *Proc. Nation. Acad. Sci. USA*, 2007. — Vol. 104. — P. 15777–15780.
- Margulis C.* Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review / C. Margulis, M. B. Usher // *Biol. Conserv.* — 1981. — Vol. 21. — P. 79–109.
- Maschinski J.* Using population viability analysis to predict the effects of climate change on the extinction risk of an endangered limestone endemic shrub, Arizona cliffrose / J. Maschinski, J. Baggs, P. Quintana-Ascencio, E. Menges // *Conserv. Biol.* — 2006. — Vol. 20, no. 1. — P. 218–228.
- Master L. L.* Assessing threats and setting priorities for conservation / L. L. Master // *Conserv. Biol.* — 1991. — № 5. — P. 559–563.
- Matthies D.* Population size and risk of local extinction: empirical evidence from rare plants / D. Matthies, I. Bräuer, W. Maibom, T. Tsoharmtke // *Oikos.* — 2004. — Vol. 105, no. 3. — P. 481–488.
- Mayer A. M.* The germination of seeds / A. M. Mayer, A. Poljakoff-Mayer. — Oxford : Pergamon Press, 1975. — 192 p.
- McCarthy M. A.* Testing the accuracy of population viability analysis / M. A. McCarthy, H. P. Possingham, J. R. Day, A. J. Tyre // *Conserv. Biol.* — 2001. — Vol. 15, no. 4. — P. 1030–1038.
- McGill B. J.* Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // *Trends Ecol. and Evol.* — 2006. — Vol. 21, no. 4. — P. 178–188.

- McGraw J.* The study of plant growth: a link between the physiological ecology and population biology of plants / J. McGraw, R. D. Wulff // *J. Ther. Biol.* — 1983. — Vol. 103, № 1. — P. 21–28.
- McLachlan G. J.* Discriminant analysis and statistical pattern recognition / G. J. McLachlan. — New Jersey: J. Wiley & Sons, 2005. — 544 p.
- Meffe G. K.* Principles of conservation biology / G. K. Meffe, C. R. Carroll. — Sunderland: Sinauer, 1994. — 600 p.
- Meyer S. E.* A stochastic population model for *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae), a rare desert ephemeral with a persistent seed bank / S. E. Meyer, D. Quinney, J. Weaver // *Amer. J. Bot.* — 2006. — Vol. 93. — P. 891–902.
- Menges E. S.* Population viability analysis in plants: challenges and opportunities / E. S. Menges // *Trend Ecol. Evol.* — 2000. — Vol. 15, no. 2. — P. 51–56.
- Menges E. S.* Population viability analysis and fire return intervals for an endemic Florida scrub mint / E. S. Menges, P. F. Ascencio, C. W. Weekley, O. G. Caone // *Biol. Conserv.* — 2006. — Vol. 127. — P. 115–127.
- Miller P. S.* VORTEX: a stochastic simulation of extinction process / P. S. Miller, R. C. Lacy. — Apple Valley: CBSG, 2005. — 150 p.
- Moles A. T.* Seed size and plant strategies the whole life cycle / A. T. Moles, M. Westoby // *Oikos.* — 2006. — Vol. 113. — P. 91–105.
- Moor P. D.* Plant opportunists / P. D. Moor // *Nature.* — 1980. — Vol. 286, no. 5772. — P. 441.
- Morris W. F.* A practical handbook for population viability analysis / W. F. Morris, D. Doak, M. Groom et al. // *The Natur. Conserv.* — London, 1999. — 83 p.
- Morris W. F.* Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements / W. F. Morris, P. L. Bloch, B. R. Hudgens et al. // *Ecol. Appl.* — 2002. — Vol. 12, no. 3. — P. 708–712.
- Müller I.* The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants / I. Müller, B. Schmid, J. Weiner // *Persp. Ecol. Evol. Syst.* — 2000. — Vol. 3, no. 2. — P. 115–127.
- Münzbergová Z.* Population dynamics of diploid and hexaploid population of a perennial herb / Z. Münzbergová // *Annals Bot.* — 2011. — Vol. 108, no. 2. — P. 1259–1270.
- Münzbergová Z.* How best to collect demographic data for population viability analysis models / Z. Münzbergová, J. Ehrlén // *J. Appl. Ecol.* — 2005. — Vol. 42, no. 6 — P. 1115–1120.
- Münzbergová Z.* Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of term and concepts in studies of limitations / Z. Münzbergová, T. Herben // *Oecologia.* — 2005. — Vol. 145, no. 1. — P. 1–8.
- Murray B. R.* How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales / B. R. Murray, P. H. Thrall, A. Gill, A. Nicotra // *Austral. Ecol.* — 2002. — Vol. 27. — P. 291–310.
- Murren C. J.* Phenotypic integration in plants / C. J. Murren // *Plant Species Biol.* — 2002. — Vol. 17. — P. 89–99.

- Nantel P.* Population viability analysis of American ginseng and wild leek harvested in stochastic environment / P. Nantel, D. Gagnon, A. Nault // *Conserv. Biol.* – 1996. – Vol. 10, no. 2. – P. 22–42.
- Nathan R.* Spatial pattern of seed dispersal, their determination and consequences for recruitment / R. Nathan, H. C. Muller-Landau // *Tree.* – 2000. – Vol. 15, no. 7. – P. 278–285.
- Nathan R.* Mechanisms of long-distance seed dispersal / R. Nathan, F. M. Schurr, O. Spiegel et al. // *Trend in Ecol. and Evol.* – 2008. – Vol. 23, no. 11. – P. 638–647.
- Nature land. 2010 [Electronic recourse]. – Access mode : [http://nature.land.kiev.ua/RB\\_80/138.htm](http://nature.land.kiev.ua/RB_80/138.htm).
- Nelleman C.* Dead planet, living planet / C. Nelleman, E. Corcoran. – UNEP: Norway, 2010. – 110 p.
- Newton R. E.* Population viability analysis for the clustered lady's slipper (*Cypripedium fasciculatum*) / R. E. Newton, R. T. Massatti, A. S. Thorpe, T. N. Koye // *Corvallis (USA)*: BLM, 2010. – 15 p.
- Niklas K. J.* The evolution and allometry of plant body plans / K. J. Niklas // *ASGSB 17<sup>th</sup> annual meeting.* – USA: Aleksandria, 2001. – P. 25.
- Niklas K. J.* Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and interspecific trend in annual growth rate / K. J. Niklas // *Ann. Bot.* – 2006. – Vol. 97, no. 2. – P. 155–163.
- Niklas K.* An allometric model for seed plant reproduction / K. Niklas, B. J. Enquist // *Evolutionary Ecology Research.* – 2003. – Vol. 5. – P. 79–88.
- Nichols J. D.* Monitoring for conservation / J. D. Nichols, B. K. Williams // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21, no. 12. – P. 668–673.
- Nisbert R. E.* Emission of methane from plants / R. E. Nisbert, R. Fisher, R. Nimmo et al. // *Proc. Roy. Soc., Biol. Sci.* – 2009. – Vol. 276, no. 1660. – P. 1347–1354.
- Noon B. R.* Population viability analysis: a primer on its principal technical concepts / B. R. Noon, R. H. Lamberson, M. S. Boyce, L. L. Irwin // *Ecological stewardship* / eds. R. C. Szro, K. Johnson et al. – Oxford: Elsevier Sci., 1999. – Vol. 2. – P. 87–134.
- Oleso J. R.* The cost of reproduction in plants / J. R. Oleso // *New Phytologist*, 2002. – Vol. 155, no. 3. – P. 321–348.
- Ordoñez J. C.* A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility / J. C. Ordoñez, P. van Bodegom, J.-P. Witte et al. // *Global Ecol. and Biogeogr.* – 2009. – Vol. 18. – P. 137–149.
- Osunkoya O. O.* Population viability analysis models for *Lantana camara* L. (Verbenaceae): a weed of national significance / O. O. Osunkoya, C. Perrett, C. Fernando // *17<sup>th</sup> Australian Weeds Conf.* – 2010. – P. 99–102.
- Palmer A. R.* Fluctuating asymmetry analysis: a primer / A. R. Palmer // *Developmental instability: its origins and evol. implication* / T. A. Markov (ed.). – Kluwer, 1994. – P. 335–364.
- Palmer A. R.* Antisymmetry / A. R. Palmer // *Variatio* / B. Hallgrímsson, B.K. Hall (eds.). – London: Elsevier, 2005. – P. 359–398.



- Palmer A. R.* Fluctuating asymmetry analyses revised / A. R. Palmer, C. Strobeck. – Edmonton (Canada): Univ. Alberta, 2001. – 77 p.
- Palmer M. A.* A strategic approach to the conservation of plants in the United Kingdom / M. A. Palmer // *J. Appl. Ecol.* – 1996. – Vol. 33. – P. 1231–1240.
- Pavlik B. M.* Perspectives, tools, and institutions for conserving rare plants / B. M. Pavlik // *The Southwestern Naturalist.* – 1997. – Vol. 42, no. 4. – P. 375–383.
- Peart M. H.* The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival / M. H. Peart // *J. Ecol.* – 1984. – Vol. 72, no. 2. – P. 437–453.
- Peisl P.* Übersichtsartikel: die Signalfunktionen von Blüten / P. Peisl // *Bot. helv.* – 1997. – Bd. 107, no. 1. – S. 3–28.
- Peng S. L.* Advances in plant population analysis / S. L. Peng, D. P. Wang, Q. F. Li // *Acta Ecol. Sinica.* – 2002. – Vol. 12. – P. 2175–2185.
- Petchey O. L.* Dendograms and measuring functional diversity / O. L. Petchey, K. Gaston // *Oikos.* – 2007. – Vol. 116. – P. 1422–1426.
- Peters R. L.* Preserving biodiversity in a changing climate / R. L. Peters, J. P. Myers // *Issues in Sci. and Technology.* – 1991. – Vol. 8, no. 2. – P. 62–72.
- Pfab M. F.* A simple population viability analysis of the critically endangered *Euphorbia clivicola* R. A. Dayer under four management scenarios / M. F. Pfab, E. T. Witkowski // *Biol. Conserv.* – 2000. – Vol. 96. – P. 263–270.
- Pigliucci M.* Phenotypic plasticity of growth trajectories in two species of *Labelia* to nutrient availability / M. Pigliucci, P. Diiorio, C. D. Schlichting // *J. Ecol.* – 1997. – Vol. 85, no. 3. – P. 265–276.
- Pigliucci M.* Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation / M. Pigliucci, C. J. Murren, C. D. Schlichting // *J. Experim. Biol.* – 2006. – Vol. 209. – P. 2362–2367.
- Pilgrim E. S.* Patterns rarity in the native British flora / E. S. Pilgrim, M. J. Crawley, K. Dolphin // *Biol. Conserv.* – 2004. – Vol. 120, no. 2. – P. 161–170.
- Plant conservation report. – Bonn, 2008. – 56 p.
- Pleasants J. M.* The effect of inflorescence size on pollinator visitation of *Delphinium nelsonii* and *Aconitum columbianum* / J. M. Pleasants, M. Zimmerman // *Collect. Bot.* – 1990. – Vol. 19. – P. 21–39.
- Purvis A.* Getting the measure of biodiversity / A. Purvis, A. Hector // *Nature.* – 2000. – Vol. 405. – P. 212–219.
- Rabinowitz D.* Seven forms of rarity / D. Rabinowitz // *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* / ed. H. Synge. – John Wiley a. Sons. – New York, 1981. – P. 205–217.
- Ramula S.* Population viability analysis for plants: practical recommendations and applications / S. Ramula. – Stockholm: Stockholm Univ., 2006. – 15 p.
- Rands M. R.* Biodiversity conservation: challenges beyond 2010 / M. R. Rands, W. M. Adams, L. Bennun et al. // *Science.* – 2010. – Vol. 329, no. 10 – P. 1298–1424.
- Rao G. Y.* Developmental stability in *Brassica cretica*: the effect of crossing distance on fluctuating asymmetry in cotyledon morphology / G. Y. Rao, S. Andersson. *B. Widen* // *Heredity.* – 2002. – Vol. 88, no. 3. – P. 197–202.

- Raven P. H.* Introduction to special issue on biodiversity / P. H. Raven, J. M. Chase, J. C. Pires // *Amer. J. Bot.* – 2011. – Vol. 98, no. 3. – P. 333–335.
- Reed J. M.* Emerging issues in population viability analysis / J. M. Reed, L. S. Mills, J. B. Dunning, et al. // *Conserv. Biol.* – 2002. – Vol. 16, no. 1. – P. 8–19.
- Reed J. M.* Critical habitat / J. M. Reed, H. R. Akçakaya, D. Bender et al. // *The endangered species act at thirty: conserving biodiversity in human-dominated landscapes.* – London: Isl. Press, 2006. – P. 164–177.
- Reyment R. A.* Morphometrics: an historical essay / R. A. Reyment // *Morphometrics for nonmorphometrics.* / ed. A. Elewa. – Springer, 2010. – P. 9–26.
- Richtsmeier J. T.* The promise of geometric morphometrics / J. T. Richtsmeier, V. B. DeLeon, S. R. Lele // *Yearbook physiol. Anthropology.* – 2002. – Vol. 45. – P. 63–91.
- Robacker D. C.* Floral aroma. How far will plants go to attract pollinators? / D. C. Robacker, B. J. D. Meeuse, E. H. Erikson // *BioScience.* – 1988. – Vol. 38, no. 6. – P. 390–398.
- Rockwood L. L.* Introduction to population ecology / L. L. Rockwood. – London: Blackwell Publ., 2006. – 309 p.
- Rohlf F. J.* TPS program. Ver. 1.39 / F. J. Rohlf // N. Y. Dept. Ecol. Evol. State Univ. N. Y., 2003. – 6 p.
- Rohlf F. J.* A revolution in morphometric / F. J. Rohlf, L. Marcus // *Trends in Ecol. Evol.* – 1993. – Vol. 8, no. 4. – P. 129–132.
- Root R. B.* The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher / R. B. Root // *Ecol. Monogr.* – 1967. – Vol. 37. – P. 317–350.
- Rush G. M.* Plant functional types in relation to disturbance and land use: introduction / G. M. Rush, J. G. Pausas, J. Lepš // *J. Veg. Sci.* – 2003. – Vol. 14. – P. 307–310.
- Sagar G. R.* Controlled interference with natural population of *Plantago lanceolata*, *P. major* and *P. media* / G. R. Sagar, J. Harper // *Weed Res.* – 1961. – Vol. 1. – P. 163–176.
- Sakai A. K.* The population biology of invasive species / A. K. Sakai, F. W. Allendorf, J. S. Holt et al. // *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* – 2001. – Vol. 32. – P. 305–322.
- Salisbury E.* Exceptional fruitfulness and its biological significance / E. Salisbury // *Proc. Roy. Soc. London.* – 1976. – Vol. B193, no. 1113. – P. 455–460.
- Salter J.* Impact of long-term, saline flooding on condition and reproduction of the clonal wetland tree, *Melaleuca ericifolia* (Myrtaceae) / J. Salter, K. Morris, J. Read, P. I. Boon // *Plant Ecology.* – 2010. – Vol. 206, no. 1. – P. 41–57.
- Schlichting C. D.* Phenotypic plasticity in *Phlox*. II. Plasticity or character correlation / C. D. Schlichting // *Oecologia.* – 1989. – Vol. 78. – P. 496–501.
- Schupp E. W.* Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review / E. W. Schupp, P. Jordano, M. Gómez // *New Phytol.* – 2010. – Vol. 188. – P. 333–353.
- Schwartz M. K.* Landscape genomics: a brief perspective / M. K. Schwartz, G. Luikart, K. S. McKelvey, S. A. Gushman // *Spatial complexity, informatics and wildlife conservation* / S. A. Gushman, F. Huettmann (eds.). – Springer, 2009. – P. 165–175.
- Schwartz M. W.* Why plant population assessment? / M. W. Schwartz, C. A. Brigham // *Ecol. Studies.* – 2003. – Vol. 165. – P. 3–7.

- Schwinning S.* Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants / S. Schwinning, J. Weiner // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 13. – P. 447–455.
- Seybold S.* Über die Größe von Populationen höherer Pflanzen / S. Seybold // *Jahresh. Ges. Naturk. Württemberg*. – 1980. – Vol. 135. – S. 252–254.
- Shaffer M. L.* Minimum population size for species conservation / M. L. Shaffer // *BioSci*. – 1981. – Vol. 31, no. 2. – P. 131–134.
- Shaffer M.* Population viability analysis and conservation policy / M. Shaffer, L. H. Watchman, W. I. Snape III, I. K. Latchis // *Population viability analysis* / eds. R. Bessinger, D. R. McCullough. – Chicago : Chicago Univ. Press, 2002. – P. 123–142.
- Shipley B.* Analysing the allometry of multiple interacting traits / B. Shipley // *Perspectives in plant ecol., evolution and systematics*. – 2004. – Vol. 6, no. 4. – P. 235–241.
- Shipley B.* The balanced-growth hypothesis and allometry of leaf and root biomass allocation / B. Shipley, D. Meziane // *Functional Ecol.* – 2002. – Vol. 16, no. 3. – P. 326–350.
- Silvertown J. W.* Introduction to plant population ecology / J. W. Silvertown. – London : Longman, 1982. – 209 p.
- Silva J. P.* Life and endangered plants: conserving Europe's threatened flora / J. P. Silva, J. Toland, W. Jones et al. – Luxemburg, 2007. – 5 p.
- Siol M.* The population genomics of plant population / M. Siol, S. I. Wright, S. Barrett // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 188. – P. 313–332.
- Slice D.* Morphological Glossary [Electronic recourse] / D. Slice, F. Bookstein, L. Marcus, F. Rohlf. – 2009. – Access mode : <http://life.bio.sunysb.edu/morph/glossary>.
- Smith R. D.* The future of seed banks / R. D. Smith, G. Hawtin // *Seed conservation: turning science into practice* / eds. R. Smith, J. Dickie et al. – Kew : R.G.B., 2003. – P. 983–994.
- Solbrig O. T.* Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia* / O. T. Solbrig // *Evolution*. – 1981. – Vol. 35, no. 6. – P. 1080–1093.
- Solbrig O. T.* Plant traits and adaptive strategies: their role in ecosystem function // *Biodiversity and ecosystem function* / O. T. Solbrig ; eds. E. Schulze, N. Y. Mooney. – N.Y. : Springer, 1994. – P. 97–116.
- Soulé M. E.* Viable population for conservation / M. E. Soulé. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1987. – 189 p.
- Soulé M. E.* Conservation biology research: its challenges and context / M. E. Soulé, G. H. Orians // *Conservation Biology* / eds. M. E. Soulé, G. H. Orians. Washington : Island Press, 2001. – P. 271–286.
- Spellerberg J. F.* Monitoring ecological change / J. F. Spellerberg. – Cambridge, 2005. – 399 p.
- StatSoft Inc.* Электронный учебник по статистике [Electronic recourse] – Moscow, StatSoft. WEB, 2001. – Access mode : <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.

- Stebbins G. L.* Rarity of plant species: a synthetic viewpoint / G. L. Stebbins // *Rhodora*. – 1980. – Vol. 82. – P. 829. – P. 77–86.
- Sultan S. E.* Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development / S. E. Sultan // *Evol. and developm.* – 2003. – Vol. 5, no. 1. – P. 25–33.
- Sultan S.* Promising direction in plant plasticity / S. Sultan // *Persp. in plant ecol. and syst.* – 2004. – Vol. 6, no. 4. – P. 227–233.
- Sun W.* Mapping plant functional types from MODIS data using multisource evidential reasoning / W. Sun, S. Liang, G. Xu et al. // *Remote Sensing Envir.* – 2008. – Vol. 112. – P. 1010–1024.
- Tews J.* Plant population viability analysis in conservation biology: a review / J. Tews. – N. Y.: Elatis Modeling and Consulting Inc., 2004. – 13 p.
- Thompson K.* The functional ecology of soil seed bank / K. Thompson // *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* / ed. M. Fenner. – L., 2000. – P. 215–310.
- Tiens M.* Optimal monitoring of rare plant population: report for USDA forest service / M. Tiens. K. Skogen, P. Vitt, K. Havens. – Chicago: Chicago Bot. Garden, 2010. – 57 p.
- Tirpak D.* Energy and the environment / D. Tirpak // *J. Fusion Energy*. – 1991. – Vol. 10, no. 1. – P. 19–24.
- Torvik S.* Aspects of reproduction in *Pulsanilla pratensis* in Norway / S. Torvik, L. Borgen, R. Y. Berg // *Nord. J. Bot.* – 1998. – Vol. 18, no. 4. – 385–391.
- Ungerer M. C.* Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment / M. C. Ungerer, L. C. Johnson, M. A. Herman // *Heredity*. – 2008. – Vol. 100. – P. 178–183.
- Van Gronenendael J.* Comparative ecology of clonal plants / J. Van Gronenendael, L. Klimeš, J. Klimešová, J. Hendriks // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B.* – 1996. – no. 351. – P. 1331–1339.
- Van Valen L.* A study of fluctuating asymmetry / L. Van Valen // *Evolution*. – 1962. – Vol. 16, no. 2. – P. 125–142.
- Velverde T.* A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb / T. Velverde, J. Silvertown // *J. Ecol.* – 1997. – Vol. 85. – P. 193–210.
- Verburg R.* Clonal diversity in differently-aged population of the pseudo-annual clonal plant *Circaea lutetiana* L. / R. Verburg, J. Maas, H. J. During // *Plant boil.* – 2000. – no. 2. – P. 646–652.
- Verheyen K.* Response of forest plant species to landuse changes: a life-history trait-based approach / K. Verheyen, O. Honnay, G. Motzkin et al. // *J. Ecol.* – 2003. – Vol. 91. – P. 563–577.
- Vile D.* A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession / D. Vile, B. Shipley, F. Garnier // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87, no. 2. – P. 504–517.
- Wang B. C.* Closing the seed dispersal loop / B. C. Wang, T. B. Smith // *Trend Ecol. Evol.* – 2002. – Vol. 17, no. 8. – P. 379–385.
- Weiner J.* Allocation, plasticity and allometry in plants / J. Weiner // *Perspectives in plant ecol., evolution and systematics*. – 2004. – Vol. 6, no. 4. – P. 207–215.

- Weiner J.* Competition and allometry in three species of annual plants / J. Weiner, S. Thomas // *Ecology*. — 1992. — Vol. 73, no. 2. — P. 648–656.
- Weiner J.* Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? / J. Weiner, R. Losenmeier, E. S. Massoni et al. // *Botany*. — 2009. — Vol. 87. — P. 475–481.
- Wenny D. G.* Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal / D. G. Wenny // *Evol. Ecol. Research*. — 2001. — Vol. 3. — P. 51–74.
- West G. B.* The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization / G. B. West, J. H. Brown // *J. Exper. Biol.* — 2005. — № 208. — P. 1575–1592.
- Westoby M.* A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme / M. Westoby // *Plant a. Soil*. — 1998. — Vol. 199. — P. 213–227.
- Westoby M.* Plant ecology strategies: some leading dimensions of variation between species / M. Westoby, D. S. Falster, A. Moles et al. // *Am. Rev. Ecol. Syst.* — 2002. — Vol. 33. — P. 125–159.
- Wilcock C. C.* Pollination failure in natural population: implication for the conservation of rare plants / C. C. Wilcock // *Эмбриология цветковых растений*. — СПб. : Мир и семья, 2000. — Т. 3. Системы репродукции. — С. 126–137.
- Willson M. F.* Plant Reproductive Ecology / M. F. Willson. — New York : J. Willey and Sons, 1983. — 282 p.
- Wilson J. B.* Guilds, functional types and ecological groups / J. B. Wilson // *Oikos*. — 1999. — Vol. 86. — P. 507–522.
- Yoccoz N. G.* Monitoring of biological diversity in space and time / N. G. Yoccoz, J. D. Nichols, T. Boulinier // *Trends Ecol. Evol.* — 2001. — Vol. 16, no. 3. — P. 446–453.
- Yokoi Y.* An analysis of age- and size-dependant flowering: a critical-production model / Y. Yokoi // *Ecol. Res.* — 1989. — Vol. 4, № 3. — P. 387–397.
- Zelditch M. L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. — Elsevier : Acad. Press, 2004. — 443 p.

## Приложения

### Приложение 1

#### Типовой информационный бланк для редкого вида, нуждающегося в охране

T-PVS/PA (2010) 2

Дата: \_\_\_\_\_

Рекомендовано: указать страну

Информационный бланк для видов или местообитаний, которые будут включены в:

- Appendix I: Особо охраняемые виды флоры
- Appendix II: Особо охраняемые виды фауны
- Appendix III: Охраняемые виды фауны
- в
- Resolution № 6 (1998): Виды, которые требуют специальных мероприятий по сохранению их местообитаний (Species requiring specific habitat conservation measures)
- или в
- Resolution № 4 (1996): Природные местообитания, которые находятся под угрозой и требуют охраны (Endangered natural habitats requiring conservation measures)

#### Предлагаемый вид

Латинское название (включая автора + год) (Latin Name (incl. Author + Year): .....

Латинские синонимы (Latin Synonyms): .....

Источник научного названия (Source of the scientific name): .....

Народное название (Vernacular name): .....

Английское название (English Name): .....

Французское название (French Name): .....

Другие: (указать язык) (Other: (specify language)): .....

Систематика (Systematics): .....

Тип (Phylum): .....

Класс (Class): .....

Порядок (Order): .....

Семейство (Family): .....

## Приложение 2

**Бланк для описания лесного фитоценоза**

Описание № \_\_\_\_\_

Дата \_\_\_\_\_

Формация \_\_\_\_\_

Название ассоциации \_\_\_\_\_

Размер пробной площади \_\_\_\_\_

Географическое положение (область, район, населенный пункт, привязка) \_\_\_\_\_

Геоморфологические особенности, рельеф, экспозиция склона \_\_\_\_\_

Микрорельеф \_\_\_\_\_

Лесная подстилка (мощность, состав) \_\_\_\_\_

Почва (тип, механический состав, степень увлажнения) \_\_\_\_\_

Сомкнутость крон древостоя \_\_\_\_\_

**Флористический состав*****Ярус А – древостой***

Состав древостоя по формуле \_\_\_\_\_

№	Название видов древесных пород	Средняя высота, м	Средний диаметр ствола, см	Число стволов на площади 100 м <sup>2</sup>	Примечание

***Ярус В – подлесок***

№	Название растений	Господствующая высота, м	Количество экземпляров на площади 100 м <sup>2</sup>	Примечание

**Ярус С – травяно-кустарничковый**

Аспект \_\_\_\_\_

Общее проективное покрытие, % \_\_\_\_\_

№	Название растений	Высота, м	Обилие по Друде (или проективное покрытие)	Фенофаза	Жизненность	Примечание

**Ярус Д – мхи и лишайники**

Проективное покрытие \_\_\_\_\_

Характер распределения \_\_\_\_\_

Виды и их обилие \_\_\_\_\_

**Возобновление древостоя – подрост**

№	Порода	Диапазон высот	Численность (обилие)	Происхождение	Примечание

Виды растений, выявленные за пределами пробной площади \_\_\_\_\_

Внеярусные растения (лианы, эпифиты) \_\_\_\_\_

Окружение \_\_\_\_\_

Следы влияния человека и животных \_\_\_\_\_

Описание выполнил \_\_\_\_\_ (Подпись)



## Приложение 3

**Бланк для описания лугового фитоценоза**

Описание № \_\_\_\_\_

Дата \_\_\_\_\_

Название ассоциации или комплекса ассоциаций \_\_\_\_\_

Размер пробной площади \_\_\_\_\_

Географическое положение (область, район, населенный пункт) \_\_\_\_\_

Геоморфологические условия (общая характеристика макро- и мезорельефа) \_\_\_\_\_

Почва (тип, степень увлажнения) \_\_\_\_\_

Аспект \_\_\_\_\_

Общее проективное покрытие \_\_\_\_\_

*Флористический состав*

№	Название растений	Ярус	Высота (см)	Обилие по Друде	Проективное покрытие	Фенофаза

Виды растений, выявленные за пределами пробной площадки \_\_\_\_\_

Хозяйственное использование луга \_\_\_\_\_

Описание выполнил \_\_\_\_\_ (Подпись)

## Приложение 4

**Бланк для описания болотного фитоценоза**

Описание № \_\_\_\_\_

Дата \_\_\_\_\_

Название ассоциации \_\_\_\_\_

Географическое положение (область, район, населенный пункт) \_\_\_\_\_

Положение в рельефе \_\_\_\_\_

Микрорельеф \_\_\_\_\_

Гидрологический режим \_\_\_\_\_

Почва \_\_\_\_\_

Общее проективное покрытие \_\_\_\_\_

Окружение \_\_\_\_\_

**Флористический состав***Древесный ярус*

№	Название растений	Ярус	Господствующая высота, см	Диаметр ствола, см	Число стволов на площади 100 м <sup>2</sup>	Характер распределения	Примечание

*Ярус кустарников, кустарничков, полукустарников и трав*

№	Название растений	Ярус	Господствующая высота, см	Диаметр ствола, см	Число стволов на площади 100 м <sup>2</sup>	Характер распределения	Примечание

*Ярус мхов и лишайников*

№	Название растений	Обилие по Друде	Характер распределения	Примечание

Высота мохового покрова \_\_\_\_\_

Виды растений, выявленные за пределами пробной площадки \_\_\_\_\_

Хозяйственное использование болота \_\_\_\_\_

Описание выполнил \_\_\_\_\_ (Подпись)

## Приложение 5

**Табличные значения F-критерия Фишера – Снедекора  
для  $df_1 = df_2$  и  $\alpha = 0,05$**

<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>
1	161,4	11	2,82	21	2,08	31	1,82	45	1,64
2	19,0	12	2,69	22	2,05	32	1,80	50	1,60
3	9,28	13	2,58	23	2,01	33	1,79	55	1,56
4	6,39	14	2,48	24	1,98	34	1,77	60	1,53
5	5,05	15	2,40	25	1,96	35	1,76	65	1,51
6	4,28	16	2,33	26	1,93	36	1,74	70	1,49
7	3,79	17	2,27	27	1,90	37	1,73	75	1,47
8	3,44	18	2,22	28	1,88	38	1,72	80	1,45
9	3,18	19	2,17	29	1,86	39	1,70	90	1,42
10	2,97	20	2,12	30	1,84	40	1,69	100	1,39

## Приложение 6

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

#### Отдел А – Наземные и эпифитные древесные растения

#### Тип I – Деревья

##### Класс 1 – Кронаобразующие

##### Подкласс 1 – Наземные

##### Группа А -- С подземными корнями

##### Подгруппа а – Прямостоящие

##### 1 Секция – Лесного типа

– Вечнозеленые

– Листопадные

##### 2 Секция – Лесостепного и саванного типа

##### 3 Секция – Кустарниковидные

##### 4 Секция – Саванновидного типа с водозапасающим стволом

##### 5 Секция – Сезонно-суккулентные

##### Подгруппа б – Стланцы

##### Подгруппа в – Лиановидные

##### Группа Б -- С подземными и надземными корнями

##### Подгруппа а – С досковидными корнями

##### Подгруппа б – С ходульными корнями

##### Подгруппа в – С дыхательными корнями

##### Подкласс 2 – Гемиепифитные

##### Группа А – Vegetативно-неподвижные

##### Группа Б -- Vegetативно-подвижные

##### Класс 2 – Розеточные

##### Подкласс 1 – Ветвящиеся

##### Группа А -- Не суккулентные

##### Группа Б -- Суккулентно-листовые

##### Подкласс 2 – Не ветвящиеся

##### Класс 3 – Суккулентно-стеблевые безлистные

#### Тип II – Кустарники

##### Класс 1 – С полностью одревесневшими удлиненными побегами

##### Подкласс 1 – Прямостоячие

##### Группа А -- Аэроксильные (не способны к подземному ветвлению)

**Подгруппа а – Рыхлые**1 Секция – **Вегетативно неподвижные**2 Секция – **Вегетативно подвижные  
корнеотпрысковые****Подгруппа б – Подушковидные****Группа Б – Геоксильные (с подземным ветвлением)****Подгруппа а – Вегетативно неподвижные****Подгруппа б – Вегетативно подвижные кор-  
неотпрысковые****Подкласс 2 – Стелющиеся****Подкласс 3 – Лиановидные****Класс 2 – Розеточные****Класс 3 – Суккулентно-стеблевые безлистные****Класс 4 – Паразитные и полупаразитные****Тип III – Кустарнички****Класс 1 – С полностью одревесневшими удлинненными побегами****Подкласс 1 – Вегетативно неподвижные, прямостоячие****Группа А – Аэроксильные****Подгруппа а – Рыхлые****Подгруппа б – Подушковидные****Группа Б – Геоксильные****Подкласс 2 – Вегетативно-подвижные, ползучие****Группа А – С ортотропными надземными побегами****Подгруппа а – Полунеподвижные****Подгруппа б – Ползучие****Группа Б – Шпалерные****Класс 2 – Розеточные****Класс 3 – Суккулентно-стеблевые безлистные****Класс 4 – Паразитные и полупаразитные****Отдел Б – Полудревесные растения****Тип IV – Полукустарники и полукустарнички****Класс 1 – С удлинненными и несуккулентными побегами****Подкласс 1 – Прямостоячие****Группа А – Прямостоячие полукустарники****Группа Б – Прямостоячие полукустарнички****Подкласс 2 – Стелющиеся с удлинненными несуккулент-  
ными побегами****Подкласс 3 – Лиановидные полукустарники****Класс 2 – Полукустарнички с побегами суккулентного типа**

**Отдел В – Наземные травянистые растения****Тип V – Травянистые поликарпики****Класс 1 – Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа****Подкласс 1 – Стержнекорневые травянистые поликарпики****Группа А – Одноглавые стержнекорневые многолетники****Группа Б – Многоглавые стержнекорневые многолетники****Подгруппа а – Длинностержневые многоглавые многолетники****Подгруппа б – Короткостержневые многоглавые многолетники****Группа В – Стержнекорневые травянистые многолетники типа «перекати-поле»****Группа Г – Подушковидные травянистые поликарпики****Подкласс 2 – Кистекоорневые и короткокорневищные травянистые поликарпики****Группа А – Кистекоорневые травянистые многолетники****Группа Б – Короткокорневищные травянистые многолетники****Подкласс 3 – Дерновые многолетники****Группа А – Плотнокустовые дерновые многолетники****Группа Б – Рыхлокустовые дерновые многолетники****Группа В – Длиннокорневищные дерновые многолетники****Подкласс 4 – Столонообразующие и ползучие травянистые многолетники****Группа А – Столонообразующие травянистые многолетники****Подгруппа а – Подземно-столонные****Подгруппа б – Надземно-столонные****Группа Б – Ползучие травянистые многолетники****Подкласс 5 – Клубнеобразующие травянистые многолетники****Группа А – Клубневые многолетники с клубнями корневого происхождения**

Подгруппа *a* – Редьковидные корнеклубневые многолетники

Подгруппа *b* – Корнеклубневые растения

Группа Б – Клубневые травянистые многолетники с клубнями стеблевого происхождения

Подгруппа *a* – Стеблевые многолетники с клубневидным утолщенным основанием главной оси

Подгруппа *b* – Стеблеклубневые с клубнями на боковых побегах

Подгруппа *c* – Стеблеклубневые с клубнями на верхушках столонов

Подгруппа *г* – Надземно-клубневые многолетники

Группа В – Клубневые многолетники с клубнями листового происхождения

Подкласс 6 – Луковичные травянистые многолетники

Подкласс 7 – Корнеотпрысковые многолетники

Группа А – Факультативно корнеотпрысковые

Группа Б – Облигатно корнеотпрысковые

**Класс 2** – Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами суккулентного типа

Подкласс 1 – Суккулентно-стеблевые травянистые многолетники

Подкласс 2 – Суккулентно-лиственные травянистые многолетники

**Класс 3** – Сапрофитные и паразитные травянистые многолетники

Подкласс 1 – Травянистые поликарпики сапрофитного типа

Подкласс 2 – Травянистые поликарпики паразитного типа

**Класс 4** – Эпифитные травянистые поликарпики

Подкласс 1 – Гемиепифиты

Подкласс 2 – Гнездовые эпифиты

Подкласс 3 – Цистерновидные эпифиты

**Класс 5** – Лиановидные травянистые поликарпики

**Тип VI** – Монокарпические травы

**Класс 1** – Монокарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа

Подкласс 1 – Многолетние и двулетние монокарпики

Подкласс 2 – Однолетние монокарпики

Группа А -- Длительно вегетирующие озимые и яровые

Группа Б -- Эфемеры

**Класс 2** – Лиановидные травянистые монокарпики

**Класс 3** – Монокарпики с суккулентными побегами

**Класс 4** – Полупаразитные и паразитные травянистые монокарпики

Подкласс 1 – Полупаразитные

Подкласс 2 – Паразитные



## Приложение 7

**Значения t-критерия Стьюдента**  
**( $p$  – уровень значимости,  $df$  – число степеней свободы)**

$df$	$p$			$df$	$p$			$df$	$p$		
	0,1	0,05	0,01		0,1	0,05	0,01		0,1	0,05	0,01
1	6,314	12,71	63,65	20	1,725	2,086	2,845	48	1,677	2,011	2,682
2	2,920	4,303	9,925	21	1,751	2,080	2,831	50	1,676	2,009	2,678
3	2,353	3,182	5,841	22	1,717	2,074	2,819	55	1,673	2,004	2,668
4	2,132	2,776	4,604	23	1,714	2,069	2,807	60	1,671	2,000	2,660
5	2,015	2,571	4,032	24	1,711	2,064	2,797	65	1,669	1,997	2,654
6	1,943	2,447	3,707	25	1,708	2,060	2,787	70	1,667	1,994	2,648
7	1,895	2,365	3,499	26	1,706	2,056	2,779	80	1,664	1,990	2,639
8	1,860	2,306	3,355	27	1,703	2,052	2,771	90	1,662	1,987	2,632
9	1,833	2,262	3,250	28	1,701	2,048	2,763	100	1,660	1,984	2,626
10	1,812	2,228	3,169	29	1,699	2,045	2,756	120	1,658	1,980	2,617
11	1,796	2,201	3,106	30	1,697	2,042	2,750	150	1,655	1,976	2,609
12	1,782	2,179	3,055	32	1,694	2,037	2,738	200	1,653	1,972	2,601
13	1,771	2,160	3,012	34	1,691	2,032	2,728	250	1,651	1,959	2,596
14	1,761	2,145	2,977	36	1,688	2,028	2,719	300	1,650	1,968	2,592
15	1,753	2,131	2,947	38	1,686	2,024	2,712	400	1,649	1,966	2,588
16	1,746	2,120	2,921	40	1,684	2,021	2,704	500	1,648	1,965	2,586
17	1,740	2,110	2,898	42	1,682	2,018	2,698	1000	1,646	1,962	2,581
18	1,734	2,101	2,878	44	1,680	2,015	2,692	$\infty$	1,645	1,960	2,576
19	1,729	2,093	2,861	46	1,679	2,013	2,687				

Наукове видання

**Злюбін Юліан Андрійович  
Скляр Вікторія Григорівна  
Клименко Ганна Олександрівна**

**Популяції рідкісних видів рослин:  
теоретичні основи і методика вивчення**

Монографія

Головний редактор В.І. Кочубей  
Технічний редактор І.Ф. Артюшенко  
Дизайн обкладинки і макет В.Б. Гайдабрус  
Комп'ютерна верстка О.І. Молодешька, А.О. Литвиненко

Підписано до друку 06.02.13.  
Формат 60x84 1/16. Папір офсетний. Гарнітура Ньютон.  
Друк офсетний. Ум. друк. арк. 25,6. Обл.- вид. арк. 22,4.  
Тираж 300 прим. Замовлення № 9

Відділ реалізації  
Тел./факс: (0542) 65-75-85  
E-mail: info@book.sumy.ua

ТОВ «ВТД «Університетська книга»  
40009, м. Суми, вул. Комсомольська, 27  
E-mail: publish@book.sumy.ua  
www.book.sumy.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи  
ДК № 489 від 18.06.2001

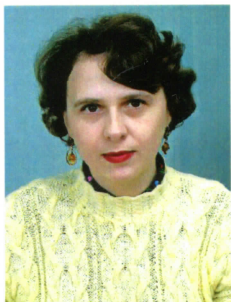
Надруковано на обладнанні ВТД «Університетська книга»  
вул. Комсомольська, 27, м. Суми, 40009, Україна  
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 489 від 18.06.2001



### **ЗЛОБИН ЮЛИАН АНДРЕЕВИЧ**

профессор кафедры ботаники Сумского национального аграрного университета, доктор биологических наук, заслуженный деятель науки и техники Украины.

Сфера научных интересов – ботаника, геоботаника, популяционная экология растений. Автор более 300 научных и научно-методических изданий, в том числе четырех монографий, трех учебников, более 10 учебных пособий.



### **СКЛЯР ВИКТОРИЯ ГРИГОРЬЕВНА**

доцент, кандидат биологических наук, заведующая кафедрой ботаники Сумского национального аграрного университета.

Сфера научных интересов – ботаника, геоботаника, лесоведение, популяционная экология растений, охрана природы. Автор и соавтор более 110 научных и научно-методических изданий.



### **КЛИМЕНКО АННА АЛЕКСАНДРОВНА**

старший преподаватель кафедры ботаники Сумского национального аграрного университета.

Сфера научных интересов – ботаника, геоботаника, популяционная экология растений, фитосозология. Автор более 17 научных статей.



ISBN 978-966-680-654-6



9 789666 180654 6