

О типизации ценопопуляций растений по онтогенетическим спектрам

Л. А. ЖИВОТОВСКИЙ

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
119991, Москва, ул. Губкина, 3
E-mail: levazh@gmail.com

Статья поступила 28.11.2022

После доработки 09.01.2023

Принята к печати 11.01.2023

АННОТАЦИЯ

Знание возрастной структуры ценопопуляций растений важно для оценки текущего состояния и прогноза популяционной динамики и связанных с ними компонентов фитоценозов, так как нагрузка на среду различная для разных возрастных групп. Согласно схеме возрастной периодизации онтогенеза растений, предложенной Т. А. Работновым и А. А. Урановым, выделяют более десятка основных онтогенетических состояний. Соответственно этому каждая популяционная выборка представляет собой упорядоченный ряд частот встречаемости этих состояний – так называемый онтогенетический спектр. Однако имеются неоднозначные трактовки роли некоторых онтогенетических состояний в классификации ценопопуляций, а также статистические проблемы оценки профилей онтогенетических спектров. Предложена унификация подходов к типизации возрастной структуры и индексов ценопопуляций растений, основанная на редукции онтогенетического спектра к стандартной шкале периодов развития – прегенеративного, генеративного и постгенеративного. С этих позиций рассмотрены классические типы ценопопуляций (инвазионные, регрессивные, инвазионно-регрессивные и нормальные), различные варианты нормальных ценопопуляций, индексы возрастной структуры, учтена возможная неравномерность шкалы периодов.

Ключевые слова: растения, возрастное состояние, периоды развития, онтогенетический спектр, типы ценопопуляций.

ВВЕДЕНИЕ

Онтогенетический подход к оценке состояния популяций растений получил широкое распространение в ботанико-экологических исследованиях. Он был заложен Т. А. Работновым [1950], который предложил описывать биологический (не календарный) возраст растений дискретной шкалой онтогенетических состояний особей. Детализация и описание онтогенетических состояний по качественным биологическим и морфологическим признакам были продолжены А. А. Урановым [1975] и их учениками и последователями.

© Животовский Л. А., 2023

Онтогенетические состояния – это последовательные этапы онтогенеза особи данного вида, начиная с зиготы (иногда – с гаметы), споры, или вегетативного зачатка, до половозрелого генеративного организма и кончая его старением и смертью. Они определяются набором диагностических признаков растения: способом питания, способностью к семенному и вегетативному размножению, наличием возрастных структур, соотношением новообразованных и отмерших органов, деления особи на дочерние растения и пр.

Различают 11 основных онтогенетических состояний многолетних семенных растений

[Работнов, 1950; Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976]: *se* – семя, *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – средневозрастное генеративное, *g₃* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное, *sc* – отмирающее. Ценность такой схемы периодизации онтогенеза заключается в том, что она понятийно едина для различных таксонов и жизненных форм растений. Распределение особей ценопопуляции по онтогенетическим состояниям называется *онтогенетическим спектром*. Онтогенетический спектр дает важное демографическое описание каждой ценопопуляции, так как он “представляет собой характеристику, которая, с одной стороны, отражает биологические свойства вида, а с другой, динамическое состояние самой [ценопопуляции]” [Заугольнова, 1994а, с. 24]. Можно предложить ряд характеристик онтогенетического спектра, которые количественно характеризуют ценопопуляции растений и которые можно использовать в сравнительных оценках с величинами таких же показателей других популяций этого или иных видов.

Следуя Т. А. Работнову [1950], жизненный цикл растений, обычно регистрируемый в биоценологических исследованиях, подразделяют на четыре периода, характеризующие критические этапы развития особи. В терминах онтогенетического спектра, по А. А. Уранову [1975], их определяют следующим образом: латентный (*se*), прегенеративный, или виргинильный (*p*, *j*, *im*, *v*), генеративный (*g₁*, *g₂*, *g₃*), постгенеративный, или сенильный (*ss*, *s*, *sc*). Соответственно наличию или отсутствию растений в этих периодах были предложены четыре основных типа фитоценопопуляций: инвазионные, регрессивные, инвазионно-регрессивные и нормальные [Работнов, 1950, 1992; Рысин, Казанцева, 1975].

Вследствие естественной морфофизиолого-экологической вариабельности онтогенеза у особей даже одной ценопопуляции дискретизация непрерывного процесса развития через “прокрустово ложе” формализованного онтогенетического спектра отчасти условна и может неполно описывать реальную ситуацию в конкретном фитоценологическом исследовании. В таких случаях возникает естественное стремление дополнительно подразделить

онтогенетические состояния для более детального описания конкретной ситуации. В первую очередь это относится к состояниям, пограничным между указанными периодами: разделяют виргинильных особей на “более молодых” и “более взрослых”, так как последние, хоть и не зацветают, но могут уже размножаться вегетативно; выделяют скрытогенеративные состояния; выделяют среди старых генеративных особей тех, которые дают нежизнеспособное потомство, и тому подобное, что важно в теоретических и, возможно, в единичных натурных работах, но трудно и порой невозможно сделать в массовых популяционно-онтогенетических исследованиях.

В то же время необходимо иметь общую схему анализа спектров возрастных состояний в ценопопуляциях растений, что важно для стандартизации первичных данных, сравнения разных исследований в разных регионах в разные годы, изучения сукцессионных процессов и иных микроэволюционных преобразований в структуре фитоценозов.

В данной статье предлагается унификация подходов к определению типа ценопопуляций растений и оценке популяционно-онтогенетических индексов путем редукции онтогенетического спектра на шкалу периодов развития – прегенеративного, генеративного и постгенеративного. Обратимся вначале к основным типам фитоценопопуляций.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Инвазионные ценопопуляции “характеризуют первую стадию формирования популяций (в состав их входят жизнеспособные семена и виргинильные особи)” [Работнов, 1992, с. 184]. Аналогично определили Л. П. Рысин и Т. Н. Казанцева [1975, с. 201]: ценопопуляция относится к инвазионному типу, если она “находится в процессе вселения и пока еще не завершает в данном ценозе полного цикла своего развития”, состоит из жизнеспособных семян и растений прегенеративного состояния вплоть до “молодых вегетативных растений”. В последнее определение входят неопределяемые понятия типа “пока еще не завершает”. О. В. Смирнова и Н. А. Торопова [2004, с. 160], говоря об инвазионном состоянии популяций, добавляют, что в ее онтогенетическом

спектре представлены “иногда и молодые генеративные растения”, не оговаривая, в каких случаях “иногда”. Поэтому, беря за основу процитированные определения и обращаясь к онтогенетическим состояниям как к шкале возрастных изменений в ценопопуляциях растений, мы определяем *инвазионную ценопопуляцию данного вида в данном фитоценозе как состоящую только из жизнеспособных семян и/или растений одного или нескольких прегенеративных состояний*.

Регрессивные ценопопуляции характеризуются таким состоянием растений в данном фитоценозе, “в которых прекратилось возникновение новых особей из семян (спор) или из специализированных органов вегетативного размножения” [Работнов, 1992, с. 185]. А. А. Уранов и О. В. Смирнова [1969, с. 124] определяют их как “потерявшие способность к самовозобновлению как семенным, так и вегетативным путем”. По Л. П. Рысину и Т. Н. Казанцевой [1975, с. 202], регрессивные ценопопуляции – это те, “у которых подавлено или отсутствует и генеративное, и вегетативное размножение”. Л. А. Жукова [1995, с. 180] исключает это определение “для видов, способных к старческой партикуляции в ss состоянии”, и допускает наличие только особей в сенильном и отмирающем состояниях. В то же время О. В. Смирнова и Н. А. Торопова [2004, с. 161] прямо указывают: “популяция состоит лишь из постгенеративных растений”. Поэтому, взяв за основу указанные представления, мы предлагаем следующее определение в терминах онтогенетических состояний: *регрессивная ценопопуляция данного вида в данном фитоценозе характеризуется онтогенетическим спектром, состоящим только из растений одного или нескольких постгенеративных состояний*.

Инвазионно-регрессивные ценопопуляции “составляют растения, появляющиеся в ценозе за счет регулярно или периодически заносимых извне семян, но уже в первые годы обнаруживающие признаки более или менее значительного угнетения. В таком состоянии они могут оставаться в течение длительного времени, а затем погибают, не оставляя потомства” [Рысин, Казанцева, 1975, с. 202]. Л. А. Жукова и соавт. [1976, с. 10] считают инвазионно-регрессивный тип ценопопуляций “частным случаем инвазионного, поскольку

ку в нем угнетенные особи, возникшие из занесенных извне зачатков, погибают раньше чем достигнут половой зрелости”. Однако неясным остается в таком случае, к какому онтогенетическому состоянию прегенеративного периода отнести угнетенных особей. Поэтому, в целом ориентируясь на данные описания, определим *инвазионно-регрессивную ценопопуляцию данного вида в данном фитоценозе как популяционную группировку, в которой обязательно присутствуют растения хотя бы одного прегенеративного (не исключая латентного) и хотя бы одного постгенеративного состояний, но отсутствуют растения всех генеративных состояний*.

Нормальные ценопопуляции – это “наиболее широко распространенный тип популяций, свойственный видам, обосновавшимся в фитоценозе и успешно размножающимся генеративным или вегетативным путем” [Работнов, 1992, с. 184–185]. Соответственно, в терминах возрастной периодизации *нормальная популяция данного вида в данном фитоценозе характеризуется онтогенетическим спектром, в котором обязательно представлены растения в генеративном состоянии*.

Редукция онтогенетического спектра на трехпериодную шкалу развития. На рис. 1 даны условные онтогенетические спектры указанных типов ценопопуляций, а на рис. 2 – гистограммы этих спектров, редуцированных на трехпериодную шкалу развития путем объединения в одну группу растений из одного периода онтогенетических состояний¹. На этой шкале инвазионная и регрессивная ценопопуляции выражаются единственным столбцом – соответственно, с левого и правого краев диаграммы, инвазионно-регрессивная – двумя столбцами на краях диаграммы, а нормальная популяция определяется наличием столбца в средней части диаграммы (генеративные растения) с возможным присутствием особей других периодов развития (см. рис. 2). Редукция онтогенетического спектра на шкалу развития упрощает графическое представление типов ценопопуляций и, как будет показана

¹ Фактически, трехпериодная шкала развития – это схема периодизации онтогенеза по Т. А. Работнову [1950], с тем методологическим отличием, что выделение прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов проводится путем объединения соответствующих онтогенетических состояний, определяемых методикой А. А. Уранова [1975].

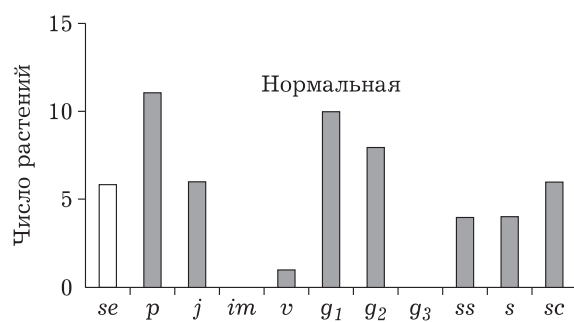
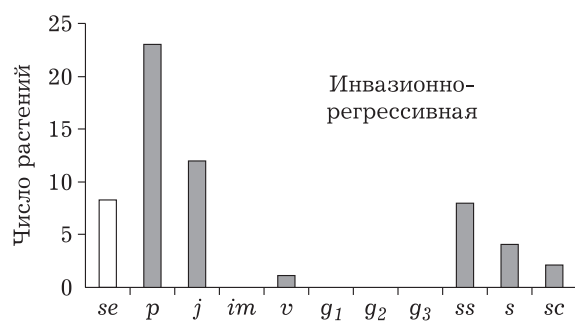
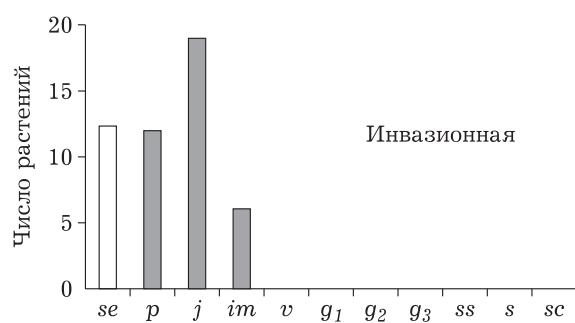


Рис. 1. Примеры онтогенетических спектров основных типов ценопопуляций (белым столбиком отмечено присутствие жизнеспособных семян без количественной оценки)

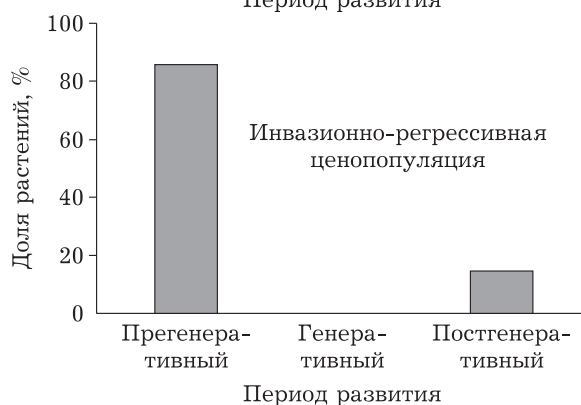
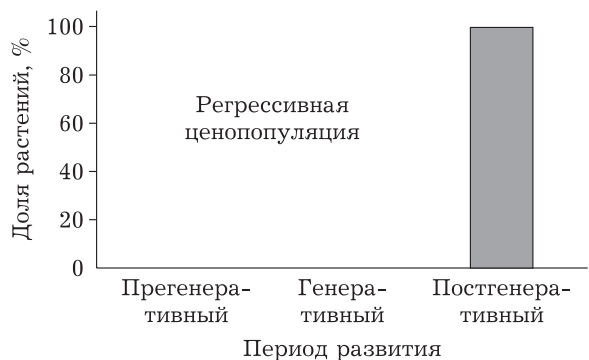
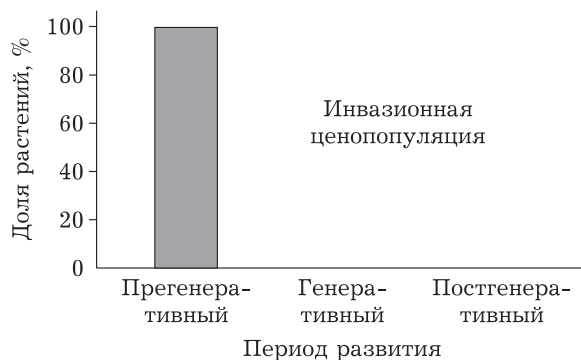


Рис. 2. Гистограммы онтогенетических спектров рис. 1, редуцированных на трехпериодную шкалу развития

но ниже, позволяет четче представить разные варианты нормальных ценопопуляций.

Детализация основных типов ценопопуляций. Указанные типы ценопопуляций подразделяют на подтипы соответственно присутствию растений определенных онтогенетических состояний [Рысин, Казанцева, 1975; Жукова и др., 1976; Жукова, 1995]. Перечислим их с небольшими модификациями. Среди инвазионных популяций выделяют подтипы I_1 (состоят только из жизнеспособных семян и покоящихся вегетативных диаспор), I_2 (включают проростки), I_3 (содержат ювенильные и/или более взрослые состояния прегенеративного периода). Регрессивные популяции содержат подтипы R_4 (наличествуют только отмирающие растения), R_3 (имеются также сенильные особи), R_2 (включает субсенильные и, возможно, более старые растения).

Ценопопуляции нормального типа также подразделяют на ряд известных подтипов, которые мы рассмотрим в деталях ниже. Здесь же добавим, что неоднозначности в выделении типов и подтипов возникают для популяций, в которых отсутствуют молодые и зрелые генеративные особи. Например, к регрессивным нередко относят ценопопуляции, в которых помимо особей постгенеративного периода присутствуют также старые генеративные растения g_3 , добавляя как условие, что даже если “есть плодоносящие особи, но появляющиеся проростки в скором времени погибают” [Рысин, Казанцева, 1975, с. 202], “есть цветущие, но не плодоносящие, особи” [Жукова и др., 1976]. Однако проверить условие, что в конкретной ценопопуляции все особи g_3 не оставляют потомства, можно только проводя длительные объемные эксперименты, и не факт, что получим отрицательный результат. Более того, в нашей ориентации на онтогенетический спектр как основной инструмент выделения типов ценопопуляций следует принимать во внимание, что А. А. Уранов [1975, с. 11] определил g_3 как этап онтогенеза, в котором хотя и усиливается дезинтеграция целостного состояния особи, но “при сохранении генеративной функции”. Поэтому подтип нормальной ценопопуляции, в онтогенетическом спектре которой присутствуют только g_3 и более старые растения, мы назовем *нормально-регрессивным* (его прежнее обозначение – R_1). Нормальную ценопопуляцию,

в которой есть жизнеспособные семена и/или особи одного или нескольких прегенеративных состояний, а из генеративных растений есть только g_3 , отнесем к *квазинормальному* подтипу.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ НОРМАЛЬНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Ценопопуляции нормального типа – это основные элементы фитоценозов, их устойчивость обеспечивает функционирование природных систем. Нормальные популяции, имея в своем составе генеративные растения, способны к самоподдержанию, размножаясь семенным и/или вегетативным путем, и занос зачатков извне не играет решающей роли в поддержании их жизни в фитоценозах [Заугольнова и др., 1988; Работнов, 1992]. В то же время каждая популяция в биоценозе имеет ограниченную, большую или меньшую, продолжительность жизни, и в конце концов переходит в разряд сукцессивных – с односторонними необратимыми изменениями возрастного состава, численности, приспособленности и др. Поэтому должен осуществляться постоянный мониторинг биоценозов, чтобы прогнозировать динамику составляющих их популяций. А для этого следует ориентироваться на диагностические признаки состояния популяций, среди которых возрастная структура – не на последнем месте.

Как обсуждалось выше, непрерывность процесса развития организма и его естественная вариабельность не позволяют однозначно описывать реальную ситуацию в ценопопуляциях в терминах онтогенетического спектра. Поэтому имеющиеся популяционные статистики и индексы, оцениваемые по встречаемости онтогенетических состояний, порой по-разному интерпретируются разными исследователями в зависимости от исследуемого вида, его жизненной формы, поставленной задачи и пр. В частности, это относится и к такой, казалось бы, простой геометрической задаче, как оценка формы онтогенетического спектра: является ли он лево- или правосторонним, или иным, ибо наличие или отсутствие растений разных возрастных состояний отражает репродуктивный потенциал ценопопуляции, ее прошлое и будущее. Поэтому обратимся в первую очередь к классификации

нормальных ценопопуляций по профилю их онтогенетического спектра.

Имеются четыре основных формы (типа) онтогенетических спектров нормальных ценопопуляций²: левосторонний, правосторонний, бимодальный, центрированный.

Левосторонний спектр – это когда “преобладают особи прегенеративной фракции или одной из групп этой фракции” [Заугольнова, 1994а, с. 25, 1994б, с. 76]. Однако ранее левосторонние спектры определялись иначе: “абсолютный максимум в них приходится на молодые особи: от ювенильных до молодых генеративных” [Заугольнова, Смирнова, 1988, с. 68]³. Первая формулировка ограничивается виргинильными особями, а вторая дополнялась молодой генеративной фракцией, g_1 .

Бимодальный спектр. Л. Б. Заугольнова и О. В. Смирнова [1988, с. 71] указывают на то, что “[Этот] тип спектра содержит две модальные группы...: одна из них относится к молодой, другая – к старой части ценопопуляции”, т. е. левый пик приходится на любое онтогенетическое состояние от j до g_1 , а правый пик – от g_3 и старше. Л. Б. Заугольнова [1994а, с. 25] утверждает: “Для этого типа свойственно два подъема: на молодых и старых (реже – зрелых) растениях”, т. е. в область правого пика включается и g_2 . Она же [1994б, с. 76] пишет: “В этом типе спектра наблюдается два максимума: один в молодой части, другой – на зрелых или старых генеративных растениях”, т. е. область правого пика ограничивается состояниями g_2 и g_3 .

Правосторонний спектр. “[Этот] тип спектра характеризуется тем, что абсолютный максимум в спектре приходится на старые генеративные или сенильные особи” [Заугольнова, Смирнова, 1988, с. 67]. По Л. Б. Заугольновой [1994а, с. 27], “Для него характерно преобладание старых растений и отсутствие подъема в молодой части” (не упоминается термин “пик”, так что это можно трактовать как суммарную численность старых растений). В публикации [Заугольнова, 1994б] вообще не упоминается правосторонний спектр.

² Наиболее используемые пределы онтогенетических состояний для спектров нормальных популяций – от ювенильного до сенильного [Заугольнова, 1994а, с. 20, 1995].

³ Отметим, что Л. Б. Заугольнова и О. В. Смирнова [1988] говорят о базовых спектрах, а Л. Б. Заугольнова [1994а, б] – о характерных спектрах, однако вопросы к различию остаются.

“Вариабельность” в отношении роли некоторых онтогенетических состояний в классификации ценопопуляций вызвана, вероятно, многозначностью в оценке места той или иной возрастной фракции в жизни ценопопуляции в зависимости от вида, фитоценоза и целей исследования. Более того, с позиций биометрических критериев определение положения пиков функции (в данном случае – онтогенетического спектра) – процедура не всегда надежная. Далее, отсутствие растений одного или нескольких возрастных состояний (неполночленный спектр) считается одной из характеристик нормальной ценопопуляции, однако никаких ее количественных оценок не имеется – вероятно, ввиду небольшой значимости для описания возрастной структуры. Кроме того, возможное присутствие нескольких локальных максимумов в онтогенетическом спектре, состоящем из десятка состояний, предельно усложняет его интерпретацию.

Чтобы обойти указанные затруднения в классификации нормальных ценопопуляций и различении относительно отдельных онтогенетических состояний, мы предлагаем, как и выше, редуцировать весь размах онтогенетического спектра на трехпериодную шкалу развития соответственно периодам жизненного цикла растения⁴: прегенеративному (j , im , v), генеративному (g_1 , g_2 , g_3) и постгенеративному (ss , s , sc). Численность особей в каждом из периодов обозначим N_V , N_G , N_S соответственно как сумму численностей во всех онтогенетических состояниях этого периода:

$$\begin{aligned} N_V &= n_j + n_{im} + n_v, \\ N_G &= n_{g_1} + n_{g_2} + n_{g_3}, \\ N_S &= n_{ss} + n_s + n_{sc}. \end{aligned} \quad (1)$$

Преимущество такой редукции в том, что она позволяет логически однозначно выделить указанные типы нормальных ценопопуляций и быть устойчивой в отношении колебаний представимости отдельных онтогенетических состояний в ограниченных по объему выборках растений.

Действительно, для трехпериодной шкалы развития имеются только четыре мыслимых соотношения численностей смежных перио-

⁴ При классификации онтогенетического спектра обычно не рассматривают проростки (p), так как их численность определяется всеми видами данного фитоценоза и испытывает значительные межгодовые и межпопуляционные колебания [Работнов, 1950, с. 44].

дов. Они соответствуют указанным выше типам спектров нормальных популяций, и выделяются согласно следующим критериям:

- левосторонний ($N_V > N_G, N_G > N_S$),
 правосторонний ($N_V < N_G, N_G < N_S$),
 центрированный ($N_V < N_G, N_G > N_S$),
 бимодальный ($N_V > N_G, N_G < N_S$). (2)

Вместо абсолютных численностей N_V, N_G, N_S можно равнозначно рассмотреть их относительные значения – в долях или процентах от суммарного объема выборки $N = N_V + N_G + N_S$, и применить к ним указанные критерии. Классификация спектров ценопопуляций от этого не меняется. На рис. 3 показаны примеры профилей всех четырех типов онтогенетических спектров.

Формально можно далее подразделить центрированный и бимодальный типы на подтипы “левосмещенный” и “правосмещенный” соответственно тому, какая из крайних фракций многочисленней – прегенеративная или постгенеративная. На рис. 3 (нижний ряд) представлены для примера бимодальный левосмещенный и центрированный правосмещенный спектры. Указанными четырьмя основными типами и дополнительным подразделением

ем центрированного и бимодального типов на подтипы полностью классифицируются онтогенетические спектры нормальных ценопопуляций на трехпериодной шкале развития.

Неравномерная шкала развития. Мы рассмотрели равномерное подразделение учитываемых онтогенетических состояний на периоды – ровно по три в каждом: (j, im, v), (g_1, g_2, g_3) и (ss, s, sc). Как отмечалось выше, проростки (p) обычно не рассматривают, так как их численность претерпевает значительные межгодовые и межпопуляционные колебания. Однако сильную межвидовую негативную зависимость в многовидовых фитоценозах испытывают также и ювенильные растения [Работнов, 1950, с. 44], а возможно, и более старшие особи: “Что касается ювенильных и имматурных особей, то из-за большой динамичности этих возрастных групп им нельзя придавать типологического значения” [Заугольнова, 1976, с. 82]. Вместе с тем следует иметь в виду, что учет ювенильных, впрочем как и отмирающих особей, может оказаться существенным при изучении временной динамики состава ценопопуляций [Шорина, 1985].

Поэтому возможны ситуации в зависимости от целей исследования, когда при анализе

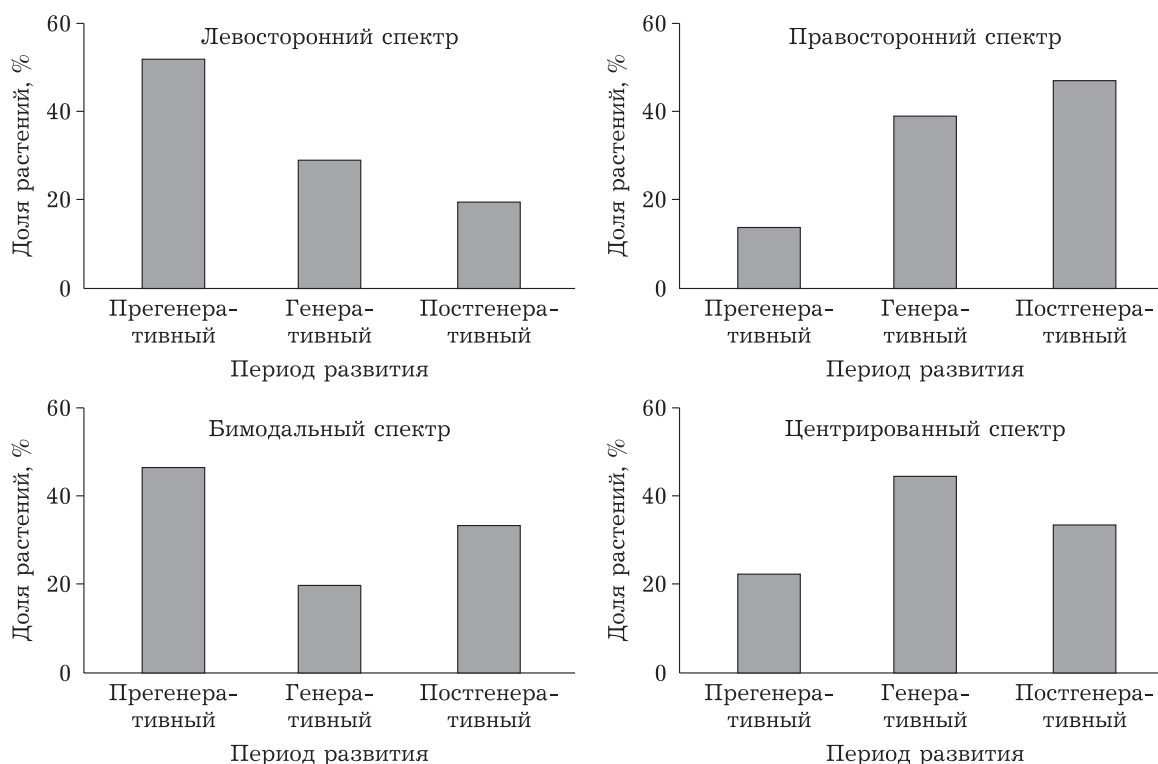


Рис. 3. Типы онтогенетических спектров нормальных популяций на трехпериодной шкале развития

онтогенетического спектра нормальных популяций могут не учитывать ювенильные растения, ограничивая прегенеративный период двумя состояниями: имматурным и виргинильным (im , v), а то и только виргинильным (v). Но можно, напротив, увеличить размер прегенеративного периода за счет учета проростков, расширяя его до четырех состояний: p , j , im , v . Аналогично некоторые исследователи учитывают отмирающие особи (sc), но кто и не учитывает, сокращая постгенеративный период до двух состояний: субсенильного и сенильного (ss , s). Так возникают *неравномерные шкалы*, для которых периоды развития содержат неравное число онтогенетических состояний. В результате критерии (2) для нормальных ценопопуляций оказываются статистически смещенными.

Чтобы исключить такую смещенность, мы предлагаем скорректировать процедуру типизации спектров нормальных ценопопуляций в случае неравномерной шкалы. А именно вычислить предварительно суммарное число растений в каждом из рассматриваемых периодов N_V , N_G , N_S . Например, если эти периоды включают соответственно 4, 3 и 2 состояния, то

$$\begin{aligned} N_V &= n_p + n_j + n_{im} + n_v, \\ N_G &= n_{g_1} + n_{g_2} + n_{g_3}, \\ N_S &= n_{ss} + n_s. \end{aligned} \quad (3)$$

А затем преобразовать эти суммарные численности в *средние численности*, приходящиеся на онтогенетическое состояние в каждом периоде:

$$O_V = \frac{N_V}{k_V}, \quad O_G = \frac{N_G}{k_G}, \quad O_S = \frac{N_S}{k_S}. \quad (4)$$

Здесь k_V , k_G , k_S – это число учитываемых онтогенетических состояний в прегенеративном, генеративном и постгенеративном состояниях соответственно. Так, для рассмотренного выше примера неравномерной шкалы с четырьмя, тремя и двумя состояниями имеем: $k_V = 4$, $k_G = 3$, $k_S = 2$. (Более того, формально можно даже перенести состояния из одного периода в другой; скажем, старое генеративное состояние присоединить к постгенеративным, тем самым создав группу старых растений, соответственно изменив размеры шкал.) После этого следует классифицировать нормальные ценопопуляции по следующим критериям (аналого критериев (2)):

$$\begin{aligned} &\text{левосторонний } (O_V > O_G, O_G > O_S), \\ &\text{правосторонний } (O_V < O_G, O_G < O_S), \end{aligned} \quad (5)$$

центрированный ($O_V < O_G$, $O_G > O_S$),
бимодальный ($O_V > O_G$, $O_G < O_S$).

Затем для визуализации можно построить гистограммы подобно тем, что представлены на рис. 3.

Отметим, что вместо значений O лучше рассматривать их относительные величины:

$$P_V = \frac{O_V}{O}, \quad P_G = \frac{O_G}{O}, \quad P_S = \frac{O_S}{O}, \quad (6)$$

где $O = O_V + O_G + O_S$, или выразить их в процентном отношении, умножив на 100. Классификация спектров ценопопуляций при этом не изменится, но долевые и процентные графики лучше смотрятся вследствие нормирования размерных величин к безразмерным. Когда шкала развития равномерная, т. е. число онтогенетических состояний одинаково в каждом периоде, то классификации по критериям (2) и (5)–(6) дают идентичные результаты.

Важно отметить, что трехпериодная шкала развития достаточно устойчива по отношению к колебаниям отдельных онтогенетических фракций, в том числе к замещению равномерной шкалы на неравномерную, за счет их осреднения в пределах своего периода. На рис. 4 представлен условный пример, когда неучет ювенильной фракции не изменил тип спектра, хотя привел к изменению подтипа – центрированного левосмещенного на центрированный правосмещенный.

В то же время надо иметь в виду, что изменение шкалы может привести даже к изменению основного типа спектра. Например, неучет большого числа ювенильных особей может привести (по сравнению со случаем их учета) к переклассификации основных типов по шкале развития: левостороннего типа спектра – на центрированный, а бимодальный – на правосторонний.

ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИНДЕКСЫ

Интересно отметить, что принцип редукции онтогенетического спектра на трехпериодную шкалу развития идеально соответствует известным индексам возрастной структуры ценопопуляций. Среди них индексы восстановления (I_B) и замещения (I_Z), которые оценивают число молодых вегетативных растений по отношению к числу генеративных или всех взрослых особей соответственно [Жукова,

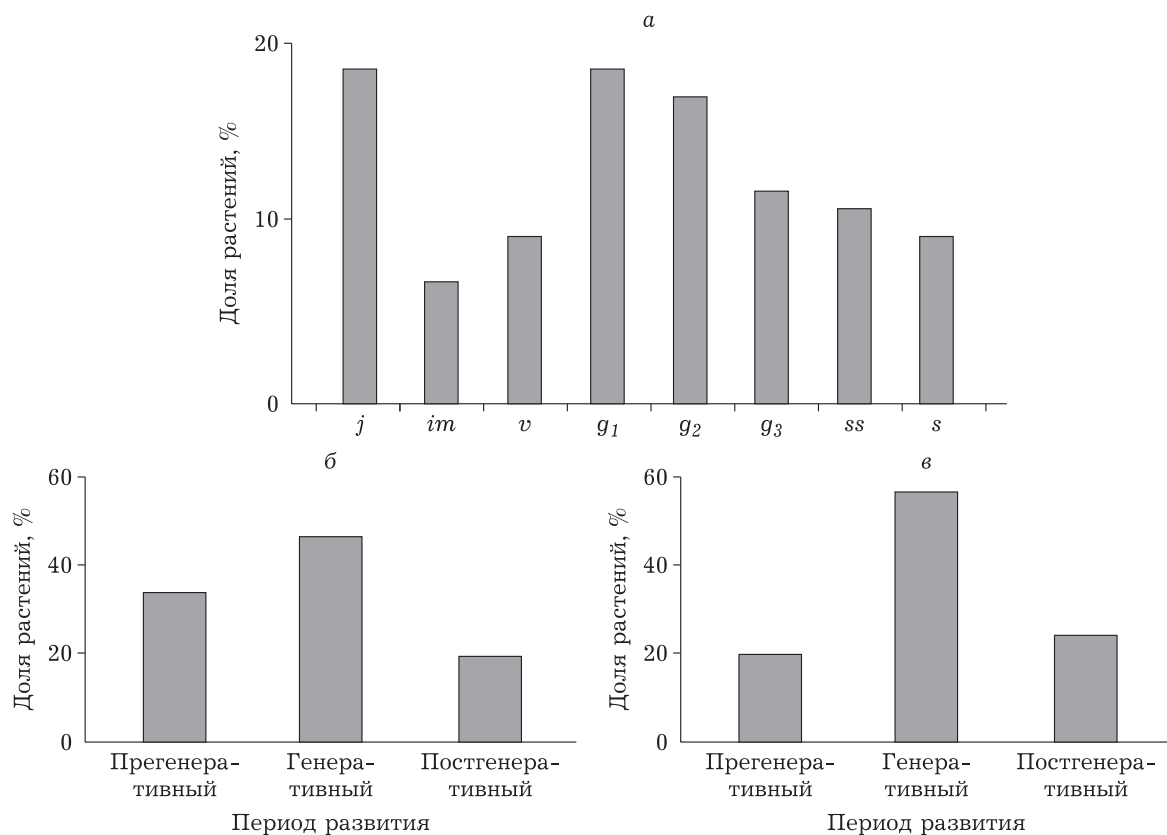


Рис. 4. Пример редукции онтогенетического спектра (а) на шкалу развития с учетом (б) и без учета (в) ювенильных особей (*j*)

1987]; индексы молодости (I_V) и зрелости (I_G) [Животовский, Османова, 2019, с. 104], определяемые соответственно как доли растений прегенеративного и генеративного периодов ко всей выборке растений; индекс старения (I_S) как доля особей постгенеративного периода [Глотов, 1998] (оригинальное обозначение I_2). Их первоначальное определение базировалось на равномерной шкале:

$$I_B = \frac{N_V}{N_G}, \quad I_3 = \frac{N_V}{N_G + N_S}, \quad I_V = \frac{N_V}{N_V + N_G + N_S},$$

$$I_G = \frac{N_G}{N_V + N_G + N_S}, \quad I_S = \frac{N_S}{N_V + N_G + N_S}, \quad (7)$$

где численности в периодах определяются по формулам (1). В случае же неравномерной шкалы (как, например, в выражениях (3)) эти численности можно формально подставить в формулы (7) и получить формальные величины индексов. Однако полученные оценки окажутся смещенными из-за разного размера периодов. Поэтому правильной будет использовать средние численности по формуле

(4) и оценивать указанные индексы для неравномерной шкалы следующим образом:

$$I_B = \frac{O_V}{O_G}, \quad I_3 = \frac{O_V}{O_G + O_S}, \quad I_V = \frac{O_V}{O_V + O_G + O_S},$$

$$I_G = \frac{O_G}{O_V + O_G + O_S},$$

$$I_S = \frac{O_S}{O_V + O_G + O_S}. \quad (8)$$

Интерпретация их в точности такая же, как и оригинальных индексов (см.: [Жукова, 1995; Животовский, Османова, 2019; Османова, Животовский, 2020]). В случае равномерной шкалы система индексов (8) идентична системе (7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Редукция онтогенетических спектров к трехпериодной шкале развития, позволяет предложить простой и однозначный подход к типизации ценопопуляций (см. рис. 2). Как показывают критерии (2) и (5)–(6), такая редукция обеспечивает однозначное

выделение шести основных форм (типов и под-типов) спектров нормальных ценопопуляций, устраняя неопределенности, возникающие при анализе полного онтогенетического спектра. Во-вторых, тем самым снимается необходимость учета пиков полного спектра. В-третьих, обходится проблема неполноты онтогенетического спектра, так как отсутствие растений каких-то возрастных состояний компенсируется наличием других особей из этого же онтогенетического периода. Конечно, при этом классический центрированный тип онтогенетического спектра, когда наиболее представительной группой в выборке являются зрелые растения g_2 , “растворяется” среди других особей генеративного периода. Однако плюсом здесь является снятие проблемы статистической неустойчивости оценки положения максимума спектра. (При необходимости можно дополнить картину классификации анализом соотношений растений g_1 , g_2 , g_3 и прилежащих к ним фракций виргинильных и сенильных особей.) И кроме того, трехпериодная шкала развития устойчива по отношению к колебаниям отдельных онтогенетических фракций за счет их суммирования в пределах своего периода, в том числе при замене равномерной шкалы на неравномерную. И, наконец, разделение понятий равномерной и неравномерной шкал позволяет корректней подойти не только к определению типов нормальных ценопопуляций (критерии (5)–(6)), но и к оценке популяционно-онтогенетических индексов (8).

В заключение отметим, что редукция к трехпериодной шкале – это первый уровень двухуровневой иерархической классификации онтогенетических спектров. Вторым уровнем является разнообразие спектров в пределах каждого периода развития – наподобие детализации типов спектров инвазионных и регрессивных ценопопуляций. Для этого прием двойное обозначение: первым номером следует обозначение спектра на трехпериодной шкале: левосторонний (L), правосторонний (R), центрированный (C), бимодальный (B). За ним следует название онтогенетического состояния с максимальной встречаемостью в пределах данного периода. Например, центрированный онтогенетический спектр рис. 4, для которого максимальной среди генеративных растений является фракция g_1 , обозна-

чается $C-g_1$. Соответственно, левосторонний спектр с максимальной фракцией имматурных растений обозначается $L-im$, правосторонний спектр с максимумом на s – как $R-s$, и т. д. Бимодальные спектры требуют двойного обозначения второго уровня – соответственно пре- и постгенеративному периоду. Например, $B-j,ss$ означает ценопопуляцию с бимодальным спектром, достигающим максимумов на фракциях j и ss указанных периодов. И наконец, для полной детализации обозначения бимодальных и центрированных спектров следует дополнить нижним индексом L и R , соответственно тому – это левосмещенный и правосмещенный подтип (см. текст перед рис. 3), например $BL-j,ss$. Интерпретация возрастной структуры ценопопуляции конкретного иерархического типа спектра – соответственно биологии и экологии вида в данном биоценозе.

Данная работа поддержана государственным заданием ИОГен РАН. Автор признателен Гюльнаре Орудж-кызы Османовой (каф. экологии МарГУ, Йошкар-Ола) за полезное обсуждение рассмотренных в статье вопросов.

ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Животовский Л. А., Османова Г. О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”, 2019. 128 с.
- Жукова Л. А. Динамика популяций луговых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1987. 32 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”. 1995. 224 с.
- Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Введение // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. С. 5–12.
- Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. С. 81–92.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: БИН СПбГУ, 1994а. 70 с.
- Заугольнова Л. Б. Методология изучения структуры и функционирования лесных сообществ: Методика сбора и объем материала // Восточно-европейские широколиственные леса / ред. О. В. Смирнова. М.: РАН, 1994б. С. 74–93.
- Заугольнова Л. Б. Перечень полей формы базы данных онтогенетических исследований ценопопуляций // Информационно-аналитическая система для оцен-

- ки сукцессионного состояния лесных сообществ" / ред. Л. Б. Заугольнова и др. Пушино: ПНЦ РАН, 1995. С. 37.
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Попадюк Р. В. Структура ценопопуляций: Возрастная структура // Ценопопуляции растений / ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. М.: Наука, 1988. С. 64–71.
- Османова Г. О., Животовский Л. А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 144–152. [Osmanova G. O., Zhivotovsky L. A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations // *Biology Bulletin*. 2020. Vol. 47. P. 141–148].
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 351с.
- Рысин Л. П., Казанцева Т. Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 199–209.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. Общие представления популяционной биологии и экологии растений // Восточно-европейские леса: Кн. 1 / ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 2004. С. 154–164.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Феликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура / ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова). М.: Наука, 1976. С. 14–43.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. С. 7–33.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП, отд. биол. 1969. Т. LXXIV. С. 119–134.
- Шорина Н. И. Сезонная динамика ценопопуляций ксилиты обыкновенной в связи с особенностями ее биологии // Динамика ценопопуляций растений / ред. Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1985. С. 36–45.

Typification of plant populations on the basis of their ontogenetic spectra

L. A. ZHIVOTOVSKY

*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences
119991, Moscow, Gubkina str., 3
E-mail: levazh@gmail.com*

Knowledge of the age structure of plant populations is important for assessing the current state and predicting the population dynamics and related components of phytocenoses, since the load on the environment is different for different age groups. According to the scheme of age periodization of plant ontogenesis proposed by T. A. Rabotnov and A. A. Uranov, about a dozen main ontogenetic states are distinguished. Accordingly, each population sample represents an ordered row of frequencies of these states – the so-called ontogenetic spectrum. However, there are ambiguous interpretations of the role of some ontogenetic states in the classification of cenopopulations, as well as statistical problems of estimating the profiles of ontogenetic spectra. A unification of approaches to typification of the age structure and indices of plant cenopopulations, based on the reduction of the ontogenetic spectrum to a standard scale of development periods – pregenerative, generative, and postgenerative, is proposed. From these perspectives, classical types of cenopopulations (invasive, regressive, invasive-regressive, and normal), different variants of normal cenopopulations, age structure indices, and possible irregularity of the period scale are considered.

Key words: plants, age state, development periods, ontogenetic spectrum, types of cenopopulations.