

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ И БИОТЕХНОЛОГИИ
КАФЕДРА БОТАНИКИ

Л. Н. Ковригина, Н. Г. Романова,
Т. А. Терехина, Н. В. Овчарова

МОНИТОРИНГ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие



Барнаул

Издательство
Алтайского государственного
университета
2022

УДК 575.17(076.5)

ББК 28.546я73

М 773

Рецензенты:

доктор биологических наук,
профессор М. М. Силантьева

Ковригина, Любовь Никифоровна

М 773 **Мониторинг ценопопуляций растений** : учебное пособие / Л.Н. Ковригина, Н.Г. Романова, Т.А. Терёхина, Н.В. Овчарова ; Министерство науки и высшего образования РФ, Алтайский государственный университет. – Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2022. – 98 с.

ISBN 978-5-7904-2629-2.

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлению 06.03.01 Биология (уровень бакалавриат), 06.04.01 Биология (уровень магистратуры).

Рекомендовано к изданию методической комиссией института биологии и биотехнологии Алтайского государственного университета (протокол № 2 от «7» февраля 2022 г.).

УДК 575.17(076.5)

ББК 28.546я73

ISBN 978-5-7904-2629-2

© Ковригина Л.Н., Романова Н.Г., Терёхина Т.А., Овчарова Н.В., 2022

© Оформление. Издательство
Алтайского государственного
университета, 2022

Оглавление

Введение

Глава 1. Организация и проведение популяционного мониторинга

1.1. Структура программы мониторинга	7
1.2. Способы изучения ценопопуляций	10
1.3. Сроки обследования ценопопуляций.....	12

Глава 2. Характеристика экотопических и фитоценологических условий

2.1. Экотопические условия популяций	15
2.2. Характеристика фитоценологических условий.....	16

Глава 3. Фитоценологическая активность видов

3.1. Категории фитоценологической активности.....	21
3.2. Определение параметров ценопопуляции	22

Глава 4. Возрастная структура ценопопуляции

4.1. Возрастное состояние. Классификация ценопопуляций.....	25
4.2. Составление и сравнение возрастных спектров. Индексы возрастной структуры ценопопуляции	37

Глава 5. Пространственная структура ценопопуляции

5.1. Определение пространственной структуры ценопопуляции	44
5.2. Полевой этап учёта пространственной структуры ценопопуляции и обработка данных	48

Глава 6. Виталитетный анализ ценопопуляции

6.1. Жизненное состояние особей в ценопопуляции.....	55
6.2. Определение виталитета ценопопуляции по состоянию модельных растений	58

Глава 7. Семенное возобновление особей в ценопопуляции

7.1. Типы размножения особей.....	63
7.2. Семенная продуктивность	65

Глава 8. Динамика ценопопуляций	
8.1. Исследование динамики изучаемой ценопопуляции	70
8.2. Полевой этап и представление результатов изучения ценопопуляций.....	74
Список литературы.....	80
Приложения.....	89

Введение

Учебное пособие подготовлено с целью помочь студенту (магистранту) в познании динамических процессов, происходящих в ценопопуляциях растений произрастающих в различных экологических условиях. В пособии приведены основные определения, понятия и характеристика различных групп растений. В процессе изучения данного материала студент сможет составить программу исследования отдельного вида, что в дальнейшем может стать основой для выполнения курсовой и выпускной работы.

Популяция – основная структурная единица ценоза, вида, элементарная эволюционирующая единица. Популяционные исследования вносят вклад в теоретическую биологию, экологию и биологию развития растений. Они являются биологической основой для разработки способов и режима рационального использования и охраны естественных растительных ресурсов, выявления возможностей восстановления растительного покрова на нарушенных землях, интродукции и реинтродукции видов. Концепции популяционной биологии растений используются для определения эффективности хозяйственных мероприятий по ограничению засоренности агрофитоценозов, для оценки степени агрессивности инвазионных видов, создания искусственных сообществ и сохранения их продуктивности и т. д.

Оценка состояния ценопопуляций и прогнозирование их развития – задачи **популяционного мониторинга**. Обеспечение сопоставимости материалов исследований, их формализация для создания баз данных мониторинга требует единых методических подходов при изучении популяций и характеристике условий среды.

Основной единицей популяционного мониторинга является **ценопопуляция**, выделяемая в границах определенного фитоценоза ранга ассоциации (Заугольнова, 1994).

Выбор способов и параметров мониторинга зависит от задач, стоящих перед исследователями. Изучение динамики и процессов регуляции популяций, выявление механизмов внешних воздействий, моделирование структуры организации популяционных функций требует

более высокой степени детальности, чем оценка текущего состояния. Конкретные задачи формируются самим исследователем в зависимости от цели работы и возможностей.

Детальный мониторинг проводится на постоянных трансектах или на пробных площадях и сопровождается картированием растений. Популяционный скрининг осуществляется по отношению к видам, выделенным по какому-либо признаку: редким, лекарственным, доминантам сообществ и т. д. Ценопопуляции таких видов исследуются в широком диапазоне условий, на большой территории. Для оценки состояния популяций и разработки мер охраны обычно достаточно начального уровня детальности (Заугольнова, 1994).

Популяционный мониторинг состоит из нескольких этапов:

1. Выявление территориального размещения ценопопуляций и их приуроченности к определенным фитоценозам.
2. Характеристика экотопических и фитоценологических условий. Оценка их состояния и выявление лимитирующих факторов.
3. Изучение ценопопуляций, позволяющее оценить текущее состояние популяций, определить и прогнозировать изменения их размеров, численности, структуры, способов и возможности возобновления.
4. Обработка, хранение информации и использование ее для принятия управленческих решений в области сохранения биологического разнообразия, рационального использования растительных ресурсов и охраны окружающей среды.

Авторы выражают благодарность к.б.н., научному сотруднику лаб. дендрологии Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск) Белановой А.П. за предоставленный графический материал (указан по тексту). Остальные рисунки в пособии являются авторскими.

Глава 1. Организация и проведение популяционного мониторинга

Организация мониторинга включает несколько этапов: подготовительный, полевой и камеральный.

На подготовительном (организационном) этапе составляется программа популяционного мониторинга, подготавливаются необходимые материалы и оборудование.

Полевые работы включают изучение особенностей местообитаний, определение популяционных характеристик и параметров особей.

Камеральные работы предусматривают обработку полевого материала, систематизацию и анализ результатов, составление отчетов и подготовку публикаций.

1.1. Структура программы мониторинга

Программа мониторинга должна содержать следующие структурные компоненты:

- характеристику природных особенностей территории;
- характеристику объектов исследования;
- сведения о местонахождениях и местообитаниях видов;
- маршруты полевых работ и расположение мониторинговых площадок;
- сроки и частоту наблюдений;
- методику всех видов наблюдений и обработки данных мониторинга;
- характеристику нормативного и технического обеспечения.

Характеристика природных особенностей территории мониторинга. Характеристика природных особенностей и хозяйственного использования территории мониторинга составляется на основе ведомственных, картографических материалов (карты масштаба 1:10 000 или 1: 20 000), космических снимков и других источников. Она позволяет прогнозировать факторы воздействия на растительный покров и заранее подобрать методики оценки его состояния.

Характеристика объекта исследования. Систематическое положение, морфологические, биологические и экологические особенно-

сти, фитоценотическая приуроченность, распространение и значение избранного вида изучаются по литературным источникам, гербарным и картографическим материалам.

Систематическое положение охраняемых видов сосудистых растений определяется в соответствии со сводкой Черепанова С. К. (1995), мохообразных — по спискам Игнатова М. С., Афоной О. М. (1992), Константиновой Н. А. и др. (1992).

Информацию о морфологии, экологии, распространении, значении вида можно получить из региональных определителей растений: Флора Сибири (1988—2003), Определитель растений Алтайского края (2000), Определитель растений Новосибирской области (2000), Определитель растений Кемеровской области (2001), Определитель растений Республики Алтай (2012) и др.

Особое внимание уделяется описанию жизненной формы, способам размножения и разрастания, онтогенезу вида. Для многих видов разработаны атласы возрастных состояний и установлены диагностические признаки возрастных состояний (Биологическая флора Московской..., 1974-2003; Диагнозы и ключи возрастных..., 1980-1997; Онтогенетический атлас лекарственных..., 1997-2013). Эта информация позволит подготовить схемы для быстрого определения возрастных состояний в полевых условиях. При проведении полевых наблюдений могут быть внесены коррективы в критерии выделения возрастных состояний и уточнена жизненная форма вида в районе исследования.

В том случае, если ранее вид не изучался, можно воспользоваться описаниями онтогенеза близкой жизненной формы или общей характеристикой онтогенетических состояний семенных растений.

Информацию о жизненной форме можно получить из конспектов флор (Флора Сибири, 1988—2003), региональных определителей, онлайн-определителя растений plantarium (<http://www.plantarium.ru/page/find.html>), литературы, содержащей описания онтогенеза растений, жизненных форм. На основании проанализированной информации необходимо заранее определить тип счетной единицы (единицы наблюдения) у избранного вида, который зависит от жизненной формы, способности к вегетативному размножению и разрастанию.

У стержнекорневых, дерновинных, клубневых, луковичных травянистых растений, а также у большинства кустарников и деревьев образуется один центр сосредоточения корней, побегов и почек. Они

относятся к вегетативно неподвижным и малоподвижным, **моноцентрическим** растениям. В качестве счетной единицы при отсутствии вегетативного размножения у этих видов выступает особь семенного происхождения (**генета**). В случае вегетативного размножения за счетную единицу может приниматься компактный клон (группа тесно сближенных, но морфологически не связанных между собой особей вегетативного происхождения) или обособленные особи вегетативного происхождения (**партикулы** или **раметы**).

У короткокорневищных и кистекопневых травянистых растений, ряда древесных растений взрослые особи имеют несколько слабо различимых центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления и относятся к **неявнополицентрическим**. На ранних этапах онтогенеза у таких растений счетными единицами являются особи семенного, а на поздних – вегетативного происхождения. В середине онтогенеза, вследствие значительного вегетативного разрастания, счетными единицами могут быть клоны, реже – особи вегетативного происхождения.

У длиннокорневищных кустарничков, кустарников и деревьев, длиннокорневищных, корнеотпрысковых и наземноползучих травянистых растений взрослые особи имеют несколько четко выраженных центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления, соединенных между собой корневищами, столонами, плетями и др. Эти виды относятся к **явнополицентрическим** растениям. До вегетативного разрастания счетными единицами у них являются особи семенного происхождения, а затем парциальные побеги. При обособлении центров разрастания счетными единицами могут быть части растений: парциальные кусты или побеги. В результате вегетативного размножения явнополицентрических растений происходит дезинтеграция особи, и счетными единицами являются партикулы.

Характеристика местонахождений и местообитаний. Анализ региональных определителей, публикаций по флоре региона, гербарных и картографических материалов позволяет получить представление о географической, экотопической и фитоценотической приуроченности изучаемого вида.

В источниках научной литературы и на гербарных этикетках содержится информация о местах обнаружения вида. Это позволяет сделать предварительный прогноз о локалитетах популяций изучаемого вида и разработать маршруты их обследования.

Характеристика местообитаний нужна для выявления лимитирующих факторов, определения фитоценотической роли и экологических особенностей изучаемого вида, оценки степени влияния хозяйственной деятельности человека, более точной ориентации на местности при поиске ранее обнаруженных и выявления новых ценопопуляций в экологически равноценных биотопах.

Изучение распространения вида в пределах региона необходимо для уточнения категорий редкости вида и приоритетов охраны на уровне ценопопуляций. В связи с этим большую ценность приобретают данные, поступающие от корреспондентской сети, объединяющей учителей биологии, педагогов дополнительного образования и любителей природы (ПРИЛОЖЕНИЕ 1). Данные можно направлять на адрес электронной почты: kafedrabotaniki_asu@mail.ru

1.2. Способы изучения ценопопуляций

При изучении популяций растений используется три основных способа, выбор которых зависит от целей исследования и возможностей исследователя.

Маршрутный способ заключается в прохождении определенных маршрутов с выделением и описанием площадок и проведением на них необходимых исследований.

Этот способ позволяет охватить большую территорию, выявить местонахождения и оценить состояние популяций в широком диапазоне условий. Состояние популяций при этом оценивается на момент проведения исследований. При повторяющихся маршрутных исследованиях можно получить представление о динамике популяции.

В зависимости от площади и характера расположения ценопопуляции с учетом экологической приуроченности изучаемого вида закладывают радиальные или однонаправленные маршруты. На маршрутах обычно делаются геоботанические описания сообществ, в состав которых входят ценопопуляции изучаемого вида. Анализ ценопопуляции включает определение ее размера, численности, плотности, возрастного и виталитетного спектра, мощности растений и сбор материала для определения потенциальной или реальной семенной продуктивности.

Стационарный способ заключается в закладке постоянных учетных площадок, где многократно в течение ряда лет ведутся сезонные наблюдения с картированием растений, детально изучается простран-

ственная структура, определяется семенная продуктивность, урожай семян и их динамика, а также динамика размеров, численности, плотности, возрастного спектра и виталитета ценопопуляции.

При таких исследованиях становится возможным выявление ценотической роли исследуемого вида в сообществе, его консортивных связей и зависимости от факторов среды, на основании чего появляется возможность определения причины сокращения размеров и численности популяции.

Полустационарный метод заключается в том, что наблюдения ведутся в течение одного или нескольких месяцев. При этом возможно определение размера, численности, плотности и возрастного спектра, семенной продуктивности и урожая семян, мощности растений и всходов, может проводиться изучение сезонного развития.

Комбинированный способ (наиболее рациональный) заключается в том, что сеть маршрутов дополняют тщательно обследуемые участки.

В случае стационарных и полустационарных исследований все учеты ведутся на постоянных площадках, маршрутные исследования предполагают проведение наблюдений на временных учетных площадках.

Постоянные площадки помечают колышками, расположенными по ее углам или только в одном углу. Каждую площадку нумеруют, номер пишут белой краской на боковой стороне определенного колышка. Постоянные площадки должны быть зафиксированы в системе координат и занесены на карты.

Размеры, число и способы заложения учетных (пробных) площадок. После выбора способа изучения определяется размер, число и способ заложения учетных площадок, на которых проводятся все наблюдения и учеты.

Размер площадки зависит от размера объекта и уровня его численности. Площадь учетных площадок должна быть не меньше трех минимальных фитогенных полей взрослых особей. Согласно определению Уранова А.А. (1965) фитогенное поле – часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения. Размер фитогенного поля устанавливается по наибольшей проекции надземных или подземных органов растения. Плотность растений на площадку должна быть не ниже 3-4 (для охраняемых видов), а лучше 8-10 экз.

Для травянистых растений размер площадки может варьировать от 0,1 до 4,0 м², для деревьев и кустарников – от 100 м² до 0,25 га, для подроста – от 1 м² до 25 м².

Нужно помнить, что сравнимы между собой только данные, полученные на площадках одинакового размера.

Число учетных площадок. Для определения возрастного состава и уровня численности ценопопуляции и его варьирования в пространстве достаточно заложить 20–30 площадок. При средней общей плотности от 4 до 8 экз. достаточно 10–20 площадок, чтобы иметь представление о характере возрастного спектра.

Заложение учетных площадок в фитоценозе может проводиться различными способами. **Регулярное заложение площадок** – способ, заключающийся в заложении трансект, состоящих из примыкающих друг к другу (или расположенных на одинаковом расстоянии) учетных площадок. Для определения плотности и возрастного спектра достаточно через пятна с разной плотностью заложить 2–3 трансекты (из 10 площадок каждая). Этот способ используется для видов с неравномерным размещением растений. При этом возможно определение пространственной структуры популяции. Для изучения ценопопуляции, расположенной на склоне, трансекты закладывают поперек его.

Случайно-регулярное заложение площадок – способ, при котором площадки закладываются по сторонам и диагоналям прямоугольника, охватывающего участок ассоциации. Этот способ подходит для относительно обильных видов с более или менее равномерным распределением растений. При таком способе больше охват пространства.

Если площадь ценопопуляции небольшая, то учетные площадки должны располагаться ближе к центру, периферические площадки отмечаются особо. При этом трансекты могут примыкать друг к другу длинной стороной.

1.3. Сроки обследования ценопопуляций

Наиболее оптимальные сроки изучения ценопопуляций семенных растений при маршрутном способе — во время цветения, споровых — спороношения, грибов — образования плодовых тел.

Для полной характеристики семенного размножения необходимо обследовать ценопопуляцию во время цветения, завязывания и созревания семян.

Стационарный способ позволяет проводить наблюдения в течение всего вегетационного периода.

Периодичность наблюдений зависит от цели обследования. Для охраняемых растений в некоторых регионах предложены следующие временные промежутки: популяции видов 1 категории должны обследоваться ежегодно, 2 категории — 1 раз в 3 года, 3 категории — 1 раз в 9 лет.

За сезон достаточно 4 раза выехать на учеты. Интервал зависит от скорости развития конкретного изучаемого вида растений. Возможно и однократное посещение площадок в момент максимального развития растений. Обычно это середина лета.

Материалы и оборудование. Для проведения обследования популяций растений необходимы следующие материалы: бланки геоботанических описаний, полевые блокноты, простые карандаши, гербарные прессы, газеты для сушки гербария, копалки, ножи, мерные ленты, 2 рулетки по 10 м, веревка длиной 60 м, ножницы, миллиметровая бумага, колышки с закрепленным на них шпагатом (5 колышков на учетную площадку), сеточка Раменского, GPS-навигаторы, фотокамеры, ручные лупы, региональные определители растений, скрепки или гвозди длиной 5 см, карты масштаба 1:10 000, 1:20 000, карты-схемы, космоснимки.

Фотосъемка и отбор гербарных экземпляров. При обнаружении объекта, внесенного в Красную книгу, необходимо провести фотосъемку местообитания, самого растения и макросъемку его отдельных частей: соцветий, цветков, листьев, побегов.

Важнейшим документом для объективного доказательства нахождения вида является гербарный образец. Однако при изучении охраняемых растений для их изъятия необходимо получить официальное разрешение соответствующих служб. Но даже в этом случае нельзя собирать для гербария более 1–2-х экземпляров, причем многолетние растения собираются без подземных органов.

Для видов, не занесенных в Красную книгу, число гербарных экземпляров может быть больше в соответствии с задачами исследования (например, для измерений).

Определение местонахождения и границ популяции. Местонахождение популяции определяется с помощью карт и GPS-навигатора. При этом указывается административный район, отмечается расположение по отношению к ближайшему населенному пункту или географическому объекту (реке, озеру, горе и т. п.) с указанием направления, географические координаты.

Детальные сведения о местонахождениях популяций охраняемых растений не должны быть доступными для случайных лиц. Локалитеты (места находений) популяций наносятся на крупномасштабные карты и заносятся в соответствующую базу данных (например, ГИС-проект БД Алтайского края, заказчик – Министерство природных ресурсов Алтайского края).

Границы ценопопуляций (популяционного поля) растений-доминантов обычно совпадают с границами фитоценоза. Границы популяций редких видов устанавливаются путем картографирования.

Глава 2. Характеристика экотопических и фитоценологических условий

2.1. Экотопические условия популяций

Характеристика экотопических условий позволяет выявить сопряженность параметров популяции с экологическими факторами. Экотопические условия описываются путем характеристики рельефа и субстрата. При этом отмечаются особенности рельефа: форму макро-рельефа, абсолютную высоту (в горных регионах), крутизну и экспозицию склона, элементы долины реки (коренной берег, надпойменные террасы, пойма), особенности мезо- и микро-рельефа: на ровном месте; на склоне к ручью или оврагу; в понижении, овраге, на краю обрыва и т.п. Важно указать наличие обнажений, известняка, глины, песка. Указываются тип почвы и особенности ее поверхности, наличие камней, щебня, песка, выраженность засоленности, условия и характер увлажнения.

Размещение ценопопуляции на изучаемой территории и её продуктивность в значительной мере определяются мезорельефом. Элементами мезорельефа являются склоны балок. При изучении размещения ценопопуляции необходимо установить, на каком элементе мезорельефа он находится, определить экспозицию склона, его крутизну (угол наклона) и протяженность.

Сильное влияние, например, на характер нижних ярусов леса оказывает освещенность. Силу света измеряют с помощью люксметра и выражают в люксах. Чтобы определить разницу освещенности в различных фитоценозах, надо измерять силу света в одно и то же время при одной и той же облачности и на одной высоте, например, при безоблачном небе на уровне подлеска (1,5 м), в промежутке времени между 12 и 12 часами.

Очень важным показателем является также влажность воздуха, определяемая психрометрами. Для изучения почвы делают почвенные разрезы, на которых выделяют почвенные горизонты, определяют

их мощность и описывают их в соответствии с методикой, принятой в почвоведении. Затем из каждого горизонта почвы берут пробы для определения влажности и содержания гумуса. Для пересчета процентного содержания гумуса на вес из каждого горизонта буром берут пробы почвы определенного объема для установления объемного веса.

Физико-химическая характеристика важнейших факторов, составляющих условия существования растений, в экспедиционных условиях затруднена и не всегда доступна, в особенности при маршрутном обследовании обширной территории или очень большого числа ценопопуляций. Характеристика растительного покрова позволяет провести экологическую оценку местообитания изучаемого вида с помощью экологических шкал – **фитоиндикацию**. Под экологической шкалой понимают последовательность ступеней уровней фактора и соответствующие уровни ответных реакций организма. Поэтому она несёт имя того фактора, по которому построена. Шкалы объединены в экологическую таблицу. Экологические шкалы, необходимые для анализа положения изучаемого вида в экологическом пространстве, размещены на сайте «Ценофонд лесов Европейской России».

Широко используются в России и странах бывшего СССР шкалы Л.Г. Раменского, разработанные на основе геоботанических описаний более 20 тысяч фитоценозов. Сравнительная фитоценологическая таблица включает следующие шкалы: увлажнения, богатства и засоленности почвы, пастбищной дигрессии, переменности увлажнения, аллювиальности.

2.2. Характеристика фитоценологических условий

Для характеристики фитоценологических условий делают стандартные геоботанические описания в выбранных участках растительности (уровня ассоциации). Геоботанические описания дают возможность провести оценку экотопа по экологическим шкалам, фитоценологической активности видов, их потенциальной и реализованной экологической валентности и толерантности.

Для описаний целесообразно заранее приготовить бланки (Приложение 2). При геоботаническом описании характеризуется видовой состав, доминанты, средняя высота, обилие (численность особей вида на единице площади), проективное покрытие (в процентах, как проекция надземных частей растений на поверхность почвы) и состояние

(видимые заболевания, повреждения, усыхание, вредители и т. п.) каждого яруса.

Геоботанические описания в лесных сообществах проводятся на пробных площадях 100 × 100 м, в луговых, степных и болотных – 10 × 10 м, либо «в естественных границах», если фитоценозы имеют небольшие размеры или представлены узкими полосами.

Название ассоциации по доминантной классификации составляется путем перечисления доминантов каждого яруса, причем на последнем месте указывается название доминанта нижнего яруса.

Например, ельник кисличный, ковыльно-типчаковая степь, злаково-разнотравный луг, березово-осиновый злаково-разнотравный лес.

Характеристика ярусов включает перечисление всех видов, оценку их обилия, определение средней высоты.

Для древесного яруса составляется формула древостоя, характеризующая соотношение между различными породами древесного яруса. Все количество стволов на пробной площади условно принимается равным 10. Вычисляется доля каждой породы, название которым дается по первым буквам. Например, если на 20 стволов 10 приходится на ель, 5 – на березу, 5 – на сосну, единично встречается осина, то формула древостоя будет следующей: 5 Е + 2,5 Б + 2,5 С + ед. Ос.

Ярусность фитоценоза может быть сложной, тогда ярус разделяется на подъярусы разной высоты.

Средняя высота ярусов и подъярусов древостоя и травостоя определяется глазомерно или с помощью рулетки или мерной линейки

Высота деревьев может определяться различными способами: глазомерно, с помощью высотомеров и др.

Самый простой способ определения приблизительной высоты дерева — поставить рядом с ним человека, рост которого известен. Затем, отойдя на расстояние, на котором видна верхушка дерева, определить во сколько раз высота дерева больше роста человека. Умножив данное число на рост человека, получим примерную высоту дерева.

При **глазомерном способе** можно также использовать различные подручные предметы (например, треугольники) и правила тригонометрии.

Наблюдатель берет в руку равносторонний прямоугольный треугольник (можно сделать его из бумаги) за острый угол и подносит его к одному глазу. Гипотенуза должна быть обращена к наблюдателю. Глядя одним глазом вдоль гипотенузы, необходимо отойти от дерева

на расстояние, на котором будет видна верхушка дерева. Расстояние от наблюдателя плюс его рост – это высота дерева.

Диаметр ствола (D) можно определить с помощью вилки таксатора или сантиметровой ленты, которой измеряется окружность (C) ствола на высоте 130 см. Диаметр ствола определяется по формуле: $D = C/3,14$. Диаметр ствола измеряют на уровне груди – примерно на высоте 130-150 см.

Степень сомкнутости крон в лесных и кустарниковых сообществах оценивается глазомерно и показывает соотношение между участками, занятыми кронами и свободными от них. Степень сомкнутости крон выражается в десятых долях единицы (от 0,1 до 1,0), либо в процентах.

Проективное покрытие – величина, характеризующая травянистую растительность. Это площадь поверхности почвы, занятая проекцией наземных частей растений. Площадь покрытия выражается в % от поверхности пробной площади. Оно может быть определено на площади 1 м^2 с помощью сеточки Раменского.

Общее проективное покрытие – площадь горизонтальной проекции всех растений на поверхность почвы.

При необходимости оценивается проективное покрытие каждого яруса или покрытие экземплярами одного вида.

Обилие – количественный показатель распределения вида в фитоценозе. Определяется глазомерным способом по шкалам О. Друде, Л. Г. Раменского, Й. Браун-Бланке, А. А. Уранова (табл. 1). Иногда обилие определяют конкретной величиной – количества экземпляров на единицу площади.

Аспект – внешность, физиономичность фитоценоза. При этом указываются окраска и перечень растений, его образующих. Например: аспект зеленый с белыми пятнами цветущего майника; аспект желтый лютика едкого и т.п.

Окружение. Отмечается, какие типы растительности, уголья, местообитания примыкают к описываемому фитоценозу.

Состояние и использование. Необходимым является описание антропогенного воздействия: наличие дороги или других объектов, пастбищной, сенокосной, рекреационной нагрузки, мусора, кострищ. Указывается стадия выпаса, степень стравленности и т. д.

Оценка состояния фитоценозов может проводиться по отдельным показателям в соответствии с характером выявленного воздействия на фитоценоз.

Таблица 1

Соотношение баллов обилия растений по различным шкалам

Шкала О. Друде	Шкала Ж. Браун-Бланке	Шкала проективного покрытия Л. Г. Раменского, %	Шкала А. А. Уранова (среднее наименьшее расстояние между счетными единицами)
Soc – растения смыкаются надземными частями	5 – покрывает более $\frac{1}{2}$ поверхности	> 75 (85)	
Sop ₃ – очень обильно	4 – покрывает от $\frac{3}{4}$ до $\frac{1}{2}$ поверхности	50–75 (65)	не более 20 см;
Sop ₂ – обильно	3 – покрывает от $\frac{1}{2}$ до $\frac{1}{4}$ поверхности	25–50 (35)	20–40 см
Sop ₁ – довольно обильно	2 – многочисленно, но покрытие меньше $\frac{1}{20}$ поверхности	5–25 (15)	40–100 см
Sp – рассеянно	1 – часто с небольшим покрытием или редко, с большим покрытием	2–5 (3)	100–150 см
Sol – редко, мало	r – редко с небольшим покрытием	1 (1)	Более 150 см
Up – один экземпляр на участке	rr – 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.

Шкала пастбищной дигрессии по Л. Г. Раменскому

Степень 1–2. Влияние выпаса отсутствует или очень слабое. Это исходная стадия, где преобладают широколистное разнотравье и верховые злаки.

Степень 3–4. Слабое влияние выпаса, сходное с влиянием нормального сенокоса – **сенокосная стадия**. Верховые злаки преобладают, крупное разнотравье уменьшается.

Степень 5. Умеренное (среднее) влияние выпаса – **полупастбищная стадия**. Верховые злаки значительно вытесняются низовыми. Выпавшее коренное разнотравье сменяется пастбищными сорняками.

Степень 6–7. Сильное влияние выпаса – **пастбищная стадия**. Господствуют низовые злаки. Много низовых бобовых и низкорослого многолетнего разнотравья (одуванчика, лапчатки гусиной и др.).

Ступень 8. Выпас чрезмерный – **полусбой**. Низовые злаки наполовину вытеснены однолетними и многолетними сорняками: горцем птичьим (спорышем), пастушьей сумкой, татарником, чертополохом и др.

Ступень 9. Сбой. Растительный покров сильно изрежен и образован преимущественно сбоевыми сорными однолетниками: спорышем и др.

Ступень 10. Абсолютный сбой. Почва оголена, произрастают лишь единичные растения, чаще сорняки.

Можно также использовать комплексные методики оценки состояния территорий и отдельных компонентов экосистем (для ООПТ), которые могут быть применены при популяционном мониторинге (Бузмаков и др., 2011).

Глава 3. Фитоценотическая активность видов

Определение фитоценотической активности исследуемого вида проводится на основе анализа встречаемости его популяций в разных фитоценозах по материалам гербария и имеющимся для региона публикациям.

3.1. Категории фитоценотической активности

В ряде работ (Злобин и др., 2013) оценивается фитоценотическая активность видов, которая подразделяется на следующие категории:

Высокая – локальные ценопопуляции имеются в составе разных типов растительности;

Средняя – локальные ценопопуляции регистрируются в разных формациях одного типа растительности;

Низкая – локальные ценопопуляции встречаются в разных ассоциациях одной формации;

Очень низкая – локальные ценопопуляции зарегистрированы только в одной ассоциации.

Варианты ценоценотической приуроченности редких видов:

1. Широко распространенные зональные фитоценозы;
2. Редкие фитоценозы;
3. Антропогенно нарушенные фитоценозы.

Определение фазы сезонного развития. Для указания фенофазы изучаемого вида можно использовать следующую шкалу:

Вег. 1 - вегетация (до цветения).

Вег. 2 - вегетация после цветения и плодоношения.

Бут. - бутонизация.

Цв. 1 - цветение (начало цветения).

Цв. 2 - полное цветение.

Цв. 3 - отцветание.

Пл. 1 - плодоношение (начало).

Пл. 2 – полное плодоношение.

Пл. 3 – опадение зрелых плодов.

При многолетних наблюдениях в одни и те же сроки характеристика

фенологического состояния позволяет оценить жизненность и условия произрастания видов растений в различных фитоценозах.

3.2. Определение параметров ценопопуляции

Определение площади, занимаемой ценопопуляцией.

Участок территории, на которой размещены особи популяции, называется популяционным полем. Площадь популяционного поля определяется с помощью GPS — навигатора, по картографическому материалу или глазомерно.

Определение численности ценопопуляции проводится несколькими способами.

Численность – общее число особей в популяции. Это важнейшая характеристика популяции, от которой зависит ее судьба. Она также сильно зависит от особенностей каждого вида.

При небольшой площади ценопопуляции ведется непосредственный учет всех счетных единиц, независимо от возрастного состояния. В больших популяциях, если их площадь известна, определение численности проводится после подсчетов, проведенных на учетных площадках. В последнем случае вычисляется **средняя численность** путем умножения среднего числа счетных единиц на пробных площадках на общую площадь популяции.

Глазомерная оценка численности охраняемых растений в баллах:

1 – 1–10 экз.

2 – 10–50 экз.

3 – 50–100 экз.

4 – 100–500 экз.

5 – до 1000 экз. (Программа и методика, 1986).

Косвенной оценкой численности может служить обилие и проективное покрытие изучаемого вида.

Борисова Е. А. и др. (2011) малочисленными считают ценопопуляции с численностью до 100 особей, многочисленными – с численностью более 100 особей.

Оценка размера ценопопуляции. При оценке размера популяции учитывается её площадь и численность.

В. М. Остапко (2005) предложил оценку состояния ценопопуляций на основе соотношения размера популяционного поля и численности особей:

Плохое состояние – площадь меньше 1 га, численность особей менее 1000 шт.

Удовлетворительное состояние – площадь от 1 га до 10 га, численность 1000–100000 шт.

Хорошее – площадь более 3 га, численность 5×104 шт.

Для редких растений подобные критерии отсутствуют.

В. Г. Кияк (2011) критерием маленькой ценопопуляции считает численность взрослых особей меньше 1000 штук и площади менее 1000 м² (Злобин и др., 2013).

Определение плотности ценопопуляции. Процессы самоподдержания осуществляются на разном уровне численности и плотности. Но, поскольку для большинства растений точное определение численности невозможно, обычно используют понятие плотности особей (Программа и методика..., 1986). Плотность связана со многими факторами: с количеством поступающих в ценопопуляцию семян и их сохраняемостью, наличием условий для прорастания и выживаемостью особей. Различают среднюю (абсолютную) и экологическую плотности. Средняя (абсолютная) плотность – это число особей на единице пространства; а экологическая – число особей на единице пространства, которое фактически занято ценопопуляцией. Экологическая плотность видоспецифична, и ее уровень в ценопопуляции зависит от соотношений процессов рождаемости и смертности.

Плотность ценопопуляции (популяционная плотность) – это число особей (счетных единиц) на единицу площади (обычно на 1 м²).

Плотность зависит от вида растения, местонахождения ценопопуляции, совокупного действия биотических и абиотических факторов.

При сплошном пересчете плотность определяется делением численности на площадь ценопопуляции.

В больших популяциях вычисляется **средняя популяционная плотность** путем деления числа счетных единиц на пробных площадках на их число и обозначается как среднее арифметическое ± ошибка среднего.

Плотность ценопопуляции для ресурсных растений определяется как величина фитомассы растений на единицу площади (D):

$$D = \frac{W}{H},$$

где W – величина надземной фитомассы, г;

H – площадь, м².

Определение мощности (фитомассы) ценопопуляции проводится обычно для сельскохозяйственных (особенно кормовых) и сырьевых растений с целью оценки количества зеленой массы и оценки запасов.

Для охраняемых растений этот показатель обычно не определяется.

Фитомасса (мощность ценопопуляции) – суммарная масса всех особей.

Фитомасса разделяется на 2 фракции: отмершая фитомасса (морт-масса) и биомасса (живая часть фитомассы).

Биомасса многолетних растений может разделяться на многолетнюю фракцию и однолетний прирост.

Способ измерения – через определение величины фитомассы, создаваемой на единицу площади. Такой способ нельзя применять для охраняемых растений.

Определение фитомассы возрастных групп проводится в период максимального развития фитомассы, обычно во время цветения генеративных особей. При этом откапывается по 10 экземпляров каждой возрастной группы. При ограничении или невозможности раскопки доля отмерших частей растения и средний вес генеративного и вегетативного побега определяются на 2–3-х модельных экземплярах каждого возрастного состояния, у которых подсчитывается также число побегов.

У выкопанных растений определяют возрастное состояние, линейные размеры, число вегетативных и генеративных побегов. Затем растения высушивают до воздушно-сухого состояния.

Сухую фитомассу разделяют на фракции: побеги текущего года с разделением на вегетативные и генеративные, многолетняя часть побеговой сферы (при возможности), отмершие части побегов (могут объединяться с многолетними частями вегетативной сферы), корни (очищенные от почвы). Фракции взвешивают на весах.

Суммирование разных фракций дает общую фитомассу растений определенного возрастного состояния.

Средняя фитомасса растения одного возрастного состояния рассчитывается путем деления общей фитомассы данной группы на число изученных растений.

Средняя фитомасса ценопопуляции на единицу площади определяется путем умножения средней фитомассы одного растения на численность возрастного состояния и суммирования данных по разным возрастным состояниям.

Глава 4. Возрастная структура ценопопуляции

Возрастной состав популяции (соотношение особей разного возраста) определяет ее устойчивость и способность к самоподдержанию. У растений обычно определяется не календарный, а биологический возраст. В соответствии с этим подходом онтогенез растений подразделяется на **возрастные периоды и возрастные (онтогенетические) состояния** (Уранов, 1975).

4.1. Возрастное состояние.

Классификация ценопопуляций

Возрастное состояние – это определенный этап онтогенеза растения, характеризующийся наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков, в том числе положением в пространстве и взаимоотношениями со средой (Ценопопуляции растений: Основные..., 1976). Биологический возраст определяется на практике по комплексу диагностических морфологических признаков (табл. 2). Счетные единицы одного биологического возраста объединяются в **возрастную группу** – когорту.

При невозможности выделения онтогенетических состояний ведется учет цветущих и нецветущих счетных единиц или единиц прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов.

Таблица 2

Характеристика и обозначения возрастных состояний растений Уранова А. А. с дополнениями

Периоды	Возрастное состояние	Индексы	Характеристика
I. Латентный	1. Семя или не раскрывшийся односемянной плод	Se	
II. Прегенеративный (виргинильный)	2. Проросток	P	Наличие семядолей, зародышевого корня и побега, сохранение связи с семенем.

Периоды	Возрастное состояние	Индексы	Характеристика
	3. Ювенильное	J	Потеря связи с семенем, отсутствие семядолей. Форма и расположение листьев, нарастание и ветвление отличаются от взрослых растений.
	4. Имматурное	Im	Листья и корневые системы – переходного типа, начало ветвления. Сочетание ювенильных признаков со взрослыми.
	5. Виргинильное (молодое вегетативное)	V	Формирование типичных для вида побегов, листьев и корневых систем.
III. Генеративный	6. Скрытогенеративное	g_0	Вегетативные органы типичны для вида, в почках закладываются генеративные органы.
	7. Молодое (раннее генеративное)	g_1	Появление первых генеративных органов.
	8. Средневозрастное (зрелое генеративное)	g_2	Максимальное развитие генеративных органов, имеются отмершие части растения.
	9. Старое (позднее генеративное)	g_3	Снижение генеративной функции, ослабление образования корней и побегов, увеличение числа отмерших органов.
IV. Постгенеративный (сенильный)	10. Субсенильное	Ss	Накопление отмерших органов, упрощение формы, смена нарастания и ветвление, появление листьев ювенильного или имматурного типа.
	11. Сенильное	S	Предельное упрощение жизненной формы, отсутствие почек возобновления, листья и побеги ювенильного типа, преобладание отмерших частей..
	12. Отмирающее растение	Sc	Отсутствие живых надземных побегов, сохранение немногих спящих почек, корней и надземных побегов.

Возрастная (онтогенетическая) структура ценопопуляции (возрастной спектр, онтогенетический спектр) – это соотношение в ней возрастных групп в абсолютных числах или в процентах. Онтогенетические спектры отражают биологические свойства вида, динамические состояния популяции, фитоэкологическую обстановку.

У однолетних растений возрастная структура закономерно изменяется в течение вегетационного сезона: сначала в популяциях преобладают всходы, затем молодые нецветущие, позже – цветущие и плодоносящие растения. У многолетних растений изменения возрастной структуры носят более сложный характер, связанный с особенностями их возобновления, темпов и синхронности развития, сроков массового отмирания особей семенного и вегетативного размножения, наложения волн возобновления.

Классификация ценопопуляций по представленности в ней возрастных групп:

1. **Полночленная** ценопопуляция включает все возрастные группы.
2. **Неполночленная** ценопопуляция характеризуется отсутствием одной или нескольких возрастных состояний.

Неполночленность ценопопуляции зависит от биологических особенностей вида (например, у монокарпиков отсутствуют постгенеративные состояния), может быть временной, обусловленной перерывом в плодоношении или влиянием экологических факторов.

Классификация ценопопуляций по этапам развития. Классификации ценопопуляций, разработанные Т. А. Работновым (1950), А. А. Урановым (1975), Л. А. Жуковой и др. (2013), отражают крупные этапы ее развития: возникновение, полное развитие и угасание. Однонаправленное развитие ценопопуляции от инвазионной до регрессивной представляет собой осуществление **большой волны развития. Малая волна (волна возобновления)** – развитие поколения зачатков в результате однократной инспермации, от момента их внедрения до полной гибели. Наложение малых волн обеспечивает большие популяционные волны. Разные этапы развития популяций характеризуются определенным соотношением возрастных групп, способностью к самоподдержанию и устойчивостью к факторам среды. Ценопопуляции, испытывающие однонаправленные изменения, относят к сукцессивным.

1. Инвазионная ценопопуляция состоит из семян и особей прегенеративного периода. Существование такой ценопопуляции возможно лишь при постоянном заносе зачатков извне, т. к. она не способна к самоподдержанию. Инвазионные ценопопуляции подразделяются на 5 подтипов (табл. 3).

Инвазионные ценопопуляции, в которых присутствуют все возрастные группы прегенеративного периода, относятся к полночленным.

Отсутствие плодоносящих особей в популяции может быть связано не только с небольшим периодом времени, прошедшим со времени внедрения растений в сообщество, но и с крайне неблагоприятными условиями для их развития. Инвазионные ценопопуляции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы развития в нормальные.

Инвазионные ценопопуляции, в которых присутствуют все возрастные группы прегенеративного периода, относятся к полночленным.

Отсутствие плодоносящих особей в популяции может быть связано не только с небольшим периодом времени, прошедшим со времени внедрения растений в сообщество, но и с крайне неблагоприятными условиями для их развития. Инвазионные ценопопуляции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы развития в нормальные.

Таблица 3

Инвазионные ценопопуляции

Подтип	Ценопопуляции из нескольких групп	Ценопопуляции с одной группой	Название неполночленных инвазионных ценопопуляций
I_1	-	Se	инвазионно-семенные
I_2	se, p	P	инвазионно-проростковые
I_3	se, p, j	J	инвазионно-ювенильные
I_4	se, p, j, im	Im	инвазионно-имматурные
I_5	se, p, j, im, v	V	инвазионно-виргинильные

2. Нормальная ценопопуляция отличается сбалансированностью долей особей различных онтогенетических периодов, в ней преобладают генеративные особи (рис. 1). Такая популяция способна к самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем.

Нормальные ценопопуляции разделяются на четыре подтипа:

Нормальные молодые ценопопуляции характеризуются преобладанием подроста (прегенеративные возрастные состояния) над состарив-

шейся частью популяции (особи постгенеративного периода), а среди генеративных – молодых.

Средневозрастные нормальные отличаются от молодых ценопопуляций преобладанием средневозрастных генеративных элементов.

Стареющие нормальные ценопопуляции – ценопопуляции, в которых доля состарившихся особей больше подроста, а среди генеративных преобладают старые.

Старые нормальные ценопопуляции отличаются максимумом на субсенильных растениях.

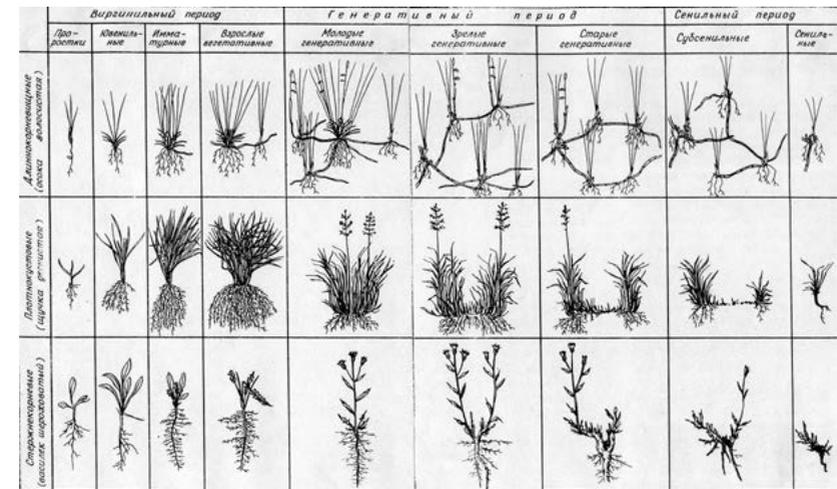


Рис. 1. Возрастные состояния разных жизненных форм растений

Нормальные ценопопуляции могут быть как полночленными, так и неполночленными. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных ценопопуляций не обязательно свидетельствует о неустойчивом положении вида в фитоценозе и может быть связано, например, с периодичностью плодоношения.

Доля генеративных особей в оптимальных условиях наиболее высокая, а в неблагоприятных – низкая. Нормальные ценопопуляции, в которых наблюдаются обратимые изменения численности и возрастного состава, относительно постоянное положение максимума, т. е. достигшие равновесного состояния, называются **дефитивными**.

Ценопопуляции разных видов могут развиваться до дефинитивного состояния при разном сочетании возрастных групп.

Для дефинитивных нормальных ценопопуляций возможно выделение характерного (ХОС) и базового (БОС) онтогенетических спектров (Заугольнова, 1994; Черемушкина, 2008). Характерный онтогенетический спектр – теоретический, он зависит от биологических свойств вида, отражает его фитоценотические потенции и реализуется в условиях, близких к оптимальным для популяции.

Структура ХОС (положение и соотношение подъемов и спадов) определяется такими свойствами вида, как продолжительность онтогенеза и возрастных состояний, темпы развития, способы самоподдержания, почвенный запас зачатков и др., и устанавливается экспертным путем на основе значительного числа наблюдений за развитием вида.

Наиболее часто встречающийся в природе, реализующийся у данного вида в широком диапазоне условий, онтогенетический спектр называется «**базовый**», «**обобщенный**» или «**модальный**». Он отражает реакцию вида на среду обитания, его фитоценотические позиции в пределах ареала и реакцию на экологическую и ценоценотическую обстановку.

Понятие базового спектра не применимо для видов-эксплерентов, т. к. их ценопопуляции находятся в сукцессивном состоянии. Отклонение возрастного спектра конкретной ценопопуляции от базового может служить показателем влияния эколого-фитоценологических условий среды.

Классификация характерных и базовых спектров основана на определении положения абсолютного максимума.

Для **левостороннего спектра** характерно преобладание прегенеративной фракции или одной из ее групп. Абсолютный максимум приходится на одну из групп молодых растений: от ювенильных до молодых генеративных. Такие спектры отличаются динамичностью соотношения возрастных групп, возможно возникновение локальных максимумов.

Левосторонний спектр отмечается в популяциях с интенсивным возобновлением и большим отпадом особей прегенеративного периода. Угрозу для их существования может представлять сокращение числа генеративных растений. Они характерны также для видов, которые начинают внедряться в фитоценоз.

Левосторонние спектры характерны преимущественно для моноцентрических жизненных форм: для деревьев, моно- олигокарпических

стержнекорневых трав, луковичных, клубнелуковичных и клубневых геофитов, размножающихся семенами или глубокоомоложенными вегетативными зачатками.

В **правосторонних спектрах** абсолютный максимум приходится на старые генеративные или сенильные особи. Судьбу популяций с правосторонним спектром определяет интенсивность возобновления. Как правило, для этих видов характерна большая продолжительность жизни старых генеративных и сенильных особей, ослабление семенного возобновления и вегетативное размножение неомоложенными партикулами. Такие спектры обнаруживаются и у популяций, выпадающих из фитоценоза.

Абсолютный максимум **одновершинно симметричного (центрированного) спектра** приходится на средневозрастные генеративные элементы популяции, отличающиеся большой продолжительностью жизни и наименьшей элиминацией. Такие спектры достаточно устойчивы по соотношению взрослых особей и положению абсолютного максимума. Локальные максимумы могут появляться на прегенеративных состояниях вследствие вегетативного размножения глубокоомоложенными зачатками.

Центрированные спектры свойственны ценопопуляциям с устойчивым статусом в сообществе. Такие спектры характерны для видов со слабо выраженным периодом старения, семенным или смешанным размножением, вегетативным размножением без глубокого омоложения. Отмечается у длинно- и короткокорневищных трав, дерновинных злаков, стержнекорневых трав и кустарников.

Бимодальный спектр характеризуется максимумами на молодой и старой части ценопопуляции. Виды с таким спектром характеризуются значительными адаптационными способностями, значительной продолжительностью жизни, хорошо выраженным периодом старения, активным семенным размножением и вегетативным размножением без омоложения. Отмечен у плотных и рыхлодерновинных злаков, стержнекорневых и короткокорневищных трав и полукустарничков.

Классификация нормальных ценопопуляций «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001) основана на совместном использовании индексов возрастности Δ и эффективности ω .

- 1) молодые ценопопуляции: $\Delta < 0,35$, $\omega < 0,50$;
- 2) переходные ценопопуляции: $\Delta 0,35-0,54$, $\omega < 0,70$;

- 3) зреющие ценопопуляции: $\Delta < 0,35$, $\omega > 0,60$;
- 4) зрелые ценопопуляции: $\Delta 0,35-0,54$, $\omega > 0,70$;
- 5) стареющие ценопопуляции: $\Delta > 0,55$, $\omega > 0,60$;
- 6) старые ценопопуляции: $\Delta > 0,55$, $\omega < 0,60$.

3. Регрессивная (сокращающаяся) ценопопуляция включает особи постгенеративного периода. Если и присутствуют старовозрастные генеративные экземпляры, то они цветут, но не плодоносят, а если плодоносят, то жизнеспособные семена не формируются.

Семенное возобновление в таких ценопопуляциях практически прекращается из-за прогрессирующего старения и отмирания особей, либо из-за того, что условия в сообществе препятствуют развитию проростков. Ценопопуляции не способны к самоподдержанию также и вегетативным путем, поэтому зависимы от заноса семян или вегетативных зачатков извне, отличаются низкой устойчивостью.

Регрессивные ценопопуляции разделяются на 4 подтипа (табл. 4).

Таблица 4

Регрессивные ценопопуляции

Подтип	Ценопопуляции из нескольких групп	Ценопопуляции с одной группой	Название неполночленных регрессивных ценопопуляций
R ₁	g3, ss, s, sc	g ₃	регрессивно-генеративные
R ₂	ss, s, sc	Ss	регрессивно-субсенильные
R ₃	s, sc	S	регрессивно-сенильные
R ₄	-	Sc	регрессивно-отмирающие

Регрессивные ценопопуляции имеющие в составе ss, s, sc особи, считаются полночленными.

Для видов растений, имеющих в почве банк семян или вегетативных зачатков (корневищ, клубней, луковиц), характерно образование **ложноинвазионных** ценопопуляций. При этом растения находятся в состоянии покоя и отсутствуют в травостое, а при определенных условиях происходит массовый переход растений к наземному существованию. Были описаны также **ложнозрелые** и **ложномолодые** ценопопуляции, развивающиеся из зрелых и молодых под влиянием пастбищной дигрессии, минуя регрессивное состояние.

Таким образом, в процессе развития ценопопуляция последовательно проходит инвазионное, молодое, зрелое, стареющее нормаль-

ное и регрессивное состояние. Но однократное прохождение возрастных состояний, приводящее к гибели ценопопуляции, является частным случаем. Общей формой является периодическое повторение состояний популяции, связанное с наложением волн развития. При деградации популяции может наблюдаться повторение пройденных этапов и формирование вторичных ценопопуляций (ложноинвазионных, ложнозрелых и ложномолодых). Нормальные популяции могут достигать равновесия со средой, и их возрастной спектр сохраняется неизменным в течение неопределенного времени (дефинитивные популяции). В случае изменения внешних условий или состава средообразующих растений фитоценоза равновесие дефинитивной ценопопуляции нарушается, и она превращается в сукцессивную (Уранов, Смирнова, 1969).

Примеры графического представления возрастного спектра изображены на рис. 2-6 и табл. 5-7.

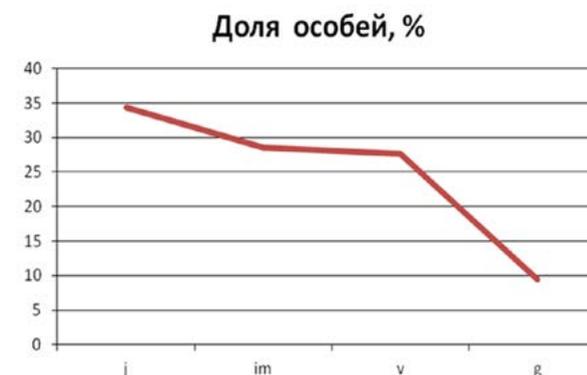


Рис. 2. Возрастной спектр ценопопуляции *Erythronium sibiricum*

Примечание: j – ювенильные растения; im – имматурные растения; v – виргинильные растения; g – генеративные растения.

Многовершинность и неполночленность возрастных спектров могут быть связаны с различным сочетанием больших и малых волн развития ценопопуляций.

Спектры одного вида также могут изменяться в разных эколого-ценологических условиях обитания. Кроме того, на их вариацию оказывает влияние и антропогенная нагрузка, приводящая к переходу ценопопу-

ляций в неустойчивые сукцессивные состояния и в инвазионные и регрессивные классы.

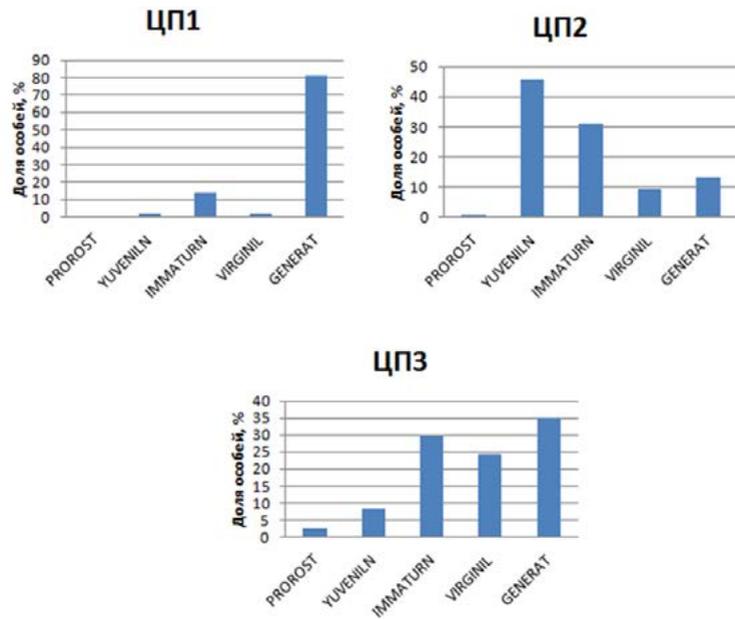


Рис. 3. Возрастные спектры популяций *Erythronium sibiricum*

Примечание: *prorost* – проростки; *yuvenciln* – ювенильные растения; *immatur* – имматурные растения; *virginil* – виргинильные растения; *generat* – генеративные растения. ЦП 1 – ивняк надпойменной террасы; ЦП 2 – березовый лес; ЦП 3 – разнотравно-осоковый луг

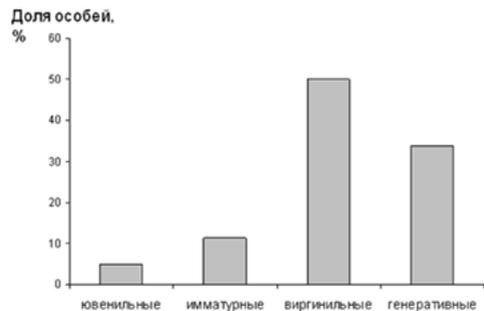


Рис. 4. Возрастной спектр ценопопуляции *Neottianthe sicullata*.

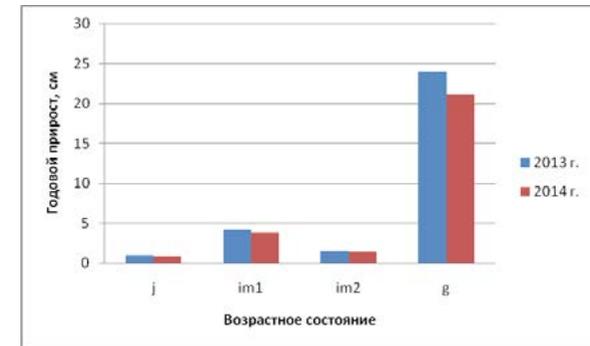


Рис. 5. Годовой прирост у особей *Crataegus mollis* различного возрастного состояния в 2013–2014 гг.

Условные обозначения: *j* – ювенильное, *im1* – имматурное I уровня жизненности; *im2* – имматурное II уровня жизненности, *g* – генеративное (Беланова, 2016)

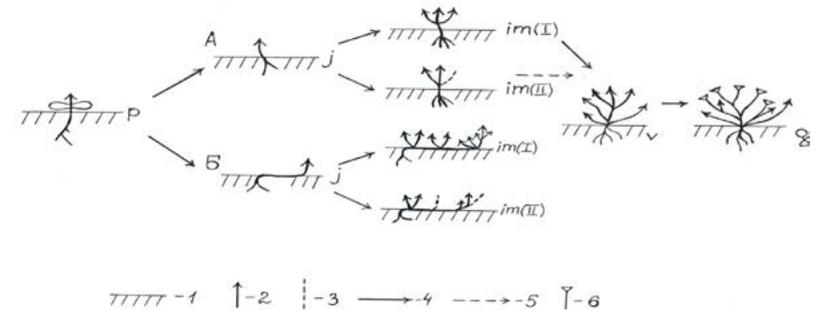


Рис. 6. Образование разных жизненных форм *Viburnum lantana* в онтогенезе (Беланова, 2016):

A – факультативный стланик; B – геоксильный кустарник.

Условные обозначения: 1 – уровень почвы; 2 – нарастающий вегетативный побег; 3 – отмерший участок оси; 4 – путь развития; 5 – возможный путь развития; 6 – генеративный побег.

Таблица 5

Характеристика параметров листовых пластинок *Swida sericea* у растений разных возрастных групп в 2013–2014 гг.

Возрастные группы	Длина листовой пластинки (см) $M \pm m_M$		Ширина листовой пластинки (см) $M \pm m_M$	
	2013 г.	2014 г.	2013 г.	2014 г.
Ювенильное возрастное состояние (j)	6±0,9	5,3±0,7	3,4±0,4	2,6±0,4
Генеративное (g)	8,9±0,5	9,7±0,5	3,7±0,2	4,3±0,3

Таблица 6

Биоморфологическая характеристика ювенильных растений

Physocarpus opulifolius

Происхождение растений	Высота (см) $M \pm m_M$	Годовой прирост (см) $M \pm m_M$	Длина листовой пластинки (см) $M \pm m_M$	Ширина листовой пластинки (см) $M \pm m_M$
Вегетативное	70,42±1,43	10,03±1,36	4,26±0,26	3,84±0,22
Семенное	9,34±1,02	0,9±0,3*	3,92±0,26	2,64±0,18

Примечание: * – не достоверно

Таблица 7

Биоморфологическая характеристика особей *Prunus pensylvanica* различных возрастных групп в 2013–2014 гг.

Возрастные группы	Число скелетных веток		Длина модельной ветки (см)		Длина листовой пластинки (см)		Ширина листовой пластинки (см)	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014
Имматурное возрастное состояние (im)	4	6	22,7	24	3,8±0,2	4,8±0,3	1,8±0,1	1,5±0,1
Молодое генеративное (g ₁)	12	13	67,7	72,3	5,2±0,2	5,2±0,2	2±0,1	1,7±0,1

Классификация ценопопуляций по перспективности развития разработана на основе соотношения подроста (элементов прегенеративной фракции) и взрослой части (сумма особей прегенеративного и постгенеративного периодов), т. е. по значению индекса замещения (Жукова, 1995).

1. Временно угасающие ценопопуляции. Неполноценные ценопопуляции, в составе которой нет прегенеративной фракции ($J_3 = 0$).

2. Неустойчивые ценопопуляции. Ценопопуляции, в которых подрост слишком мало, чтобы заместить взрослую фракцию ($J_3 < 1$).

3. Относительно перспективные ценопопуляции. Ценопопуляции, в которых фракция подроста преобладает над взрослой ($J_3 > 1$).

Эта классификация предложена для прогнозирования существования ценопопуляций в условиях увеличения антропогенных нагрузок, при внедрении их в незанятые ими фитоценозы.

Полевой этап. Для определения возрастной структуры в ценопопуляции (при сплошном пересчете) или на каждой учетной площадке подсчитываются особи (счетные единицы) разных когорт, записи ведутся с помощью общепринятых условных обозначений.

Определение возрастных групп в полевых условиях может потребовать раскопки и изучения подземной сферы, однако для охраняемых растений необходимо использовать морфологические признаки надземных органов. В исключительных случаях можно проводить мелкую раскопку на 2–3 см с последующим заравниванием поверхности.

Желательно указывать происхождение особей (семенное или вегетативное).

Численность зафиксированных экземпляров (счетных единиц) при работе на пробных площадках должна быть не менее 100 штук.

Для определения базового спектра необходимо исследовать не менее 10 ценопопуляций в составе климаксовых и устойчиво длительно производных ценозов в разных частях ареала и в разных местообитаниях.

4.2. Составление и сравнение возрастных спектров.

Индексы возрастной структуры ценопопуляции

Материалы изложенные в данном разделе можно использовать для получения наглядной характеристики изученных ценопопуляций при написании курсовых и дипломных работ.

Возрастной спектр может быть представлен в виде таблицы, гистограммы или графика.

При обработке результатов определяется абсолютная (при сплошном пересчете) или средняя численность возрастных групп или их доля от общей численности в процентах. Всходы при этом в общую численность не включаются.

При установлении базового спектра возрастные спектры сопоставляются по соотношению возрастных групп во взрослой части популяции (виргинильные - сенильные) и выделяется модальный вариант.

Сравнение онтогенетических спектров по Л. А. Животовскому (2001):

При сравнении ценопопуляций между собой рассчитываются коэффициенты сходства (r) и идентичности (I) ценопопуляций.

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

$$I = \left[(8 \times N_1 \times N_2) / (N_1 + N_2) \right] \times (1 - r),$$

где N_1 и N_2 – объемы первой и второй выборки;

p_i – частоты встречаемости возрастной группы в первой выборке;

q_i – частоты встречаемости возрастной группы во второй выборке;

8 – число этапов, на которые подразделен онтогенез.

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

Определение отклонений от базового спектра

Для каждого базового спектра вида существует некоторая зона, в пределах которой возможны колебания. Она заключается в пределах

$$M \pm 3\sigma,$$

где M – среднее значение относительной численности (в %) каждой онтогенетической группы;

σ – среднее квадратическое отклонение.

При отклонении за пределами этой зоны, оно принимается как существенное.

Индексы возрастной структуры ценопопуляции. Для характеристики возрастной структуры ценопопуляций предложены различные расчетные индексы. Они позволяют охарактеризовать общее состояние популяции, удобны для сравнительного анализа ценопопуляций одного и того же вида растений при произрастании в разных эколого-ценотических условиях.

Коэффициент генеративности И. Н. Коваленко (2005):

$$I_{\text{генер}} = \frac{\sum g_{1 \rightarrow g_3}}{\sum p_{\rightarrow s}},$$

где $I_{\text{генер}}$ – коэффициент генеративности;

$\sum_{g_{1 \rightarrow g_3}}$ – сумма особей генеративного периода;

$\sum_{p_{\rightarrow s}}$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов.

В. Кияк обнаружил, что это показатель является высокоинформативным при оценке устойчивости малых популяций редких видов.

Индекс возрастности ценопопуляции (Δ) А. А. Уранова рассчитывается по формуле:

$$\Delta = \frac{\sum k_1 \times m_1}{M},$$

где k_1 – коэффициент (цена) возрастности конкретной возрастной группы (табл.);

m_1 – численность (плотность) конкретной возрастной группы;

M – численность (плотность) ценопопуляции.

Индекс возрастности оценивает онтогенетический уровень ЦП в каждый момент времени и дает представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ЦП. Значение индекса возрастности изменяется от 0 до 1. Чем выше его значение, тем больше в ней старых растений и старше ценопопуляция. Максимальное воздействие на среду отмечается в точках, где возрастность ценопопуляции приближается к 0,5, т. к. в ней преобладают особи g_1, g_2 возрастных состояний. Если ценопопуляции представлены очень молодыми или старыми особями, индекс возрастности будет низким (близким к 0) или, наоборот высоким (близким к 1), а влияние на среду будет в обоих случаях низким.

Индекс эффективности (ω) Л. А. Животовского:

$$\omega = \frac{\sum n_i \omega_i}{\sum n_i},$$

где ω_i численность (плотность) конкретной возрастной группы;

e_i – коэффициент эффективности конкретной возрастной группы (табл. 8).

Сопоставление коэффициентов возрастности и индексов эффективности позволяет определить тип нормальной ценопопуляции по классификации «дельта-омега».

Таблица 8

Коэффициенты возрастности и индексы эффективности онтогенетических состояний растений

Онтогенетическое состояние	Коэффициент возрастности А. А. Уранова (Δ)	Индекс эффективности Л. А. Животовского (ω)
Семена	0,0025	0,0099
Проростки	0,0067	0,0266
Ювенильные	0,0180	0,0707
Имматурные	0,0474	0,1807
Виргинильные	0,1192	0,4200
Молодые генеративные	0,2689	0,7864
Зрелые генеративные	0,5000	1,0000
Старые генеративные	0,7311	0,7864
Субсенильные	0,8808	0,4200
Сенильные	0,9526	0,1807
Отмирающие	0,9819	0,0266

Соотношение подроста и состарившихся особей:

$$M = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum s \rightarrow ss},$$

где $\sum j \rightarrow v$ – сумма особей прегенеративного состояния;

$\sum s \rightarrow ss$ – сумма особей постгенеративного периода.

При $M > 2$ – подрост преобладает. $2 \geq M \geq 1$ – участие подроста и состарившихся особей примерно одинаково. $M < 1$ – состарившиеся особи преобладают. $M = 0$ – подрост отсутствует.

Дополнительный анализ соотношения генеративных возрастных состояний позволяет установить тип и судьбу нормальной ценопопуляции.

Индекс восстановления Л. А. Жуковой:

$$J_b = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum g_1 \rightarrow g_3},$$

где J_b – индекс восстановления;

$\sum j \rightarrow v$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного периода (кроме проростков);

$\sum g_1 \rightarrow g_3$ – сумма всех особей генеративного периода.

Индекс показывает, сколько потомков приходится на одну генеративную особь, или какую часть генеративной фракции после ее отмирания способен восстановить подрост в данный момент времени. Ценопопуляции с $J_b > 1$, способны к самовозобновлению.

Для видов, у которых встречается только **зрелая и старческая партикуляция** (разделение материнской особи на несколько дочерних, способных к самостоятельному существованию) без омоложения, формула возобновления не изменяется.

Для видов, у которых от генеративных, постгенеративных и даже виргинильных растений отделяются значительно омоложенные рамы, формула приобретает другой вид:

$$J_b = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum v \rightarrow ss},$$

где J_b – индекс восстановления;

$\sum j \rightarrow v$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного периода;

$\sum v \rightarrow ss$ – сумма всех особей генеративного периода, виргинильных и субсенильных.

Эта формула позволяет оценить эффективность вегетативного размножения.

Индекс замещения Л. А. Жуковой:

$$J_3 = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum g_1 \rightarrow sc},$$

где J_3 – индекс замещения;

$\sum j \rightarrow v$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного периода;

$\sum g_1 \rightarrow sc$ – сумма всех особей генеративного и постгенеративного периодов.

Индекс отражает отношение подроста к взрослой части ценопопуляции и показывает, какую ее долю подрост может заместить.

Для видов, у которых встречается только зрелая и старческая партикуляция без омоложения, формула индекса замещения не изменяется.

Для видов, у которых от генеративных, постгенеративных и даже виргинильных растений отделяются значительно омоложенные рамы, формула приобретает другой вид:

$$J_3 = \frac{\sum j \rightarrow v}{\sum v \rightarrow sc},$$

где J_3 – индекс замещения;

$\sum j \rightarrow v$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного периода;

$\sum v \rightarrow sc$ – сумма всех особей генеративного и постгенеративного периодов и виргинильных.

Эта формула позволяет рассчитать, сколько жизнеспособных рамы производит одна взрослая особь данной популяции.

Высокие значения индексов восстановления и замещения свидетельствуют о способности популяций к самовозобновлению.

Индекс возобновляемости И. Н. Коваленко:

$$J_{\text{возоб}} = \frac{\sum p \rightarrow v}{\sum p \rightarrow sc},$$

где $J_{\text{возоб}}$ – индекс возобновляемости;

$\sum p \rightarrow v$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного периода;

$\sum p \rightarrow sc$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов.

Индекс генеративности И. Н. Коваленко:

$$J_g = \frac{\sum g_1 \rightarrow g_3}{\sum p \rightarrow sc},$$

где J_g – индекс генеративности;

$\sum g_1 \rightarrow g_3$ – сумма особей генеративного периода;

$\sum p \rightarrow sc$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов.

Индекс старения И. Н. Коваленко:

$$J_c = \frac{\sum g_3 \rightarrow S}{\sum p \rightarrow sc},$$

где J_c – индекс старения;

$\sum g_3 \rightarrow S$ – сумма стареющих особей: старых генеративных и всех возрастных состояний постгенеративного периода;

$\sum p \rightarrow sc$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов.

Индекс общей возрастности ценопопуляции И. Н. Коваленко:

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

Индекс старения Н. В. Глотова:

$$J_c = \frac{\sum s \rightarrow Sc}{\sum j \rightarrow Sc}$$

где J_c – индекс старения;

$\sum s \rightarrow Sc$ – сумма особей всех возрастных состояний постгенеративного периода;

$\sum j \rightarrow Sc$ – сумма особей всех возрастных состояний прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов.

Индекс предложен вместо индекса замещения Л. А. Жуковой.

Глава 5. Пространственная структура ценопопуляции

5.1. Определение пространственной структуры ценопопуляции

Пространственная структура популяции – характер размещения ее элементов (особей, клонов, парциальных кустов и побегов) или их группировок в пространстве популяционного поля. **Пространственно-возрастная структура ценопопуляции** – иерархическая система распределения онтогенетических групп.

Ю.А. Злобин (2009) различает пространственное распределение и пространственное размещение. В первом случае не учитывается конкретное расположение растений по популяционному полю, во втором – на специальном плане регистрируется точное их положение на территории.

Пространственную (вертикальную и горизонтальную) структуру можно рассматривать в функциональном и геометрическом аспектах.

Функциональный подход базируется на изучении воздействия элементов на среду и друг на друга путем формирования сети налегающих фитогенных полей – элементарных единиц пространственной структуры фитоценоза (Заугольнова, Михайлова, 1978; Жукова, 2000, 2006).

Под влиянием деятельности растений изменяется освещенность, увлажнение, температурный и почвенный режимы. Для фитогенного поля характерна поясно-радиальная структура и мозаичность.

Внутренняя часть фитогенного поля (**минимальное фитогенное поле**) – часть пространства, в пределах которого особь осуществляет наиболее сильное взаимодействие со средой. В вертикальном направлении оно ограничивается высотой растений и длиной его корней и разделяется на надземный, приземно-подземный и подземный слои. В горизонтальном направлении минимальное фитогенное поле ограничивается диаметром надземной или подземной сфер растения, т. е. пространством, занятым основной массой корневой системы растения

или диаметром кроны дерева, кустарника, истинным покрытием дерновин. У травянистых растений среднего размера его радиус составляет от 3–6 см до 10–12 (25) см, у деревьев (сосны и лиственницы) – около 6 м от ствола, у некоторых плотнoderновинных злаков (ковыль, овсяница) – 80–90 см.

Внешняя часть ФП ограничена пространством, где физически присутствуют живые или отмершие части растения, и зависит от дальности проникновения горизонтальных корней и опадения листьев, от длины и дальности распространения столонов.

Радиально-поясная структура и мозаичность фитогенных полей определяет возможность их смыкания, наложения, влияющих на степень конкурентной насыщенности популяции.

Структура и напряженность фитогенных полей меняется в онтогенезе растений.

Геометрический подход связан с анализом вертикального и горизонтального размещения в пространстве отдельных элементов популяции и их совокупностей с учетом размеров и онтогенетического состояния.

Для анализа горизонтальной структуры необходимо установить характер размещения особей по занимаемой площади.

Горизонтальное распределение элементов в пространстве связано с целым рядом экзо- и эндогенных факторов. К числу первых относятся неоднородность абиотической среды, воздействия зоокомпонентов и других видов растений, антропогенные влияния. В группу эндогенных входят биологические особенности вида: жизненная форма, способы размножения и распространения, вегетативная подвижность и состояние особей, составляющих популяцию.

Сходство пространственной структуры ценопопуляций вида в разных местообитаниях связано с его жизненной формой. Размещение элементов ценопопуляции меняется в процессе ее развития. Изменение типа горизонтального размещения особей может свидетельствовать о нарушениях состояния популяции, что наблюдается, например, у орхидей.

Пространственная структура – один из способов эффективного использования природных ресурсов местообитания, достижения оптимальной плотности в условиях ценогической конкуренции, обеспечения нормального взаимодействия особей вида. С этим показателем связана устойчивость и продуктивность популяции.

Случайное распределение определяется случайным набором факторов и не зависит от положения других особей. Оно возникает при выраженной однородности экотопа, равномерном распределении зачатков и особей иных видов, в условиях не сложившихся или разреженных фитоценозов, встречается в природе очень редко.

Регулярное (равномерное) распределение характеризуется тем, что особи ценопопуляции расположены примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. В природе оно встречается крайне редко и обычно нарушается вследствие отмирания менее жизнеспособных экземпляров, конкуренции растений или влияния абиотических факторов среды.

Случайное и равномерное распределение наблюдается чаще всего у видов – доминантов и эдификаторов сообществ.

Клиновое распределение выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей по территории, причиной которого является постепенное изменение условий произрастания, например, при движении по склону.

Групповое (пятнистое, контагиозное, агрегированное, мозаичное, куртинное) распределение – наиболее часто встречающийся тип пространственной структуры, отличающийся распределением особей отчетливыми группами (скоплениями).

Оно формируется вследствие некоторых биологических особенностей вида, например, вследствие осыпания плодов и семян рядом с материнским растением или вегетативного размножения. Группы формируются также вследствие неравномерного распределения ресурсов среды, наличия конкурирующих видов, при различном антропогенном воздействии.

Участки ценопопуляции, представляющие собой плотные скопления особей, называют **скоплениями (камерами, субпопуляциями, субпопуляционными локусами, ценопопуляционными локусами)**, а участки с низкой плотностью между ними – **промежутками**. У разных видов ценопопуляционные локусы отличаются формой, размерами, выраженностью, количеством и плотностью центров и скоплений разного уровня.

Крупные скопления включают одно или несколько мелких, т. е. наблюдается несколько уровней агрегированности.

Первый уровень совпадает с размерами особи или отдельных парциальных образований, следующие уровни соответствуют их объедине-

ниям. Если скопление более высокого уровня включает одно скопление низшего уровня, его называют **моноцентрическим**. В противоположном – **полицентрическим**.

Субпопуляционные локусы возникают естественным путем, способны к долговременному существованию, отличаются между собой геометрическими контурами, размерами, фитомассой, плотностью, возрастной и виталитетной полночленностью, интенсивностью развития. Их взаимоотношения определяют общее состояние, а асинхронность в развитии – пространственную неоднородность структуры. Субпопуляционные локусы не обладают всем разнообразием популяционных стабилизирующих организмов, поэтому более чутко реагируют на воздействия.

На начальном периоде формирования пространственной структуры ценопопуляции существуют мелкие скопления одного уровня. По мере формирования ценопопуляции увеличивается число скоплений и уровень их агрегированности, они расширяются сближаются между собой, возрастной состав становится полночленным. По мере прохождения особями онтогенеза скопление изреживается и стареет. Приживление новых зачатков приводит к усложнению структуры и развития скоплений.

В нормальных популяциях специфика пространственно-онтогенетической структуры задается генеративными особями, имеющими характерную для вида биоморфу.

Ценопопуляции вида отличаются между собой соотношением локусов разного возрастного уровня. Существование определенного набора разновозрастных локусов, содержащих в совокупности все возрастные и виталитетные группы, необходимо для непрерывного существования популяции.

Онтогенетически полночленное, устойчиво существующее скопление, обеспечивающее на занятой им территории непрерывный круговорот поколений, соответствуют **элементарной демографической единицей** (ЭДЕ) (Заугольнова, 1994). Ее структура и размеры зависят от величины растения и радиуса разноса зачатков. У деревьев его площадь составляет от 300 до 10000 м² и более, у трав от 0,1 до 10 м². Если размер популяции меньше площади ЭДЕ, то устойчивое состояние вида невозможно, популяция переходит в критическое состояние.

Глазомерная оценка характера распределения растений в сообществе. При характеристике распределения вида в фитоценозе учитывают

ряд особенностей. Степень неравномерности оценивается по наличию или отсутствию у вида разных способов размещения: рассеянных особей, маленьких и больших групп. Величина зарослей (диаметр) характеризуется по среднему, максимальному и минимальному значениям. Чистота зарослей определяется по степени внедрения в них других групп. Оценка густоты и сомкнутости особей вида позволяет выделять «группы» (несомкнутые) и «заросли» (более или менее сомкнутые группировки). Заросли характеризуют также по резкости отграничения, форме (округлая, вытянутая) и происхождению (семенное, вегетативное, остатки прежнего сплошного покрова данного вида).

5.2. Полевой этап учёта пространственной структуры ценопопуляции и обработка данных

Глазомерная оценка В. В. Алехина (1924), используемая при маршрутных исследованиях фитоценозов:

gr — растения произрастают густыми скоплениями (группами), в пределах которых нет или почти нет особей других видов;

сит — растения произрастают рыхлыми скоплениями, где среди особей основного вида обитает много особей других видов.

Данная шкала отражает степень чистоты скоплений вида, но не позволяет оценить их величину.

Глазомерная оценка В. Н. Сукачева (1957) используется при стационарных исследованиях фитоценозов.

О — особь развивает от корня один, реже 2–3 надземных побега;

ПЧ — стебли в небольшом числе, растут кустом или пучком от одного корневища или корня;

Д — многолетние побеги образуют плотную дерновину или подушку;

Л — побеги растут более или менее рыхлой зарослью (латкой), благодаря разрастанию особи корневищами, корнями или ползучими стеблями;

К — разрастающиеся растения теряют связь и располагаются близко друг другу, но отдельными индивидуумами — куртинами;

ПТ — растения, относящиеся к первым четырем группам, растут более или менее скученно (из-за неравномерности распределения семенных зачатков).

При использовании этой шкалы необходима раскопка оснований побегов растений, позволяющая определить относится ли скопление

побегов к одному или нескольким экземплярам растений (Воронов, 1979).

Изучение характера распределения на учетных площадках. Такой способ позволяет определить только тип пространственного распределения элементов ценопопуляции.

В ценопопуляции закладывают сплошные трансекты, пересекающие участки с относительно высоким и низким обилием вида. Трансекты разделяют на учетные площадки, минимальный размер их должен быть примерно в три раза больше размера минимального фитогенного поля взрослой особи.

На учетных площадках ведется подсчет всех возрастных состояний.

Метод картирования особей на трансектах. Этот метод используется как при функциональном, так и при геометрическом подходе. Картирование позволяет определить характер размещения растений, выявить и охарактеризовать ценопопуляционные локусы, определить элементарные демографические единицы, а при заложении постоянных площадок проследить динамику ценопопуляций.

Площадь картирования зависит от жизненной формы и размеров растения: для деревьев и кустарников – 800–4000 (чаще 2500) м², кустарничков и многолетних трав – 10–250 м².

Выбранный участок обтягивают веревкой (лучше по земле), на нем закладывают примыкающие друг к другу трансекты, минимальная ширина которых (обычно от 0,5 до 2 м) определяется величиной учетных площадок.

Для этого берут две рулетки, совмещают их показания и натягивают параллельно друг другу на ширину трансекты, металлическим квадратом проверяют параллельность наложения рулеток.

Трансекту разбивают на площадки квадратной формы, их углы отмечают кольшками (скрепками, гвоздями) с этикетками, на которых указывают номера трансекты и площадки (на постоянных площадках). После этого рулетки можно снять и вместо них оставить шнуры.

Разбивка участка на трансекты и площадки ведется с одной стороны.

На постоянных площадках каждое растение (побег, частичный куст) в пределах площадки окольцовываются с помощью цветной проволоки, лежащей на поверхности почвы, кольцо фиксируется в почве металлическими шпильками или скрепками, к одной из которых крепится этикетка. Этикетка изготавливается из бумаги (пластика, метал-

ла, фольги – на постоянных площадках), на которой в правом верхнем углу пишется порядковый номер растения, например 10, а в правом нижнем углу номер участка и номер площадки, например, 1–3.

После того, как все растения (побеги, парциальные кусты) на площадке помечены, при помощи мерной ленты измеряют их координаты: абсциссу – слева направо, ординату – снизу вверх.

Координаты можно также определить с помощью съемной сетки, закрепленной по сторонам квадратного шаблона (50×50 см), накладываемого на площадку. Шаблон представляет собой алюминиевую рамку из плоских полосок шириной 1 см, скрепленных по углам шурупами. На каждой стороне рамки имеются сквозные отверстия, расположенные через 10 см. В эти отверстия вставляют съемные отрезки алюминиевой проволоки П-образной формы, которые делят шаблон на 25 квадратов площадью 1 дм².

В записной книжке запись координат ведется в строгой последовательности: номер растения (номер побега, парциального куста) – абсцисса × ордината, например 1 – 30×42, где 1 – номер растения, 30 – абсцисса, а 42 – ордината. Здесь же отмечается возрастное состояние особи, число побегов, их тип и высота. При функциональном подходе измеряется диаметр надземной и, если возможно, подземной сферы особи, проводятся подсчеты и измерения, необходимые для установления жизненного состояния.

Если в поле определить возрастное состояние особей невозможно, то их выкапывают и проводят анализ в лаборатории.

Когда площадки первой трансекты обработаны, рядом закладывается таким же методом вторая трансекта. Гвозди или скрепки, которыми были отмечены углы квадратов первой трансекты, не удаляют, т. к. по ним проверяют правильность заложения площадок последующих трансект.

Если изучаются длиннокорневищные растения с целью выяснения особенностей вегетативного размножения, то после картирования их откапывают на глубину проникновения корневищ с помощью тонких орудий (скальпель, препаровальные иголки, кисточки). Все переплетения корневищ зарисовывают в поле на миллиметровую бумагу. Для этого на площадку накладывают квадратный шаблон, а после зарисовки корневища снова закапывают.

Ведомость ведется отдельно для каждой учетной площадке (Изучение структуры и..., 1986).

Обработка данных. Индекс Одума (коэффициент агрегации, коэффициент дисперсии):

$$I_{Od} = \frac{S}{x},$$

где I_{Od} – индекс Одума;

S – дисперсия;

x – среднее число счетных единиц на учетной площадке.

Индекс Одума позволяет определить тип пространственного распределения.

При $I_{Od} = 1$, распределение счетных единиц в пределах ценопопуляции считается случайным, при $I_{Od} < 1$ – равномерным, при $I_{Od} > 1$ – групповым (контагиозным).

Уровень достоверности I_{Od} определяется путем сравнения его с табличным значением F-критерия Фишера-Снедекора при $\eta = n - 1$, где η – число степеней свободы, n – число пробных площадок (табл. 9).

Таблица 9

Табличные значения F- критерия Фишера-Снедекора при $p = 0,05$

<i>df</i>	<i>F</i>								
1	161,4	11	2,82	21	2,08	31	1,82	41	1,64
2	19,0	12	2,69	22	2,05	32	1,80	42	1,60
3	9,28	13	2,58	23	2,01	33	1,79	43	1,56
4	6,39	14	2,48	24	1,98	34	1,77	44	1,53
5	5,05	15	2,40	25	1,96	35	1,76	45	1,51
6	4,28	16	2,33	26	1,93	36	1,74	46	1,49
7	3,79	17	2,27	27	1,90	37	1,73	47	1,47
8	3,44	18	2,22	28	1,88	38	1,72	48	1,45
9	3,18	19	2,17	29	1,86	39	1,70	49	1,42
10	2,97	20	2,12	30	1,84	40	1,69	50	1,39

Если значение I_{Od} больше значения критерия Фишера-Снедекора, то оно достоверно на уровне 95%. Противоположная ситуация свиде-

тельствует о том, что было заложено слишком мало пробных площадок (Злобин и др., 2013).

Выявление скоплений при геометрическом подходе. Для выявления скоплений после картирования особей в лаборатории составляют карту пространственного размещения ценопопуляции. Для этого листы миллиметровой бумаги расчерчивают на квадраты в масштабе, соответствующем учетным площадкам, и наносят координаты счетных единиц из записной книжки. Побег, входящие в состав одной особи, очерчивают по крайним точкам координат.

Координаты особей, относящихся к разным возрастным состояниям, лучше сразу наносить в определенной цветовой гамме или с помощью условных обозначений.

Для выделения скоплений разного порядка широкие трансекты на карте разбивают на все более узкие от 0,25 до 0,5 м. На каждой трансекте определяют среднюю протяженность скоплений и величину ошибки средней арифметической. К одному уровню относят скопления, у которых доверительные границы протяженности совпадают хотя бы частично ($L \pm m$, где m – ошибка). К разным уровням относятся скопления, достоверно отличающиеся по средней протяженности.

Результаты представляют графически: по оси ординат отмечают число особей на одной площадке (шт.), по оси абсцисс – последовательность площадок взятого размера (в кв. м) на трансекте.

Всплески численности (максимальные точки) представляют собой центры скоплений, а ближайшие к ним минимальные показатели плотности соответствуют границам скоплений. Участки с минимальной плотностью особей относятся к разряду «промежутков» между скоплениями.

Параметры скоплений (вычисляются для скоплений разного уровня):

- 1) средняя плотность особей в пределах скоплений (M_a),
- 2) протяженность скоплений на трансекте (L_a);
- 3) дискретность скоплений (D).

Плотность особей – среднее число особей на одну площадку в пределах выделенных скоплений.

Протяженность скоплений – средняя величина суммы протяженностей каждого из скоплений.

Дискретность скоплений оценивается двумя величинами:

а) **степень ограниченности скоплений друг от друга** (D_M) характеризует свойство скоплений, которое выражается в наличии между скоплениями зон с меньшей плотностью особей или с полным их отсутствием:

$$D_M = \frac{(M_a - M_i)}{M_a},$$

где M_a – средняя плотность особей в пределах скоплений;

M_i – плотность особей в промежутках между скоплениями.

Показатель меняется от 0 до 1 и достигает максимальной величины, когда плотность особей в промежутках между скоплениями равна 0. Чем больше значение показателя, тем четче выражено групповое размещение.

б) **степень отдаленности скоплений** (D_L) характеризует относительное расстояние между скоплениями:

$$D_L = \frac{L_i}{(L_i + L_a)},$$

где L_i – протяженность промежутков между скоплениями,

L_a – протяженность скоплений по трансекте.

Коэффициент плотности – отношение средней плотности скоплений I порядка к средней плотности скоплений более высокого порядка.

Коэффициент плотности позволяет оценить степень плотности центра скопления у разных видов растений.

Выделение ЭДЕ осуществляется методом наращивания пробных площадей до такого размера, когда спектр этой выборки становится полночленным. Для растений разных размеров начальная площадь неодинакова: у деревьев и кустарников – 100 м², у трав, кустарничков и полукустарничков – 0,1–1 м² (Неравномерность размещения особей..., 1974; Изучение структуры и взаимоотношения..., 1986; Заугольнова, 1994).

Выявление скоплений при функциональном подходе. Используя карты пространственного размещения популяции, проводят анализ фитогенных полей, их размещения и перекрытий.

Площади минимальных фитогенных полей особей рассчитывают как площади эллипса или круга по диаметру надземной сферы данного онтогенетического состояния. Границы фитогенных полей наносят на карту.

Затем определяют суммарную площадь минимальных фитогенных полей особей, площадь перекрытия и свободные от особей данного вида зоны.

Для фитогенного поля и зоны перекрытия полей подсчитывают численность рамет (особей) с указанием возрастного состояния.

Для скоплений фитогенных полей и зон перекрытия определяют демографические параметры: численность, плотность, возрастность, эффективную плотность, индексы восстановления и старения, строят возрастные и возрастно-виталитетные спектры.

Скопления классифицируют по максимальной онтогенетической группе, уровню агрегированности, размерам и другим параметрам

Для количественной оценки воздействия фитогенного поля используются коэффициенты напряженности ($K_{\text{НФП}}$) и мощности фитогенного поля популяции ($N_{\text{ФП}}$), а также число перекрытий фитогенных полей.

Коэффициент напряженности фитогенного поля ($K_{\text{НФП}}$):

$$K_{\text{НФП}} = \frac{\left(\sum k_i \times s_i\right)}{S},$$

где k_i – количество особей в данной онтогенетической группе,
 s_i – средняя площадь минимального фитогенного поля особи данного онтогенетического состояния,
 S – площадь популяционного локуса.

Коэффициент напряженности фитогенного поля демонстрирует, насколько совокупность минимальных фитогенных полей элементов ценопопуляционного локуса больше его площади.

Мощность фитогенного поля ($N_{\text{ФП}}$):

$$N_{\text{ФП}} = \frac{\left(\sum k_i \times m_i\right)}{\left(\sum k_i \times s_i\right)},$$

где m_i – средняя масса особи данного онтогенетического состояния.

Мощность фитогенного поля показывает, как в среднем распределена биомасса ценопопуляционного локуса по его площади (Изучение структуры и взаимоотношения..., 1986; Жукова, 2000; Акшенцев, 2006; Пространственная структура растений..., 2006).

Глава 6. Виталитетный анализ ценопопуляции

6.1. Жизненное состояние особей в ценопопуляции

Для ценопопуляции в целом и отдельных ее локусов характерна дифференциация их элементов по **жизненному состоянию**, т.е. размерам, устойчивости к неблагоприятным воздействиям, интенсивности обмена веществ, способности проходить полный жизненный цикл, продолжительности возрастных состояний и т.д.

Причины ее могут быть связаны с разнокачественностью семян и условий их прорастания, экологически или генетически обусловленной разницей в темпах роста и развития, деятельностью фитофагов или паразитов, различиями в конкурентной способности растений разного размера. В процессе развития ценопопуляции ее гетерогенность, в зависимости от жизненной формы и эколого-фитоценотической стратегии вида, может сохраняться, снижаться или увеличиваться.

Жизненное состояние растений варьирует у одних и тех же видов в разных эколого-географических, ценологических, погодных условиях, под влиянием антропогенного прессинга. Такая изменчивость служит показателем адаптационных возможностей вида. Снижение степени развития особей может говорить об ухудшении состояния ценопопуляции.

Особи разных уровней жизненности различаются функционально: растения с высоким уровнем жизненности обеспечивают самоподдержание и определяют положение вида в фитоценозе, в наибольшей мере действуя на среду обитания. Особи низкого уровня жизненности являются резервом, удерживающим территорию, поддерживают генетическое разнообразие ценопопуляции вследствие неполной элиминации. Пул особей средней жизненности может играть роль центра стабильности. Таким образом, виталитетная дифференциация способствует увеличению экологических лимитов и возможностей расширения жизненного пространства ценопопуляции.

Соотношение особей с различным жизненным состоянием характеризует **жизненное состояние (жизненность, виталитет, виталитетную**

структуру, виталитетный состав) популяции. Это одна из главных характеристик общего состояния ценопопуляций и их критического состояния, более чувствительная, чем возрастной состав, отражающая первичные изменения в них.

Глазомерные шкалы оценки жизненности. Полевой этап. Глазомерные балльные шкалы разработаны для оценки жизненности ценопопуляций видов в фитоценозах и широко используются при маршрутных исследованиях.

Методика оценки жизненного состояния деревьев и древостоев Алексеева В. А. (1989):

В середине - конце лета оценивается состояние каждого дерева. Категории жизненного состояния деревьев определяются по кроне с использованием следующей шкалы:

1. Здоровое дерево. Деревья не имеют внешних повреждений кроны и ствола. Мертвые и отмирающие ветви сосредоточены в нижней части кроны. Закончившие рост листья и хвоя зеленого цвета. Любые повреждения листьев незначительны (менее 10%).

2. Поврежденное (ослабленное) дерево. Обязателен хотя бы один из следующих признаков: снижение густоты кроны на 30% за счет преждевременного опадения или недоразвития листьев (хвои) или изреживание скелетной части кроны; наличие 30% мертвых и (или) усыхающих ветвей в верхней половине кроны; повреждение (объедание, скручивание, ожог, хлорозы, некрозы и т.д.) 30% всей площади листьев (хвои).

3. Сильно (ослабленное) поврежденное дерево. Обязательно наличие хотя бы одного признака: - снижение густоты кроны на 60%; наличие 60% мертвых и (или) усыхающих ветвей в верхней части кроны; повреждение листьев на 60%; отмирание верхушки кроны.

4. Отмирающее дерево. Крона дерева разрушена, более 70% ветвей - сухие и усыхающие. Оставшиеся листья хлоротичны, с некрозами.

5. Сухостой. К нему относятся все погибшие деревья, которые могут иметь остатки сухой хвои и листьев.

Затем рассчитывается индекс жизненного состояния древостоя по формуле:

$$L_n = \frac{(100n_1 + 70n_2 + 40n_3 + 5n_4)}{N},$$

где L_n – Относительное жизненное состояние древостоя;

n_1 - число здоровых;

n_2 - число ослабленных;

n_3 - число сильно ослабленных,

n_4 - число отмирающих деревьев и сухостоя на обследуемой площади,

N – общее число деревьев.

Градации состояния древостоя определяются по величине показателя L_n :

100 – 80 % - древостой здоровый,

79-50 % - древостой ослабленный (поврежденный),

49-20% - древостой сильно поврежденный,

19% и ниже – древостой полностью разрушенный.

Шкала состояния травянистых растений, представляющая собой модификации шкалы Браун-Бланке и Павийара, предложенные В.В. Алехиным и др. и В.Н. Сукачевым:

3а – растения вида проходят в фитоценозе весь жизненный цикл и нормально развиваются, в том числе плодоносят;

3б – растения вида с полным жизненным циклом, но не достигают нормальных размеров;

2 – растения вида вегетативно развиты неплохо, но не плодоносят;

1 – вид не плодоносит, сильно угнетен, вегетирует слабо.

Шкала состояния травянистых растений Прозоровского Н.А. (1947):

Пл. – плохое состояние. Экземпляры маленькие, слабые, не цветут.

Пос. – посредственное состояние. Растения испытывают некоторую угнетенность, которая выражается в недостаточном росте.

Хор. – хорошее состояние. Растения имеют нормальный для данного вида рост, проходят полный жизненный цикл.

Отл. – отличное состояние. Отмечается у растений, обитающих в благоприятных условиях; растения характеризуются большой высотой и размеров всех частей.

Баллы и ступени состояния популяции:

5 – высокий уровень. I ступень жизненного состояния – достаточно высокое (более 50%) обилие средне- и крупнокалиберных особей, создающих проективное покрытие от 8% и выше и при условии, что ¼ и более взрослых особей проходит полный цикл развития.

4 – средний. II-а ступень – менее рослые вегетативные части рас-

тений, может уменьшиться и число растений, при сохранении прежнего уровня генеративной функции проективное покрытие меньше 8%, но больше 0, 25%; II-б ступень – при сохранении покрытия большего или равного 8% менее ¼ особей популяции достигает цветения и плодоносит.

3 – низкий. III-а ступень – проективное покрытие меньше 8%, но больше 0, 25%; число особей, достигающих цветения ниже ¼.

2 – низкий-критический. III-б ступень – проективное покрытие от 8% и выше, популяция состоит только из вегетативных особей.

1 – критический. IV ступень – проективное покрытие меньше 8%, но больше 0, 25%; популяция состоит только из вегетативных особей; **V ступень** – проективное покрытие не достигает 0, 25%; популяция состоит только из вегетативных особей.

6.2. Определение виталитета ценопопуляции по состоянию модельных растений

Этот метод основан на оценке в выборке жизненного состояния каждой особи, а по их соотношению – виталитетного спектра ценопопуляции.

Оценка виталитетной структуры ценопопуляции ведется с использованием разных признаков: число, биомасса, высота побегов, число, биомасса и соотношение вегетативных и генеративных побегов, число и размер листьев, число партикул в клоне, число и размеры парциальных образований, семенная продуктивность особи и др. Их набор зависит от целей исследования и возможностей исследователя. Обычно используют три признака: фитомасса (или тесно связанный с ней признак), размер листовой поверхности и один из показателей репродукции.

При маршрутных исследованиях, при оценке ценопопуляций охраняемых растений обычно выбираются наиболее информативные признаки. К числу таковых относятся, например, высота и размер листовой поверхности растения. Для древесных растений часто используется такой параметр, как диаметр ствола.

В работах Злобина Ю.А. (2013) предложен алгоритм выявления ключевых размерных признаков. У 35-50 особей определяется максимальное число (20-30) параметров, а затем при статистической обработке отбираются наиболее информативные из них.

- Отбор информативных признаков проводится в несколько этапов:
1. Вычисляются средние значения признаков, и определяется уровень их варьирования.
 2. Проводится корреляционный анализ.
 3. Проводится факторный анализ корреляционной матрицы.

Предпочтение отдается высокоизменчивым признакам, входящим в разные корреляционные плеяды и вносящим максимальный вклад в первый и второй факторы.

Для определения виталитета ценопопуляции обычно используют генеративные растения. Если в ценопопуляциях генеративные особи отсутствуют, то в этом случае используют вегетативные особи, но только одного возрастного состояния. При детальном исследовании жизненность определяется для каждого онтогенетического состояния отдельно.

Выборка должна составлять 20-30 элементов ценопопуляции (особей или счетных единиц) одного возрастного состояния. В небольших ценопопуляциях можно измерить все экземпляры. При изучении охраняемых растений морфометрия должна проводиться таким образом, чтобы не нанести вреда растениям.

Графическое представление результатов определения виталитета ценопопуляции представлено на рис. 7.

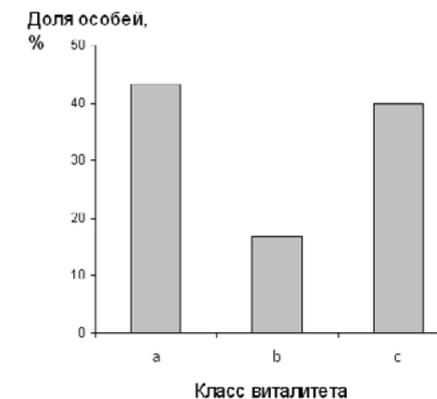


Рис. 7. Виталитетная структура ценопопуляции *Neottianthe cucullata*.

Примечание: высокий (a), средний (b) и низкий (c) класс виталитета.

Обработка результатов. Одномерная оценка виталитета. Разделение особей по классам виталитета проводится следующим образом: вычисляется среднее значение признака (X) и стандартная ошибка (S_x), определяется табличное значение критерия Стьюдента ($t_{0,05}$) при числе степеней свободы $df = n - 1$, где df – число степеней свободы, n – число измеренных элементов.

Особь, виталитет которых ограничен диапазоном $X \pm S_x \times t_{0,05}$, составляют второй класс (b). Экземпляры с меньшими значениями – третий (c), с большими – первый (a) классы.

После этого вычисляются индексы виталитета ценопопуляции.

Индекс качества (виталитета) ценопопуляции (Q):

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

где a – доля особей первого класса;

b – доля особей второго класса.

Значение Q изменяется от 0 до 0,5.

Значения Q от 0 до 0,167 – ценопопуляция депрессивная;

Значения Q от 0,168 до 0,334 – ценопопуляция равновесная;

Значения Q от 0,335 до 0,500 – ценопопуляция процветающая.

Индекс I_Q :

$$I_Q = \frac{Q}{c},$$

где Q – индекс качества;

c – доля особей класса с.

Доля особей в классах может выражаться как в долях единицы, так и в процентах от общей численности.

Процветающие ценопопуляции характеризуются преобладанием особей первого и второго классов. Критическое условие выделения: $Q > c$ или $I_Q > 1$.

Для **равновесных ценопопуляций** характерно равенство встречаемости особей разных классов, при этом $Q = c$ или $I_Q = 1$

Депрессивные ценопопуляции отличаются преобладанием особей третьего класса виталитета, при котором $Q < c$ или $I_Q < 1$.

Степень отклонения I_Q от 1 отражает степень процветания или депрессии (Злобин, 2009; Злобин и др., 2013).

Сравнение виталитетных спектров проводится по Животовскому Л. А. (аналогично сравнению возрастных спектров).

Многомерная оценка ценопопуляции по классам виталитета. При оценке виталитета конкретной ценопопуляции по нескольким признакам сначала определяется число особей в классах виталитета по каждому признаку отдельно. Затем вычисляется среднее число особей каждого класса по всем признакам, устанавливается их доля в ценопопуляции. Вычисляется Индекс I_Q и устанавливается тип ценопопуляции.

Многомерная оценка ценопопуляций по индексу (коэффициенту) виталитета (Ишбирдин, 2004). Использование коэффициента виталитета позволяет проводить сравнение нескольких ценопопуляций и оценку динамики ценопопуляции по комплексу признаков генеративных растений.

Коэффициент виталитета (IVC) конкретной ценопопуляции.:

$$IVC = \frac{1}{N} \times \sum \frac{x_i}{X_i},$$

где IVC — коэффициент виталитета конкретной ценопопуляции;

x_i - среднее значение i -го признака в конкретной ценопопуляции;

X_i — среднее значение i -го признака для всех ценопопуляций;

N – число признаков.

Оценка изменения виталитета одной и той же популяции проводится по той же формуле, где:

IVC — коэффициент виталитета ценопопуляции в конкретный год исследования;

x_i - среднее значение i -го признака в конкретный год наблюдений;

X_i – среднее значение i -го признака для всех лет наблюдений;

N – число признаков.

Наибольшие значения индекса соответствуют более высокому уровню виталитета. По убыванию значения индексов виталитета выстраивается градиент ухудшения условий роста (или усиления стресса). В том случае, если для вида характерно увеличение значений признаков при ухудшении условий, то берется обратное соотношение: X_i/x_i .

Определение типа ценопопуляции проводится по той же формуле, где:

x_i - значение i -го признака конкретной счетной единицы;

X_i — среднее значение i -го признака для всех счетных единиц в объеди-

ненной выборке (во всех популяциях или за все годы наблюдений);

N — число признаков.

Затем счетные единицы разделяют по классам виталитета (a , b , c) и устанавливается тип популяции при помощи индекса I_Q .

Размерная пластичность вида (ISP) в пределах исследованных популяций (или лет) может быть оценена отношением:

$$IPS = \frac{IVC_{max}}{IVC_{min}},$$

где IVC_{max} – максимальное значение индекса;

IVC_{min} – минимальное значение индекса (Ишбирдин и др., 2005; Злобин, 2009).

Глава 7. Семенное возобновление особей в ценопопуляции

7.1. Типы размножения особей

Репродуктивная способность растений является одной из важнейших характеристик, определяющих возможность выживания популяций.

Существует три основных способа самоподдержания ценопопуляций растений: семенной, вегетативный и смешанный. Наибольший интерес для оценки состояния ценопопуляций редких растений представляет семенное размножение, которое обеспечивает генетическое разнообразие ценопопуляций и возможность их выживания в меняющихся условиях окружающей среды. При семенном самоподдержании пополнение ценопопуляции зависит от:

- 1) уровня семенной продуктивности;
- 2) появления и выживания всходов;
- 3) выживания проростков и подростка.

Семенная продуктивность определяется в расчете на особь, парциальный куст или побег, а урожай – на единицу площади ценопопуляций. Поскольку в процессе образования и созревания семян отмечаются значительные потери, необходимо дифференцированно подходить к определению уровня семенной продуктивности. Обычно для определения семенной продуктивности предлагается использовать объем выборки плодоносящих растений, содержащий экземпляры без дифференциации растений на возрастные группы.

При этом необходимо учитывать следующие факторы:

1. Число семян (потенциальная семенная продуктивность – ПСП).
2. Число завязавшихся семян.
3. Число полноценных семян, развитых и неповрежденных (реальная семенная продуктивность – РСП).

Определение семенной продуктивности и урожая семян можно проводить:

1. Методом усредненных проб.
2. Методом постоянных или временных трансект.

При использовании метода усредненных проб определяют среднее число генеративных побегов на выбранную счетную единицу (особь, парциальный куст) определенного возрастного состояния (10–30 подсчетов); отбирают 10–30 генеративных побегов для каждой возрастной группы и просчитывают число соцветий или цветков на один генеративный побег; затем для 10–30 выбранных соцветий (или цветков) определяют среднее число: а) семяпочек; б) завязавшихся семян; в) число внешне здоровых и спелых семян; последнее определяется после того, как все завязавшиеся семена будут разделены на недоразвитые (щуплые), поврежденные и полноценные.

Семенная продуктивность на особь определяется перемножением средней продуктивности на цветок, числа цветков на побег, числа побегов на особь. Все подсчеты удобнее вести в камеральных условиях. Здесь же определяется и всхожесть семян в % с использованием чашек Петри.

При определении урожая семян необходимо знать среднюю сезонную продуктивность на побег и среднее число генеративных побегов на ту или иную площадь в ценопопуляции; урожай определяется умножением этих показателей (Сагалаев, 2007).

При определении семенной продуктивности приходится срезать генеративные побеги. Чтобы не нарушить популяции редких растений, полноценные семена после подсчетов можно возвратить в природное местообитание или использовать для интродукции

Если наблюдения ведут на постоянных трансектах, то на них подсчитывается общее число генеративных побегов у всех растений вида, встречающихся на трансекте. При небольшом числе их семенная продуктивность устанавливается для каждого побега. При значительном числе - тем же методом выборок из числа генеративных побегов, собранных в трансекты. При определении семенной продуктивности и урожая семян необходимо иметь ввиду, сведения, хотя бы об общем уровне семенной продуктивности в расчете на побег.

В случае вегетативного самоподдержания ценопопуляция может пополняться зачатками, которые характеризуются равной степенью омоложения. Многие виды длительно существуют за счет сильного омоложенного вегетативного потомства, которое по возможностям ро-

ста приближается к всходам и молодым неплодоносящим растениям из семян (луковицы, клубни, у некоторых видов корневые отпрыски, парциальные побеги наземно-ползучих растений). В том случае, если вегетативное потомство связано с материнским растением в течение какого-то времени или располагается в непосредственной близости от него, можно определить энергию вегетативного размножения за единицу времени в расчете на одно родительское растение определенного возрастного состояния. Довольно часто вегетативное размножение осуществляется слабо омоложенными или совсем неомоложенными зачатками. Такое размножение не может обеспечить длительное самоподдержание ценопопуляций в отсутствии семенного.

7.2. Семенная продуктивность

Понятие «семенная продуктивность» (Вайнагий, 1974) предлагается расчленить на два:

- 1) **потенциальная семенная продуктивность** (ПСП), под которой следует понимать количество семяпочек на особь или генеративный побег;
- 2) **фактическая семенная продуктивность** (ФСП), которая обозначала бы количество семян.

Из соотношения этих показателей (они должны быть получены на одних и тех же учетных единицах) определяется **процент семинификации** (ПС), который показывает, какой процент семяпочек развился в семена. Для определения величины ПСП и ФСП предлагается выделять элементарную единицу семейной продуктивности.

Изучение процессов, связанных с семенным размножением, и их конечный итог — семенная продуктивность — важны как в теоретическом, так и в практическом отношении. Особое значение эти исследования имеют для ботанического ресурсоведения, так как многие виды полезных растений размножаются исключительно семенами или культивируются ради семян.

С семенным возобновлением связан ряд важных вопросов, имеющих решающее значение для работ по гибридизации, акклиматизации, интродукции и рациональному использованию представителей флоры семенных растений.

Качество же семян и их жизнеспособность нельзя определять на глаз или на ощупь. Для этого есть более совершенные методы, и, в частности, проращивание.

Плодовитость вида, как и его конкретной особи, характеризуется не количеством завязавшихся, а количеством созревших семян, ибо для возобновления только эта величина имеет реальный смысл. Поскольку количество семян в значительной степени зависит от случайных колебаний погоды конкретного вегетационного сезона, а поэтому существенно изменяется как от ценоза к ценозу, так и по годам, то оно не может служить одной из биологических характеристик вида. Таковой может быть или количество семяпочек, или же процент их, развившихся в семена. Количественные показатели, характеризующие процессы размножения. Без таких общих методик большой фактический материал, собранный разными авторами в разные годы и в различных географических областях, оказывается совершенно несравнимым и поэтому почти бесполезным.

Из внешних факторов на количество семян наиболее существенно влияют условия погоды конкретного сезона, приходящиеся на такие фенофазы, как цветение и формирование плодов и семян. От них зависит как опыление, так и прорастание пыльцы и связанное с этим оплодотворение и превращение семяпочек в семена. Из внутренних факторов на семенную продуктивность в первую очередь влияет генотип особи, определяющий количество семяпочек в гинецее, а также качество микро- и мегаспор. Формирование семяпочек и спор проходит под усиленной защитой специальных покровов почки и цветка, а иногда под слоем отмерших растений или под поверхностью почвы. На все эти процессы, по-видимому, влияет весь комплекс факторов местообитания популяции (как абиотических, так и биотических).

У большинства систематических групп растений число семяпочек в гинецее детерминировано статистически. Исходя из этого, определяется элементарная единица семенной продуктивности. У тех растений, где количество семяпочек в гинецее детерминировано статистически, за элементарную единицу принимается цветок или плод. Там же, где количество их в гинецее фиксировано строго, за такую единицу принимается простое соцветие или целый генеративный побег, если отграничение простого соцветия затруднено.

Для деревьев и кустарников эти методы разработаны сравнительно хорошо (Корчагин, 1960). Причины изменения количества семяпочек на элементарную единицу от года к году в зависимости от метеорологических и местных природных условий пока не ясны. Поскольку все

эти показатели подчиняются статистическим закономерностям, то получить достоверные данные можно только из определенного множества учетных единиц. Вопрос об их количестве в каждом конкретном случае может решаться отдельно, но следует при этом помнить, что все биотипы в **ценопопуляции разнокачественны** по множеству признаков. Поэтому образец должен охватить все разнообразие.

Количество же семяпочек и семян должно учитываться на одних и тех же элементарных единицах. Для этого они должны быть собраны из отмеченных или рядом стоящих, растений в такой фазе спелости, чтобы можно было отличить сформированные семена от недоразвитых семяпочек и в то же время избежать потерь. Чаще всего такой фазой является молочно-восковая спелость. В тех случаях, когда плоды или соцветия созревают в разное время, следует отбирать их многократно по мере созревания. В случае, когда свежий материал нет возможности обработать сразу, каждую элементарную единицу следует упаковать в отдельный пакет.

Необходимость учитывать семяпочки и семена на одних и тех же учетных единицах обусловлена тем, что при ином способе подсчета нет возможности установить характер корреляции между количеством семяпочек и семян, а также вывести процент семяпочек, развившихся в семена. Последний показатель имеет важное значение для оценки жизнеспособности вида в конкретных условиях обитания и может быть назван процентом завязавшихся семян, или **процентом семенификации** (ПС) аналогично проценту плодоцветения для плодов. Несмотря на то что процент семенификации зависит и от количества семяпочек, и от количества семян, основным показателем должен считаться первый, принимаемый за 100% семенной продукции. Количество же семян — величина, зависящая от первой и составляющая какую-то ее часть.

Если плод с большим количеством семяпочек и семян поврежден паразитом, то его надо исключать из числа учетных единиц и заменять неповрежденным, отмечая количество таких плодов в определенной выборке. В случае, если повреждены односеменные плоды, их также следует учитывать отдельно, но в конечном итоге причислять к количеству семяпочек и к количеству семян, указывая процент повреждения последних. В том случае, если плоды и семена недоразвились в результате резкого ухудшения условий (ранних заморозков в высокогорьях или в тундрах, суховея, затапливания и др.), то надлежит учитывать

семяпочки и заложившиеся семена, если такие имеются, с указанием причин прекращения их формирования.

Поэтому собранный по предлагаемой методике материал должен быть обработан методами вариационной статистики и надлежащим образом оценен. Без этого он не может быть сравнен с материалом из других мест и за другие годы.

Для редких растений особенно важно установить тип вегетативного размножения. Вегетативное возобновление детально изучить на данном этапе мониторинга достаточно сложно.

Учет сведений о семенной продуктивности и всхожести семян позволяет судить о трудностях в развитии ценопопуляции, перспективах их существования. Некоторые редкие виды цветут обильно, но завязывают семена в различные годы нерегулярно, а иногда и не завязывают совсем. Сокращение числа генеративных особей этих видов в ценопопуляциях может быстро привести к их исчезновению.

После сбора плодов (веточек с плодами) и подсчета числа семяпочек в полевых или камеральных условиях, выявления числа полноценных семян, развитых и неповрежденных, полученные данные позволяют сделать выводы относительно перспективы конкретной ценопопуляции.

Из соотношения этих показателей (они должны быть получены на одних и тех же учетных единицах) определяется процент семинификации (ПС), который показывает, какой процент семяпочек развился в семена. Для определения величины ПСП и ФСП предлагается выделять элементарную единицу семенной продуктивности (Вайнагий, 1974). Изучение процессов, связанных с семенным размножением, и их конечный итог — семенная продуктивность — важны как в теоретическом, так и в практическом отношении. Особое значение эти исследования имеют для ботанического ресурсоведения, так как многие виды полезных растений размножаются исключительно семенами или культивируются ради семян.

При изучении бобовых анализировали плоды, соцветия, растения. Определяли следующие данные: число семяпочек в завязи, число цветков, плодов на одном соцветии, на растении, число соцветий на растении. На основании этих данных рассчитывали следующие показатели семенной продуктивности: плодообразование, потенциальную семенную продуктивность (ПСП), реальную семенную продуктивность

(РСП), процент полноценных семян (ПС). Для исследований было отобрано по 25 растений с каждой ценопопуляции в средневозрастном генеративном состоянии (g2). При исследовании репродуктивных характеристик определяли:

- условно-реальную СП (УРСП) – включает все семена, независимо от их качества – недозрелые, недоразвитые, поврежденные насекомыми и грибами.
- реальную СП (РСП) – число зрелых, полноценных семян, не поврежденных насекомыми и грибами, производимых растением в расчете на одну особь;
- коэффициент созревания семян (Cr) – отношение РСП к УРСП, которое показывает, какая часть из образовавшихся семян созревает;
- урожайность семян (на 1 м²) – определяется семенной продуктивностью одного растения и количеством растений на единице площади (Зубаирова, 2013). Для сравнения степени variability по различным признакам, а также степени изменчивости отдельных объектов использовали коэффициент вариации (CV, %). Уровни варьирования параметров семенной продуктивности приняты по Г. Н. Зайцеву (1984). Если CV > 20%, то высокий уровень вариации, CV = 11–20%, CV < 10% – низкий.

Глава 8. Динамика ценопопуляций

8.1. Исследование динамики изучаемой ценопопуляции

Из всего многообразия динамических изменений популяции сообществ растений в первые годы организации мониторинга редких видов растений целесообразнее всего остановиться на сезонной динамике популяций, то есть на их фенологии. Фенологические наблюдения проводят регулярно за всеми экземплярами растений популяции. Наиболее важными этапами сезонного развития являются: начало весеннего отрастания, смена генераций листьев, период цветения и плодоношения, уход в покой. Покой возникает как ответная реакция на холод, жару или затенение. Его длительность зависит от погодных условий конкретного года. Во время наблюдения отслеживают даты наступления отдельных фенофаз, их связь и зависимость от конкретных метеорологических явлений и величин (даты установления и схода снежного покрова, даты первого и последнего заморозков, перехода среднесуточной температуры через -5, 0, +5, +10 градусов по Цельсию), взаимообусловленность, лабильность (Казанцева, 2016). С помощью общепринятых индексов отмечают состояние вегетативных и генеративных органов (табл. 10, 11).

Длительно вегетирующие растения, не имеющие периода летнего покоя, после обсеменения продолжают вегетировать.

В зависимости от погодных условий конкретного года наблюдений сроки начала цветения могут смещаться у некоторых видов. Холодная погода может значительно задержать как начало цветения, так и само цветение. Во время засухи, наоборот, зацветание и цветение растений происходит гораздо быстрее. В благоприятные годы наблюдается вторичное цветение, когда осенью зацветают новые особи или новые побеги растения, время появления самосева.

По результатам исследования фенологии ценопопуляции конкретного вида заполняют таблицу (табл. 12).

Таблица 10

Состояние вегетативных органов	
Вегетативные органы	Индексы обозначения
Начало весеннего отрастания: обособление листьев из почек для гемикриптофитов или выход ростков на поверхность у геофитов, раскрытие новых листьев у зимнезеленых растений (отмечается факт перезимовки зеленых листьев), всходы у однолетников, у кустарников и полукустарничков раскрываются верхушечные и пазушные почки.	B ¹
Начало интенсивного роста вегетативных органов: развертывание листьев, кущение у злаков	B ²
Окончание роста листьев (достижение листьями присущих им размеров)	B ³
Начало отмирания листьев (появление усохших листьев)	L ¹
Полное отмирание листьев, конец вегетации (у растений с зимующими листьями за конец вегетации принимается дата установления снежного покрова)	L ²
Состояние покоя / полупокоя (у дерновинных злаков состояние полупокоя определяется по подсыханию кончика верхушечного листа и усыханию 1-2 ниже расположенных листьев)	П

Таблица 11

Состояние генеративных органов	
Генеративные органы	Индексы
Отрастание цветочных побегов (выход в трубку у злаков)	ЦП
Появление плотных бутонов / соцветий (колошение у злаков)	B ¹
Формирование рыхлых бутонов	B ²
Начало цветения (цветет 10% растений популяции)	Ц ¹
Массовое цветение (цветет 50% растений популяции)	Ц ²
Вторичное отрастание цветоносных побегов	2ЦП
Появление бутонов / соцветий вторичного цветения	2Б
Начало вторичного цветения	2Ц ¹
Конец вторичного цветения	2Ц ²
Завязывание плодов, подсыхание венчиков цветков свидетельствует о переходе растения к плодоношению	ПЛ ¹
Зеленые плоды	ПЛ
Созревание плодов, обсеменение (осыпание, рассеивание)	ПЛ ²
Вторичное плодоношение	2ПЛ

Таблица 12

Таблица учета многолетних фенологических наблюдений ценопопуляции
№-___ наименование вида растения

Ин-декс	Фенофаза	Года			
		200__г.	200__г.	200__г.	200__г.
В ¹	Начало отрастания побегов				
В ²	Начало интенсивного роста				
В ³	Окончание роста листьев				
Л ¹	Начало отмирания листьев				
Л ²	Полное отмирание листьев				
Б ¹	Появление плотных бутонов / соцветий				
Б ²	Формирование рыхлых бутонов				
Ц ¹	Начало цветения (цветет 10% растений ценопопуляции)				
Ц	Массовое цветение (цветет 50% растений ценопопуляции)				
Ц ²	Конец цветения (цветет 10% растений ценопопуляции)				
ПЛ ¹	Завязывание плодов				
ПЛ ²	Созревание плодов, осеменение				
2ПЛ	Вторичное плодоношение				
Р	Появление надземных побегов вегетативного возобновления				
С	Появление самосева				

1. Автор описания фенофаз за 20__ г. _____
2. Автор описания фенофаз за 20__ г. _____
3. Автор описания фенофаз за 20__ г. _____
4. Автор описания фенофаз за 20__ г. _____
5. Выводы: _____

На основании полученных в полевых условиях и камерально обработанных данных устанавливают период вегетации.

Изучение изменчивости лежит в основе исследования механизмов устойчивости фитоценозов и ценопопуляций.

Динамические процессы охватывают практически все процессы жизнедеятельности ценопопуляции. Динамика ценопопуляций проявляется в виде колебаний численности, возрастного состава, проективного покрытия, биомассы и других параметров. Изменение численности особей называют ростом ценопопуляции (Злобин, 2009).

Способность к изменению позволяет особи приспосабливаться к варьирующим условиям среды, а существование нормы реакции обеспечивает относительную стабильность жизненной формы. Пределы варьирования признаков различны у разных видов и у организмов одного вида, отличающихся генетически. Устойчивость ценопопуляций может поддерживаться, благодаря как динамичным, так и стабильным элементам и признакам.

Динамика ценопопуляций характеризуется направленностью, длительностью, интенсивностью, размахом и может быть вызвана различными причинами.

Однонаправленные изменения популяций называются **сукцессиями**, а обратимые – **флуктуациями**.

Сукцессии и флуктуации могут быть **кратковременными** и **длительными**.

По интенсивности и размаху сукцессии подразделяются на **катастрофические** и **постепенные**, **флуктуации** – на **крупномасштабные** и **мелкомасштабные**.

Мелкомасштабные флуктуации представляют собой изменения, при которых сохраняются тип возрастного спектра, уровень плотности, изменяются жизненный спектр, фитомасса, интенсивность самоподдержания. **Крупномасштабные флуктуации** характеризуются резкими колебаниями плотности, жизненного состояния, урожайности, фитомассы, приводят к изменению возрастного спектра.

Причины сукцессий и флуктуаций могут быть **экзогенными** (экологическими, фитогенными, зоогенными, антропогенными) и **эндогенными**.

Однонаправленное развитие сукцессивных ценопопуляций от инвазионного до регрессивного типа называют «**большим жизненным циклом ценопопуляций**» или «**большой волной развития ценопопуляций**». «**Малая волна**» («**волна возобновления**») представляет разви-

тие одного поколения зачатков, возникших в результате однократной инспермации, от момента внедрения до полной гибели. Большие волны представляет собой сукцессии, малые – флуктуации (Уранов, 1967; Работнов, 1969).

Наблюдаемые в конкретных популяциях динамические изменения представляют собой сложное сочетание сукцессий и флуктуаций разных типов. Их соотношение зависит от стратегии вида, фитоценотического окружения, интенсивности и характера воздействия среды.

Наибольшей стабильностью характеризуются ценопопуляции доминантов (эдикаторов), наименьшей – ассектаторов ценопопуляций могут использоваться классические методы геоботаники, позволяющие оценить временную изменчивость интегральных показателей роли конкретного вида в фитоценозе (покрытие, фитомасса, семенная продуктивность). Эколого-демографическое и популяционно-онтогенетическое направления предполагают использование параметров популяционных (численности, плотности, рождаемости, смертности, возрастной структуры и др.) и организменных показателей. Изучение динамики ценопопуляций и фитоценозов позволяет выявить и определить тип поведения растений. Результаты всех направлений лежат в основе математического моделирования, разрабатывающего модели роста популяций, биологической продуктивности, пространственно-временных изменений в ценопопуляциях (Динамика ценопопуляций растений, 1985; Ценопопуляции растений: Очерки..., 1988).

8.2. Полевой этап и представление результатов изучения ценопопуляций

Динамика популяционных характеристик изучается при проведении многолетних стационарных исследований на постоянных площадках с маркированием или картированием растений.

Повторная ревизия трансект осуществляется ежегодно в одно и то же время сезона. Сроки и периодичность наблюдений зависит от цели исследования, темпов развития изучаемого вида и т. п.

Во время учета в записную книжку записываются возрастное состояние, размеры, число и высота побегов особи, отмечаются погибшие, погибающие, а также вновь появившиеся растения. При изучении двудомных видов учитывается число мужских и женских генеративных растений.

Обычно выявляется группа найденных экземпляров растений, которую только через год (а иногда и позднее) можно отнести к погибшим, так как многие виды способны при неблагоприятных условиях переходить в состояние временного покоя.

Запись удобно вести на карточках в виде таблиц. Для наглядности происходящие изменения можно показать графически: каждая особь в каждый срок наблюдений изображается кружком, диаметр которого пропорционален числу побегов или листьев; возрастное состояние обозначается определенным цветом или другим условным знаком.

При изучении длиннокорневищных растений с высоким облием можно ограничиться подсчетом числа парциальных образований на постоянных площадках с учетом их размера (число и тип побегов, их высота). Максимальный размер площадок – 0,25 м², ее можно разделить на прямоугольные блоки (10 × 50 см) и вести подсчет отдельно по блокам.

Для установления численности проростков при большом их количестве закладывают мелкие площадки: 5 × 5, 10 × 10, 10 × 50 см в нижних квадратах общей трансекты или серии временных площадок в течение всего сезона.

Для выявления сезонной динамики всходов наблюдения проводятся один раз в месяц в течение вегетационного сезона.

Для изучения динамики ценопопуляций малолетников и вегетативно-подвижных многолетников проводят ежемесячные (а вначале и более частые) наблюдения. Ранневесенние наблюдения позволяют зарегистрировать отмирание и партикуляцию особей, происходящую в осенне-зимний период.

Для установления закономерностей динамики ценопопуляций вида проводят также однократные описания (проводимые в дву- трехкратной повторности) в пространственных рядах, которые интерпретируются как временные.

Представления о динамике некоторых учитываемых параметров дают также повторные маршрутные обследования одних и тех же популяций, хотя при этом необходимо увеличивать число учетных площадок (Изучение структуры и..., 1986).

Динамические показатели ценопопуляции. Изменение любого показателя можно оценить с помощью таких расчетных параметров, как скорость, темп изменения и коэффициент вариации. Кроме этого предложен ряд производных специфических популяционных параметров.

Скорость изменения показателя за единицу времени:

$$\frac{(M_2 - M_1)}{(t_2 - t_1)},$$

где M_2, M_1 – средняя величина параметра в определенный момент времени – t_2, t_1 .

Темп изменения показателя за единицу времени:

$$\frac{(t_2 - t_1)}{(M_2 - M_1)},$$

где M_2, M_1 – средняя величина параметра в определенный момент времени – t_2, t_1 .

Коэффициент вариации показателя (CV, %):

$$CV = \frac{\sigma \times 100}{M},$$

где σ – среднее квадратическое отклонение;

M – средняя величина параметра.

В случае определения динамизма численности коэффициент вариации (CV_N) оценивает степень ее явного варьирования, так как при этом невозможно учесть смены растений в результате их появления и отмирания.

Коэффициент варьирования числа генеративных побегов (CV_G) оценивает динамизм генеративной функции.

Коэффициент вариации индекса возрастности (CV_A) оценивает изменчивость возрастного состава популяции и определяется в том случае, если наблюдения охватывают не менее 5-7 моментов времени.

Скорость роста популяции вычисляется по формуле:

$$PRG = \frac{(N_{t+1} - N_t) \times 100}{N_t}, \%$$

N_t – число особей в году. При увеличении размера популяции — значение положительное, при уменьшении — отрицательное.

По характеру динамики численности выделяются следующие категории популяций: *стабильные, растущие, сокращающиеся*. В стабильных популяциях отмирание растений уравновешивается появлением

новых. В растущих – появление новых растений превышает отмирание, что приводит к увеличению размера популяции. В сокращающихся – число отмирающих растений больше числа вновь появившихся.

Лабильность баланса численности:

$$B = 1 - \frac{N_p}{N},$$

где B – лабильность баланса численности;

N_p – число счетных единиц, сохранившихся в течение всего срока наблюдений;

N – общее число счетных единиц, отмеченных для данного вида на всей площади трансекты за все время наблюдения.

Показатель измеряется в долях единицы. Его значение тем выше, чем быстрее идет смена особей (Ценопопуляции растений: Развитие..., 1977).

Стабильность баланса популяции (S_b , %):

$$S_b = \frac{(A - C) \times 100}{A},$$

где A – общее число особей существовавших в течение времени t ;

C – число вновь появившихся особей.

Чем выше значение этого показателя, тем меньше новых растений в ценопопуляции и больше ее стабильность.

Лабильность баланса численности и стабильность популяции оценивают скрытую динамику, обусловленную сменой особей (Жукова, 1987).

Показатель интенсивности онтогенетического развития. Показатель определяется на основе матрицы переходов всех растений на трансекте (при стационарных наблюдениях) в другое возрастное состояние.

I_a – доля (в %) особей, у которых изменяется возрастное состояние, от общего числа особей (Ценопопуляции растений: Развитие..., 1977).

Кривые выживания и истощения. На основе данных о числе особей в каждый момент времени можно построить кривые выживания (для одновозрастной когорты особей) и кривые истощения (для разновозрастной популяции). Кривые истощения отражают ход процессов отмирания, т. к. учитывается судьба лишь тех особей, которые были отмечены в начале наблюдений, а вновь образовавшиеся растения не учитываются (Динамика ценопопуляций растений, 1985).

Скорость отмирания. Оценивается длительностью полужизни популяции (H), которая определяется на основе кривых выживания (изменения численности одного поколения особей во времени) или кривых истощения (изменение численности разновозрастной группы особей). Длительность полужизни можно определить, если кривые имеют экспоненциальный характер, т. е. в лог-шкале представляют прямолинейную зависимость. Если линии отмирания криволинейны, они разбиваются на прямолинейные отрезки и длительность полужизни определяется отдельно для каждого периода жизни

$$H = \frac{t \times h2}{hN_x - hN_{x+t}},$$

где N_x – число особей в возрасте x ,

N_{x+t} – число особей, оставшихся живыми за интервал времени t .

Этот показатель отражает время, за которое численность уменьшается в два раза; чем он ниже, тем быстрее изреживается ценопопуляция.

Интенсивность отмирания определяется как отношение (в %) числа растений, отмерших за тот или иной период времени, к числу растений в начале этого периода. Этот показатель можно определить как для всех учтенных особей, так и для каждой возрастной группы отдельно.

Интенсивность пополнения или возобновления (I_p , %) оценивается как отношение числа появившихся на трансекте ювенильных растений к общему числу учтенных (Изучение структуры и..., 1986).

Скорость развития ценопопуляций:

$$V_{\Delta} = \frac{(\Delta_2 - \Delta_1)}{(t_2 - t_1)},$$

где V_{Δ} – скорость развития ценопопуляции;

Δ_1 – индекс возрастности исходный;

Δ_2 – индекс возрастности конечный;

$t_2 - t_1$ – промежуток времени.

Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_{Δ}):

$$r_{\Delta} = \frac{(\Delta_n - \Delta_1)}{\Delta_1 (t_2 - t_1)},$$

где Δ_n – индекс возрастности конечный;

Δ_1 – индекс возрастности исходный;

$t_2 - t_1$ – промежуток времени;

Специфическая скорость развития ценопопуляции может рассчитываться за весь период наблюдений и для каждого года (Ценопопуляции растений: Очерки..., 1988).

При сравнении разных видов V_{Δ} и r_{Δ} определяются в процентах. Показатель выражается положительной величиной при старении ценопопуляции или отрицательной при ее омоложении. Он отражает масштабы изменчивости возрастной структуры в тот или иной период времени.

По характеру динамики численности выделяются следующие категории популяций: **стабильные, растущие, сокращающиеся**. В стабильных популяциях отмирание растений уравнивается появлением новых. В растущих популяциях появление новых растений превышает отмирание, что приводит к увеличению их размера. В сокращающихся популяциях число отмирающих растений больше числа вновь появившихся.

Представление результатов изучения ценопопуляций. Наглядное представление о состоянии разных ценопопуляций (или одной ценопопуляции в разные годы исследований) по комплексу признаков дают радиальные диаграммы. Для их построения для каждой популяции вычисляется среднее значение организменного признака и популяционно-го параметра. Диапазон варьирования каждого признака разбивается на 5 классов по равномерной шкале, каждому классу присваивается балл от 1 до 5 (наименьший балл – наименьшее значение показателя). Каждая популяция оценивается в баллах, и строятся диаграммы. Диаграммы можно построить по одному признаку для всех популяций или по комплексу признаков отдельно для каждой популяции. Возможно совмещение на одной диаграмме комплекса признаков и всех популяций. Затем эти баллы суммируются, и проводится сравнительная оценка состояния различных популяций по комплексу признаков.

Список литературы

1. Акшенцев Е. В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.). Автореф. дис.... канд. биол. наук, Новосибирск, 2006. – 19 с.
2. Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев. Лесоведение, №4, 1989. – с. 51–57.
3. Анализ текущего состояния растительности, отдельных популяций охраняемых и инвазионных видов растений на заложенных в 2015 г. пунктах наблюдения мониторинга растительного мира национального парка «Смоленское Поозерье». – Т. 1. Основная часть. Отчет о НИР, Ч. 1. Минск, 2015. – С. 30.
4. Аслямова Э. Р., Ильина И. В., Ишмуратова М. М. Репродуктивные характеристики *Stemmacantha serratuloides* (Georgi) M. Dittrich. в условиях Башкирского Зауралья. Доклады Башкирского университета, 2019. – Том 4. №3 – С. 254–259.
5. Баландин С. В. Мониторинг состояния популяций охраняемых видов растений семейства Fabaceae на территории Пермского края. Географическ. вестн., 2009. – № 1(9). – С.45-60.
6. Беланова А. П. Анализ инвазионности древесных растений в условиях лесостепной зоны Новосибирской области. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Барнаул – 2016. – 149 с.
7. Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1974. – 216 с.
8. Биологическая флора Московской области. Вып. 2. М.: Изд-во МГУ, 1975. – 207 с.
9. Биологическая флора Московской области. Вып. 3. М.: Изд-во МГУ, 1976. – 181 с.
10. Биологическая флора Московской области. Вып. 4. М.: Изд-во МГУ, 1978. – 232 с.
11. Биологическая флора Московской области. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1980. – 192 с.
12. Биологическая флора Московской области. Вып. 6. М.: Изд-во МГУ, 1980. – 222 с.
13. Биологическая флора Московской области. Вып. 7. М.: Изд-во МГУ, 1983. – 263 с.
14. Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М.: Изд-во МГУ, 1990. – 272 с.
15. Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. 1. М.: Изд-во МГУ, 1993. – 112 с.
16. Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч.2. М.: Изд-во МГУ, 1993. – 144 с.
17. Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Изд-во МГУ, Изд-во Аргус, 1995. – 208 с.
18. Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Изд-во МГУ, Изд-во Аргус, 1995. – 208 с.
19. Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М.: Изд-во Аргус, 1996. – 182 с.
20. Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М.: Изд-во Полиэкс. 1997. – 237 с.
21. Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Изд-во Гриф и К°, 2000. – 246 с.
22. Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М.: Изд-во Гриф и К°, 2003. – 224 с.
23. Борисова М. А., Маракаев О. А. Редкие виды растений: практика исследований в природе: учебно-методическое пособие / Ярослав. гос. ун-т. Ярославль, 2015. – 64 с.
24. Бузмаков С. А., Овеснов С. А., Шепель А. И., Зайцев А. А. Методические указания «Экологическая оценка состояния особо охраняемых территорий регионального значения». Географ. вестник, 2011. – № 2(17). – С. 49–59.
25. Буланый Ю. И. Флора Саратовской области. Автореф. дисс. д-ра биол. наук, М., 2010. – 40 с.
26. Быструшкин А. Г. К вопросу об оценке жизненности ценопопуляций: сравнение методов на примере *Rubus idaeus* L. Вестн. Челябинск. гос. ун-та, 2007. – № 6 (84), С. 108 -116.
27. Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн., 1974. – Т. 59. – № 6. – С. 826 – 831.
28. Воронов А. Г. Геоботаника: учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов. – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
29. Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. О подходах к изучению ценопопу-

- ляций растений. Бот. журн., 1979. Т. 64 (№9). – С. 1296–1311.
30. Герасимович Л. В. *Tulipa kaufmanniana* Regel. в коллекции Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук. Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал (Online). ISSN 2303-9922. <http://www.vestospu.ru> 03.00.00 Биологические науки. 2019. – № 3 (31). – С. 1 -9.
 31. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. Жизнь популяций в гетерогенной среде. – 1998. – Ч. 1. – С. 146–149.
 32. Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. Метод. разработки для студ. биол. спец. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1997. – 141 с.
 33. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. Метод. разработки для студ. биол. спец. – М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1987. – 80 с.
 34. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Метод. разработки для студ. биол. спец. Ч. 2. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1983. – 96 с.
 35. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Метод. разработки для студ. биол. спец. Ч. 3. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1983. – 80 с.
 36. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Однородные. Злаки. Метод. разработки для студ. биол. спец. Ч. 1. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1980. – 109 с.
 37. Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – 207 с.
 38. Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 9–19.
 39. Елисафенко Т.В. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секций *Mirabiles* рода *Viola* (Violaceae) // Распространенный мир Азиатской России, 2012. – № 2 (10). – С. 66–72.
 40. Животовский Л. А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций растений. Экология. 2001. – № 1. – С. 3–7.
 41. Жиляев Г.Г. Виталитетный состав и его роль в субпопуляционных локусах *Soldanella hungaria* Simonk. (Primulaceae) в Карпатах. Сибирский экологический журнал. т. 6, 2011. – С. 885-893.

42. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. – 224 с.
43. Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.
44. Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений. Вест. ТГУ, сер. Биол. и экол. Вып. 32, № 31, 2013. – С. 160-171.
45. Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. – 32 с.
46. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
47. Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга. Дисс. ... д-ра биол. наук. СПб, 1994, 70 с.
48. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. Отв. ред. И. А. Шилов /АН СССР, Науч. совет по проблемам биогеоценологии и охраны природы, Ин-т эволюц. экологии и морфологии им. А. Н. Северцева. – Доклады на 6 ежегодном чтении памяти академика В.Н. Сукачева. 18 ноября 1987 г. – Наука М, 1988. – С. 24–59.
49. Заугольнова Л.Б., Михайлова Н.Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнoderновинных злаков. Бюл. МОИП. Отд. Биол., Т. 83(6), 1978, – С. 79–89.
50. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точка роста / Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
51. Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. Бот. журн., Т. 74, №6, 1989. – С. 769–780.
52. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
53. Зубаирова Ш. М. Особенности семенной продуктивности *Hedysarum daghestanicum* Boiss.ex Rupr. в природных популяциях // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 6-2. – С. 352-355.
54. Игнатов М.С., Афонина О.М. Систематическое положение и номенклатура листостебельных мхов. Список мхов территории бывшего СССР. – 1992, Arctoa, Т. 1 (1–2), – С. 1–86.

55. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. – 74 с.
56. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всероссийского популяционного семинара (16-21 февраля 2004 г., г. Сыктывкар). – 2004. – Ч. 2. – С. 113–120.
57. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнов Т. В. Стратегии жизни ценопопуляции *Serphalanthera rubra* (L.) RICH. на территории башкирского государственного заповедника. Вестник Нижегородского университета 2005, № 1. – С. 85–98.
58. Ишбирдин А. Р. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Уч. записки НТГСПА. – Ниж. Тагил, 2004. – С. 80–85.
59. Казакова М. В., А. В. Щербаков. Редкие виды сосудистых растений флоры бассейна Оки. Изв. Самарск. науч. центра РАН. 2014. – Т. 16, № 1. – С. 59–65.
60. Казанцева Е. С. Популяционная динамика и семенная продуктивность малолетних альпийских растений северо-западного Кавказа. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Специальность 03.02.01 – Ботаника Москва, 2016. – 18 с.
61. Клименко А. А., Злобин Ю. А. Устойчивость и динамика популяций редких видов растений на охраняемых природных территориях. Успехи современной биологии, 2014. – Т. 134, №2. – С. 181–191.
62. Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых мхов территории бывшего СССР, 1992, Arctoa, Т. 1 (1–2). – С. 87–127.
63. Красная книга Алтайского края : [растения] / Правительство Алт. края, Министерство природных ресурсов и экологии Алтайского края, Алт. гос. ун-т ; [редкол.: М. М. Силантьева и др.]. – Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2016. – 290 с.
64. Красная книга Кемеровской области: Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов, 2-е изд-е, перераб. и дополн. – Кемерово: «Азия принт», 2012. – 208 с.
65. Курдюкова О. Н., Тыщук Е. П. Методика определения семенной продуктивности сорных растений // Растительные ресурсы 2019, том 55, № 1. – с. 130–138.

66. Леонова Т. В., Черемушкина В. А. Состояние ценопопуляций *Coluria geoides* (Rosaceae) в луговых степях и лесных фитоценозах Хакасии. Раст. Мир Азиатской России, 2013. – №1 (11). – С. 3–6.
67. Методические рекомендации по ведению Красной книги субъекта Российской Федерации. – М., 2006. – 43 с.
68. Методические рекомендации по ведению мониторинга степных экосистем пилотной территории «Иргиз-Тургай-Жыланшык». – Астана: АСБК, 2012. – 106 с.
69. Методические указания по ведению Красной книги субъекта Российской Федерации. – М., 2004. – 43 с.
70. Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, А. С. Комаров, Л. Г. Ханина // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113, № 4. – С. 402–414.
71. Мулдашев А. А., Елизарьева О. А., Маслова Н. В., Галева А. Х. Семенная продуктивность *Allium nutans* L. (Alliaceae) при интродукции и реинтродукции в республике Башкортостан. Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал (Online). ISSN 2303-9922. <http://www.vestospu.ru> 03.00.00 Биологические науки, том № 6 (181), 2015. – С. 33–37.
72. 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. – Башкирский филиал института биологии Уфа, 1974. – С. 217–221.
73. Одум Ю. Экология. – Т. 2. – М.: Мир, 1986. – 376 с.
74. Онлайн-определитель растений Плантариум <http://www.plantarium.ru/page/find.html>
75. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – 240 с.
76. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – 268 с.
77. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. IV– Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – 240 с.
78. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. V– Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – 372 с.
79. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. VI– Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – 336 с.

80. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. VII– Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – 364 с.
81. Определитель растений Алтайского края / [И.М. Красноборов и др.] Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Центр. сиб. ботан. сад [и др.]. – Новосибирск : Изд-во СО РАН : Гео, 2003. – 631 с.
82. Определитель растений Кемеровской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. – 477 с.
83. Определитель растений Новосибирской области под ред. Д.Н. Шауло, Е.И. Вибе, О.С. Жирова, Е.А. Королюк, А.А. Красников, О.Н. Снытко, Н.Н. Тупицына. – Новосибирск: Наука. Сибирское предприятие РАН, 2000. – 492 с.
84. Определитель растений Республики Алтай. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 757 с.
85. Очирова А. С., Головкова А. М., Овадыкова Ж. В., Лиджиева Н. Ц. Семенная продуктивность растений в ценопопуляциях *Tulipa biflora* в условиях республики Калмыкия // В мире научных открытий, Том 9, №4-2, 2017. – 137-149
86. Полевая геоботаника. Л.: АН СССР, 1964. – Т. 3. – С. 39–131.
87. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина и др. // Сохранение и восстановление биоразнообразия (серия учебных пособий). – НУМЦ Москва, 2002. – С. 145–194.
88. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Денисова И.В., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. – М., 1986. – 34 с.
89. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г., Онипченко В.Г., Торопова Н.А., Чистякова А.А. Биол. науки, №12, 1989. С. 65–75.
90. Прозоровский Н.А. Инструкция по флористическим исследованиям в заповедниках / Научно-методические записки Главного управления по заповедникам. – М.: Главное упр. по заповедникам, 1947. – Вып. IX. – С. 92–103.
91. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1950. Вып. 6. С. 7–204.
92. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоценозов / Бюл. МОИП. Отд. Биол., Т. 80, вып. 2. 1975.– С. 5–17.

93. Редкие виды растений, грибов и животных Архангельской области: методические рекомендации. Амосова И. Б., Бузова Н. В., Езов О. Н., Кочерина Е. В. и др. Под ред. Н.В. Бузовой. Архангельск, 2012. – С. 70–72.
94. Редкие растения: материалы по ведению Красной книги Ивановской области / Е.А. Борисова, А. Голубева, А.И. Сорокин, М.П. Шилов; под ред. Е.А. Борисовой. – Иваново: ПресСто, 2011. – 108 с.
95. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
96. Слугинова И.С. Семенная продуктивность некоторых редких видов растений меловых обнажений р. Полной. Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки, 2008. – № 4 С. 76-79.
97. Уранов А.А. Возрастной состав фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки, 1975б. – № 2. С. 7–33.
98. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) / Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.
99. Уранов А.А. Фитогенное поле / Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. – С. 251–254.
100. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП. Отд. Биол., Т. LXXIV, Вып. I, Изд-во МГУ, 1969. – С. 119–134.
101. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Surgipedium calceolus* L. Уч. зап. Казанского ун-та. Т. 152, кн. 3, 2010. – С. 159–173.
102. Фардеева М.Б., Рогова Т.В. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений. Растительные ресурсы. Т. 48, Вып. 4, 2012. – С. 597–613.
103. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Серия: Естеств. науки, 2008. – Т. 150. № 4. – С. 226–240.
104. Флора Сибири. Новосибирск: Наука. СО. Т. 1-14. 1988-2003. – 3500 с.
105. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М.: Наука, 1976. – 216 с.

106. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. – М.: Наука, 1988. – 236 с.
107. Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. – М.: Наука, 1977. – 183 с.
108. Черемушкина, В. А. О характерном и видовом онтогенетических спектрах ценопопуляций растений разных жизненных форм / В. А. Черемушкина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. III Всероссийской научной конф. – Йошкар-Ола, Пушино: Мар. гос. ун-т, 2008. – С. 39–40.
109. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных стран. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.
110. Шивцова И. В., Жукова Л. А. Новый подход к изучению пространственной структуры вегетативно-подвижных видов на примере земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2009. – № 323. – С. 370–373.

Приложение 1

Рекомендации для корреспондентской сети по сбору информации об охраняемых видах растений, грибов, лишайников, мхов и местах их обитания

Последовательность действий при обнаружении места произрастания редкого вида:

1. Зафиксировать координаты этого места в навигаторе (при возможности);
2. Указать ближайший топографический объект (населенный пункт, водоем, дорога), например: 5 км к северу от с. N;
3. Кратко описать местообитание, например: пихтово-осиновый лес, луг, болото, степь. Для мхов и лишайников указать субстрат (почва, дерево, порода дерева, валежник и т. д.);
4. Указать фамилию, имя, отчество корреспондента, контактную информацию: адрес (почтовый, электронный), номер телефона.
5. Сделать несколько фотографий местообитания, общего внешнего вида и частей растения (листья, соцветия, цветки, плоды), гриба (плодовое тело, нижняя поверхность шляпки), лишайника (таллом), мха (дерновину, листья, коробочки);
6. Переслать информацию о находке охраняемого вида по нижеуказанному адресу: kafedrabotaniki_asu@mail.ru

Приложение 2

Бланк для описания лесной растительности

ОПИСАНИЕ УЧАСТКА РАСТИТЕЛЬНОЙ АССОЦИАЦИИ

1. Дата _____ Описание № _____
2. Название ассоциации _____
3. Географическое положение _____
Географические координаты _____
4. Общий характер рельефа _____

5. Положение участка ассоциации в рельефе (экспозиция склона) _____

6. Микрорельеф _____

7. Почва, субстрат _____
8. Прочие особенности (примыкающие типы растительности, воздействие человека) _____

Характеристика древесного яруса – А

9. Размер пробной площади _____
10. Степень сомкнутости крон _____
11. Формула древостоя _____
12. Ярусность древостоя:
А₁ _____
А₂ _____
А₃ _____

13. Характеристика пород, составляющих древесный ярус:

№№ п/п	Название породы	Число стволов	Возраст	Высота, м		Диаметр, см	
				средняя	максимальная	средний	максимальный

14. Учет возобновления (характеристика подроста):

№№ п/п	Название породы	Число экз.	Высота средн., см	Возраст	Всходы

Характеристика кустарникового яруса – В

15. Размер пробной площади _____
16. Сомкнутость полога _____
17. Строение яруса
В₁ _____
В₂ _____

18. Характеристика пород, составляющих кустарниковый ярус:

№№ п/п	Название кустарника	Численность	Высота, м		Фенофаза	Жизненность
			средн.	макс.		

Характеристика травяно-кустарничкового яруса – С

19. Размер пробной площади _____
20. Общее проективное покрытие _____
21. Аспект (внешность, физиономичность ассоциации) _____
22. Ярусность:

С₁ _____ С₄ _____
С₂ _____ С₅ _____
С₃ _____ С₆ _____

Характеристика растений, составляющих травяно-кустарничковый ярус

№№ п/п	Название растения	Высота, см	Численность	Покрывтие	Фенофаза

Характеристика мохового покрова

23. Мощность (толщина мохового покрова, см) _____

24. Общее покрытие _____

25. Характеристика видового состава мхов: _____

№№ п/п	Название мха	Покрытие	Размещение	Примечание

26. Характеристика мертвого покрова _____

Приложение

Бланк для описания луговой растительности

ОПИСАНИЕ УЧАСТКА РАСТИТЕЛЬНОЙ
АССОЦИАЦИИ

1. Дата _____ Описание № _____

2. Название ассоциации _____

3. Географическое положение _____

4. Общий характер рельефа _____

5. Микрорельеф (характер повышений и понижений, их размеры) _____

6. Почва _____

7. Прочие особенности _____

Характеристика травяного покрова – С

8. Размер пробной площади _____

9. Общее проективное покрытие _____

10. Аспектирующие виды _____

23. Ярусность травяного покрова:

С₁ _____С₂ _____С₃ _____

№№ п/п	Название растения	Высота, см	Численность	Покрытие	Фенофаза

Приложение

Бланк для описания растительности болот

ОПИСАНИЕ УЧАСТКА РАСТИТЕЛЬНОЙ АССОЦИАЦИИ

1. Дата _____ Описание № _____

2. Название ассоциации _____

3. Географическое положение _____

4. Общий характер рельефа _____

5. Микрорельеф _____

6. Почва _____

7. Условия увлажнения (мочажины, уровень грунтовых вод) _____

8. Прочие особенности _____

Характеристика древесного яруса – А

9. Размер пробной площади _____

10. Степень сомкнутости крон _____

11. Формула древостоя _____

12. Бонитет _____.

13. Ярусность древостоя:

A₁ _____

A₂ _____

A₃ _____

Характеристика древесного яруса:

№№ п/п	Название породы	Число стволов	Возраст	Высота, м		Диаметр, см	
				средняя	максимальная	средний	максимальный

14. Подрост (порода, обилие, высота, возраст) _____

Характеристика кустарникового и кустарничкового ярусов – В

15. Строение яруса

B₁ _____

B₂ _____

B₃ _____

№№ п/п	Название породы	Численность.	Высота, м		Фенофаза
			средн.	макс.	

Характеристика травяного яруса – С

16. Размер пробной площади _____

17. Общее проективное покрытие _____

18. Аспектирующие виды _____

19. Ярусность травяного покрова:

C₁ _____

C₂ _____

C₃ _____

№№ п/п	Название растения	Высота, см	Численность	Покровие	Фенофаза

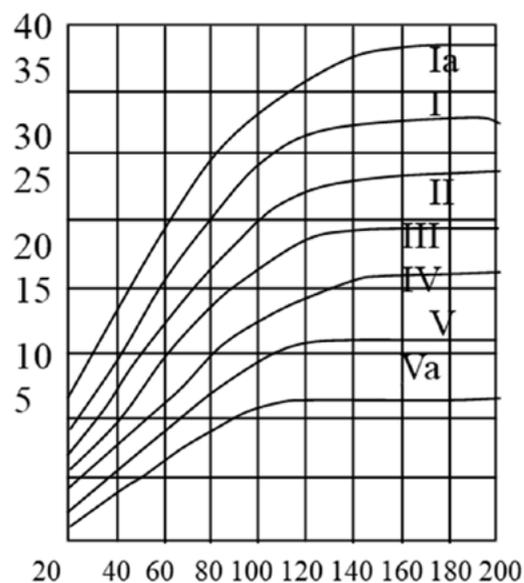
Характеристика мохового покрова

20. Мощность (толщина мохового покрова, см) _____

21. Общее покрытие _____

№№ п/п	Название мха	Покрытие	Размещение

Определение бонитета



Цифры горизонтального ряда показывают возраст в годах, а цифры вертикального ряда – высоту господствующего полога в метрах.

Обозначение фенофазы

-- – растение только вегетирует;

^ – растение выкинуло стебель или стрелку и заметны бутоны;

∩ – растение находится в стадии зацветания;

O – растение находится в полном цвету;

C – растение находится в стадии отцветания;

+ – растение уже отцвело, но семена еще не созрели и не высыпаются;

– семена (плоды) созрели и высыпаются;

~ – вегетация после цветения и высыпания семян.

Обилие – количественная характеристика растений данного вида на площадке; выражается соответствующими значками по шкале Друэ:

soc. (*sociales*) – растения данного вида образуют фон, смыкаясь своими надземными частями;

cop. (*copiosae*) – растения данного вида встречаются в больших количествах, но фона не дают;

*cop*³ – очень обильно;

*cop*² – обильно;

*cop*¹ – довольно обильно;

sp. (*sparsae*) – данный вид встречается в небольших количествах, вкраплен в основной фон;

sol. (*solitariae*) – единичные экземпляры данного вида;

rr – чрезвычайно редко;

un. (*unicum*) – единственный экземпляр на пробной площадке.

Количество растений	Площадь покрытия, %
<i>soc.</i>	более 90
<i>cop</i> ³	Более 15
<i>cop</i> ²	10—15
<i>cop</i> ¹	8—10
<i>sp.</i>	5-8
<i>sol.</i> или <i>un.</i>	менее 5

Учебное издание

Любовь Никифоровна **Ковригина**
Наталья Геннадиевна **Романова**
Татьяна Александровна **Терёхина**
Наталья Владимировна **Овчарова**

МОНИТОРИНГ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Публикуется в авторской редакции
Подготовка оригинал-макета и дизайн обложки *Ю. В. Луценко*

В оформлении обложки использованы фотографии *Н.В. Овчаровой*

Издательство Алтайского государственного университета
Издательская лицензия ЛР 020261 от 14.01.1997.

Подписано в печать 01.03.2022.
Дата выхода издания в свет 09.03.2022.
Формат 60×84 $\frac{1}{16}$, Усл.-печ. л. 5,8.
Тираж 100. Заказ 71.

Типография Алтайского государственного университета:
656049, Барнаул, ул. Димитрова, 66