

ОБЗОР

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

© М. Б. Фардеева¹, Т. В. Рогова

Рассмотрены теоретические аспекты, описан алгоритм и направления исследования пространственно-возрастной структуры популяций растений различных жизненных форм. Даны характеристики популяционных систем от популяционного локуса на уровне микросайта и ценопопуляции в границах сообщества до метапопуляции на уровне ландшафта; рассмотрены методические аспекты изучения их пространственной организованности и динамики.

Ключевые слова: популяция, ценопопуляция, агрегации микролокусов, онтогенетическое состояние, пространственно-картографический анализ, функция Рипли.

Знания об организованности популяционных систем как ключевых объектов экологических исследований позволяют, с одной стороны, оценить устойчивость и перспективы существования вида в конкретных экологических условиях, с другой — понять общие закономерности формирования сообществ и развить концепцию экосистем, что является теоретическим фундаментом оптимизации природопользования и использования биологических ресурсов, в частности.

Согласно концепции континуума виды в условиях гетерогенной абиотической среды распределены стохастически по локальным градиентам экологических факторов в соответствии с их экологическими потребностями, ассоциируясь с условиями экотопа и сообщества. Неоднородность среды, характеризуемая как иерархический ряд хорологических ландшафтных единиц от микросайта до макрохоры (как комбинации ландшафтных систем в одном географическом районе (по Zonneveld, 1972)) или от геосистем уровня фации и урочища до ландшафта (Сочава, 1978, 1979), в значительной степени определяет и неравномерность распределения видовых популяций в занятом пространстве. Как указывает Л. Б. Заугольнова (1994, 1999), в соответствии с «концепцией иерархического континуума» (Collins, Glenn, 1995) растительность следует рассматривать как совокупность мозаик разного пространственного масштаба. Можно уточнить: растительный покров следует рассматривать как мозаику популяционных систем входящих в него видов (The mosaic., 1991; Смирнова и др., 1993, 1998, 2008).

В экологическом понимании, таким образом, растительный покров представляет не единую мозаику составляющих его элементов, а отражает набор

¹ E-mail: orchis@inbox.ru

мозаик местообитаний организмов, популяций, сообществ, каждому из которых соответствует свой рисунок. Границы выделяемых элементов чаще при этом будут континуальными, что и определяет объективную трудность их выделения. В связи с этим ландшафтно-экологический анализ пространственно-временной динамики видовых популяций и его результаты зависят от масштаба размерности соответствующего объекта исследования. Рассмотрение сложных иерархических популяционных систем возможно только на основе современного системного подхода (Bertalanffy, 1968; Ценопопуляции.., 1976, 1977, 1988).

Учитывая, что растения являются модулярными организмами (Harper, 1977), важнейшими обстоятельствами в исследовании являются выбор единицы учета изучаемого объекта и определение его возрастного состояния. В онтогенетических исследованиях основными единицами выступают отдельные модули (побег), раметы — совокупности модулей, например возникающие в процессе вегетативного размножения, или генеты — особи растений или вся совокупность модулей, образовавшихся из одной зиготы (Harper, 1977). В качестве счетных единиц популяционных исследований могут выступать разные структурные образования: особь семенного происхождения, особь вегетативного происхождения (партикула, клонист), совокупность особей вегетативного происхождения (клон), часть особи (фитомер, лист, побег, парциальный куст) (Заугольнова, 1994). В отечественной литературе все разнообразие счетных единиц сведено к двум: морфологической и фитоценотической (Ценопопуляции.., 1976). Морфологическая единица соответствует физически непрерывному организму (индивидууму, особи, генете до момента вегетативного размножения или самостоятельной рамете). Фитоценотическая единица представляет собой центр воздействия на среду и может быть представлена генетой, компактной совокупностью рамет или одной раметой. Различные морфобиологические группы особей (возрастные, онтогенетические, половые, сезонные и др.) рассматриваются в качестве подсистем (Злобин, 1989, Смирнова, 1987).

Самостоятельной задачей и отдельной проблемой является определение возраста особей модулярных организмов. Фактически часто при изучении травянистых растений исследователь, проводя наблюдения и количественные учеты, имеет дело с однолетними побегами многолетнего растения, сохраняющего свои многолетние органы под землей, что определяет условность точной оценки истинного возраста и необходимость указания лишь возрастного состояния растения по определенным признакам однолетнего побега. Таким образом, для характеристики популяционной структуры модулярных растений справедливо говорить об онтогенетической, а не возрастной структуре.

Пространственная структура популяций растений характеризуется как распределение особей и их группировок в пространстве (Greig-Smith, 1961; Василевич, 1969; Ценопопуляции.., 1977; Harper 1977). Распределение зависит от внешних экологических условий, но не в меньшей степени и от биологических особенностей вида (способов его размножения, распространения, вегетативной подвижности и т.д.) и состояния особей, составляющих популяцию. Известно, что пространственная структура ценопопуляций, произрастающих в разных типах экотопов, отличаясь в деталях, сохраняет общую специфику распределения особей в пространстве, которая, очевидно, определяется особенностями его биоморфы.

В пределах ареала популяции вида, как и особи в пределах ценопопуляций, распределены, как правило, неравномерно, что обусловлено рядом причин. С помощью пространственной организации реализуются основные популяци-

онные адаптации; с пространственной структурой связана ее устойчивость и продуктивность, и, наконец, пространственное распределение способствует достижению оптимальной плотности населения на определенной площади (Наумов, 1965). С одной стороны, определенный тип пространственного размещения вида позволяет наиболее эффективно использовать природные ресурсы местообитания, конкурировать с другими видами, произрастающими в фитоценозе, с другой — снижать внутривидовую конкуренцию, обеспечивая нормальное взаимодействие особей внутри популяции для поддержания устойчивости в постоянно меняющихся экологических условиях.

Пространственную структуру ценопопуляций принято рассматривать в двух аспектах: функциональном и геометрическом. Функциональный аспект пространственной структуры подразумевает оценку использования популяцией ресурсов и влияния на нее различных элементов среды. Геометрический — связан с оценкой размещения отдельных элементов ценопопуляции в пространстве (в горизонтальном и вертикальном), при котором учитываются размеры и возрастное состояние особей (Ценопопуляции..., 1977, 1988; Заугольнова, 1994).

Как правило, различают *регулярное, случайное (равномерное) и групповое (контагиозное или агрегированное)* размещение (Грейг-Смит, 1967, Васильевич, 1969). И. В. Ипатов и Л. А. Кирикова (1997) выделяют четыре основных типа размещения особей: кроме первых трех еще и *клинальное*, а также возможные их варианты — *случайно-клинальное и контагиозно-клинальное*. Клинальное размещение обусловлено постепенным изменением плотности особей и экологических условий (например по склону). Большинство исследователей (Грейг-Смит, 1967; Васильевич, 1969; Любарский, 1976; Заугольнова, 1994; Миркин, 1985; Миркин и др., 2001) считают, что случайное распределение указывает на оптимальность условий, где вид распределен в сообществе наиболее целесообразно, а отклонение от случайного — на неблагоприятность условий: вид вытесняется сильными конкурентами в небольшие популяционные локусы-рефугиумы с ослабленным режимом фитоценотических отношений. Хотя для клonalных видов пятнистость — это норма.

Л. Б. Заугольнова (1982, 1987, 1994) рассматривает пространственную структуру ценопопуляций как результат взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов. К эндогенным взаимодействиям следует отнести особенности роста, размножения, возрастное развитие, сильный фитогенный эффект особей данного вида (Уранов, 1977; Заугольнова, 1987). К экзогенным взаимодействиям относятся микроусловия, средообразующее влияние других видов, зоогенные и антропогенные факторы. Распределение большей части факторов среды не является случайным, например характер влажности, температуры, распределение элементов минерального питания обусловлено часто механическим составом почвы. Работнов Т. А. (1978), изучая горизонтальную неоднородность лугов, выделяет типы мозаичности луговых сообществ по механизмам ее возникновения — эдафотопическую, эпизодическую, ценобиотическую, клоновую, зоогенную, антропическую и экзогенную.

Принято считать, что случайное и регулярное распределение растений встречается редко. Даже при искусственных регулярных посадках, например в лесных культурах, регулярное размещение растений со временем меняется из-за неравномерной элиминации растений, в силу их разной жизнеспособности, конкуренции друг с другом и влиянии внешних причин (Морозов, 1928; Ипатов, Кирикова, 1997).

Случайное размещение выражается в том, что все особи имеют равную вероятность появления в любой точке пространства на данной территории. Оно возникает при следующих обстоятельствах: однородность экотопа, равномер-

ное распределение зачатков, равномерное распределение особей иных видов, либо находящихся в равноправных конкурентных отношениях с особями рассматриваемой популяции, либо не зависимых от них (Василевич, 1969). Случайное распределение характеризуется соответствием теоретическому распределению Пуассона (Дажо, 1975), как некоторое приближение к нему, наблюдаемое при относительной равномерности условий на небольших участках, в условиях не сложившихся или разреженных фитоценозов, при низкой плотности особей в ценопопуляциях для некоторых жизненных форм (Василевич, 1969; Любарский, 1976). Ряд авторов отмечают равномерное распределение генеративных особей древесных эдификаторов: для *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *P. fennica* в елово-сосновых и сосновых зеленомошных лесах (Маслов, 1988; Кожевникова, 1982; Фардеева и др., 2008); для *Quercus robur* и *Tilia cordata* в широколиственных лесах (Смирнова и др., 1990; Дсетков, 2007; Восточно-европейские., 2004). Случайное распределение генеративных особей отмечается в 70—80 % случаев и у некоторых биоморф травянистых растений (у кистекорневой формы — *Adonis vernalis* и короткокорневицкой — *Cypripedium calceolus*), формирующих в генеративной стадии куртину (Фардеева и др., 2009, 2010). Как подчеркивает Е. Л. Любарский (1976) теоретически случайное распределение важно как эталон, степень и характер отклонений от которого выявляется только при анализе причин изучения конкретного объекта.

Контагиозное размещение наблюдается в тех случаях, когда особи популяции образуют группы, скопления в одних местах участка и отсутствуют (или их очень мало) — в других. Термин «контагиозный» (*contagious*) впервые был приведен Пойя в 1931 г. (цит. по: Cole, 1949). В 1952 г. Д. Гудол (Goodall, 1952) предложил для пятнистых распределений термин «агрегированное распределение» (*aggregated*). Этот термин довольно широко употребляется в западной литературе. Контагиозное размещение обусловлено следующими причинами: неравномерность распределения зачатков, вызванная абиотическими и биотическими воздействиями; тип жизненной формы растений (моноцентрический, явно- и неявнополицентрический), тип размножения (вегетативно подвижные растения, образуя латки, клоны, пятна, часто тем самым имеют контагиозное размещение); неоднородность среды экотопа (Василевич, 1969; Миркин, 2001); влияние средообразующих видов (растений и/или животных) (Жизнеспособность.., 1989; Смирнова и др., 1990; Восточно-европейские., 2004; Смирнова, 2010).

Анализ размещения растений в пространстве достаточно сложен, поэтому оправданы поиски различных методов изучения пространственной структуры популяций у растений (Cottam et al., 1957; Greig-Smith, 1961; Фрей, 1967; Григорьева и др., 1975, 1977; Заугольнова, 1976, 1994; Любарский 1976, 1985; Фаликов, 1976; Galiano, 1982; Былова, Григорьева, 1987; Смирнова, 1987; Смирнова и др., 1990; Wells, Cox, 1991; Жукова, 1995, Haase; 1995; Adamowski, 1998; Gillman, Dodd, 1998, 2000; Brzosko, 2002; Czarnecka, 2000, 2008; Wiegand, 2004, Жукова и др., 2006; Фардеева и др., 2007, 2009; Wiegand et all., 2007; Law, Illian et al., 2009; Dodd, 2011). Определенные закономерности пространственного распределения объектов могут быть выявлены при визуальном наблюдении; другие же настолько сложны, что для их выявления требуется использование математических методов, позволяющих выполнить пространственный анализ и подтвердить значимость выявленных пространственных закономерностей.

Для определения встречаемости вида в пространстве фитоценоза отечественными исследователями довольно часто используются методы Грейг-Смита (1967): *метод определения расстояния до ближайшей особи, ближайшего соседа, случайных пар, метод квадрантов с центром в точке*, где измеряется

расстояние от точки учета до ближайшей особи в каждом квадранте либо определялся коэффициент дисперсии. И хотя все эти методы разработаны давно, применять их в 60—80-х гг. прошлого столетия без наличия вычислительной техники было трудоемкой задачей. Поэтому чаще исследователи ограничивались определением соответствия распределению Пуассона, либо оценивался коэффициент дисперсии (Денисова, 1995; Хохлова, 2008; Фардеева и др., 2008; Сайдова, 2009, Веденникова и др., 2010). Ю. В. Титов и С. Н. Шереметьев (1984), изучая характер размещения рыхлокустовых злаков, измеряли расстояние от случайно выбранной точки до ближайшего соседа, при этом рассчитывали коэффициент агрегации. Реже используется метод итераций (Маслов, 1988), основанный на регистрации присутствия или отсутствия особей в площадках на трансекте.

Наиболее точным способом анализа является картирование особей иногда с использованием тщательного раскапывания подземных органов и выявлением их морфологической структуры и направленности роста (Шорина, 1981; Карпова 2004). Н. И. Шорина (1981), исследуя пространственную структуру папоротника-орляка, выделила области разной плотности, соответствующие «зонам освоения, насыщения, дряхления и отмирания». В исследованиях пространственного размещения душицы обыкновенной В. Е. Гончаров (2003), используя картографический метод, выделяет элементы пространственной структуры. На картах-схемах определяется динамика макроэлементов во времени, где изменяются их размеры, плотность, форма и положение в пространстве.

Как проективное покрытие, так и встречаемость вида в экосистеме так или иначе зависят от характера размещения особей. Довольно часто используют геоботанический метод картирования микрогруппировок того или иного вида. Этот метод использовался для выявления особенностей морфо- и онтогенеза видов рода *Vaccinium* (Серебряков, 1962, Злобин, 1961; Полянская, 2000) или для анализа группировок этих видов в разных условиях (Мазная, 2003; Лянгузова, Мазная, 2006; Фардеева и др., 2008; Машанова, 2010).

Для изучения пространственного размещения особей травянистых растений часто используют метод заложения трансект (Василевич, 1969), основанный на составлении пробных карт площадей, пересекающих участки разной плотности особей. На трансекте выделяют ценопопуляционные локусы различной плотности: скопления — с повышенной плотностью особей, промежутки — с низкой плотностью, определяя минимальные, средние и максимальные показатели плотности, протяженность скоплений и их дискретность. Этот метод, модернизированный Н. М. Григорьевой с соавторами (1977), используется в целом ряде исследований (Заугольнова, 1987, 1994; Семенова, 2006; Хохлова, 2008, Фардеева и др., 2009; Сайдова, 2009; Казазаева, 2009; Дубровная, 2011).

Метод картирования особей на площадках и последующий анализ ценопопуляционных локусов разной плотности позволяют создать довольно целостное представление о горизонтальной структуре ценопопуляций. Ценопопуляционные локусы, или микролокусы, представляют собой системы пространственно-временных скоплений, приуроченные к различным микроусловиям среды. Специфичные по численности, плотности, возрастному составу они способствуют устойчивости ценопопуляций в сообществе за счет асинхронности своего развития (Динамика..., 1985). Скопления различаются по размерам, крупные скопления могут включать несколько более мелких, в этом случае можно говорить о разных уровнях агрегированности (Ценопопуляции..., 1977).

Накопление материала такого типа привело к разработке концепции фитогенного поля (Уранов, 1965). Для фитогенного поля как части пространства

характерна радиально-поясная структура (Мазинг, 1965). У травянистых растений среднего размера радиус минимального фитогенного поля составляет от 3—6 до 10—12 (25) см (Заугольнова, Михайлова, 1978; Жукова, 1995; Шивцова, 2008), а у деревьев — около 6 м от ствола (Демьянов, 1978; Лашинский, Ронгинская, 1976). Метод определения фитогенного поля усовершенствовали, применяя различные коэффициенты (коэффициент напряженности и мощности фитогенного поля популяции и число перекрытий фитогенных полей) для некоторых поликарпических трав — василька сумского, земляники лесной, купальницы европейской, подорожника большого (Жукова и др., 2006; Акшенцев, 2006).

На основе метода примыкающих квадратов (Anderson, 1961; Greig-Smit, 1961) можно выявлять физиономически скрытую мозаичность (Greig-Smit, 1961). Т. Э. Фрей (1967, 1968) попытался упорядочить возможные типы размещения в систему, которая была им названа как «поле размещения». Е. Л. Любарский (1976, 1985), модернизируя его, вводит понятие «популяционное поле», используя для его характеристики показатели численности и плотности, отнесенные к единицам площади, в определенной координатной сетке. Достаточно трудоемкий метод на основе ГИС-технологий может стать очень перспективным.

О. В. Смирновой с соавторами (1990) для изучения популяционной организации широколиственных лесов проводилось картирование одновозрастных и поясных популяционных локусов. Было выявлено, что для древесных видов характерно разделение в пространстве взрослых и молодых популяционных локусов, которые возникают на конкретной территории за один акт возобновления в местах гибели старых особей. С позиций популяционной парадигмы определение минимальных площадей биоценозов и условное установление границ между ними возможно проводить на основе популяционных параметров средообразующих видов. При этом концепция популяционных узоров (Watt, 1947; Whitteker, 1953, 1977; цит.: Восточно-европейские..., 2004) или популяционных мозаик базируется на детальном изучении пространственной структуры популяций растений и животных и пространственной структуры сообщества в целом. Для этого предлагается определение границ элементарных популяций (Смирнова, 1987; Смирнова и др., 1990; Заугольнова, 1994). Изучение пространственной структуры и динамики ценопопуляций показывает, что должна существовать структурная единица популяционного уровня, наиболее важным демографическим признаком которой, является обеспечение непрерывного оборота поколений; такую систему называют элементарной демографической единицей (ЭДЕ). Элементарная популяция, как и ЭДЕ, состоит из множества разновозрастных особей одного вида, необходимого и достаточного для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможном пространстве (Заугольнова и др., 1992; Смирнова и др., 1993; Восточно-европейские..., 2004). ЭДЕ любого вида растений характеризуется двумя показателями: размерами занимаемого пространства и длительностью оборота поколений.

В целом можно отметить, что практически во всех исследованиях изучение пространственной структуры ценопопуляций растений, как правило, ограничивается размерами ценопопуляционного локуса небольшой площади (10—200 м²). Согласно концепции континуума, определение границ ценопопуляции (или субпопуляции, как и локальной или региональной популяции в целом) довольно сложная задача. Для этого большинство исследователей популяций растений применяют общепринятые в фитоценологии методы заложения постоянных пробных площадей, как правило, небольшого размера (для

травянистых растений — 10—200 м², для древесных, от 800 до 4000 м², чаще $50 \times 50 = 2500$ м²) и различной формы — в виде трансект (1 × 10 или 2 × 20, редко 5 × 50 м) или прямоугольников (10 × 10, 15 × 20 м и т. п.). Иногда в одной растительной ассоциации закладывается несколько пробных площадей или трансект с учетом максимальной, средней и минимальной плотности. Четкий размер ценопопуляции можно, пожалуй, дать только для редкого вида, который не образует крупных скоплений. Таким образом, определение размеров ценопопуляции в природе довольно субъективно, исследователь наблюдает только ценопопуляционный локус того или иного размера, формы и плотности, называя его ценопопуляцией.

Используется большое количество математических методов пространственного анализа, однако их применение на практике скорее только констатирует тип пространственного размещения вида, но не определяет значимость для растения того или иного распределения в различных местообитаниях и не выявляет особенности динамики.

Таким образом, типы распределения растений, как и их динамика, сложны и изменяются со временем. Основные причины динамики вызваны не столько абиотическими факторами, сколько взаимодействиями растений, прежде всего конкурентными, приводящими к элиминации угнетенных особей, либо связанны с изменением особей в процессе их морфоонтогенеза. В процессе онтогенеза, проходя ряд онтогенетических (возрастных) состояний, особи приобретают специфические черты: увеличиваются размеры, количество метамеров или побегов, надземных и подземных органов, увеличивается эффективность использования ресурсов и влияния на окружающую среду; иногда изменяется даже тип биоморфы растения, а также изменяются конкурентные возможности особей. В этом случае особенности пространственной структуры популяции той или иной биоморфы можно выявить только с учетом пространственного размещения разных онтогенетических групп и проследить закономерности пространственного изменения популяции в процессе онтогенеза слагающих ее особей.

Мы предполагаем, что в основе пространственной структуры популяции лежат биологические особенности вида, проявляющиеся в структуре жизненных форм и типе размножения, реализованные в конкретном экотопе в виде ценопопуляционных локусов I порядка. В этом случае именно жизненная форма будет определять пространственное размещение особей в ценопопуляционных локусах небольшого размера, составляющих ценопопуляцию. Изменение характерного для жизненной формы типа пространственной структуры разных онтогенетических групп и нарушение их взаимного распределения в ценопопуляционных локусах будет являться диагностическим признаком состояния, который в дальнейшем используется для мониторинга популяций.

При выделении однородных скоплений (ценопопуляционных локусов) высокой и низкой плотности особей предполагается, что в основе неоднородности плотности лежат условия среды; в каждом скоплении внутрипопуляционные явления и процессы выражены в разной степени (Pélissier, Goreaud, 2001). В образовании континуально-дискретных ценопопуляционных локусов II порядка (не всегда выделяемых в ценопопуляции) определяющими являются гетерогенность среды и в меньшей степени биологические особенности жизненных форм. Однако следует с осторожностью использовать данный подход из-за фундаментальной двойственности между гетерогенностью внешнего процесса, формирующего пространственную неоднородность популяции, и контагиозностью, связанной с биолого-экологическими особенностями вида. В некоторых случаях сложно отличить гетерогенность от контагиозности, так

как оба процесса порождают варьирование плотности особей в пространстве (Василевич, 1969).

В целом можно провести параллели между некоторыми методами анализа пространственной структуры популяций, существующими в российской и западной научной практике. Например, выявление скоплений с помощью изодесм путем соединения площадок, характеризующихся одинаковым классом плотности особей (Ценопопуляции..., 1977), как и метод определения популяционного поля (Любарский, 1976), близки по своей сути к построению карт локальных плотностей с помощью радиальной функции. Оценку масштабов неоднородности, получаемую с помощью функции Рипли (Ripley, 1976, 1977), можно сравнить с такими показателями метода трансектного анализа как средний размер скоплений и степень удаленности скоплений друг от друга (Григорьева и др., 1977, Заугольнова, 1982). Однако ни метод изодесм, ни метод трансектного анализа, не позволяют выявить внутрипопуляционные взаимоотношения пространственного распределения онтогенетических групп.

Исследования пространственной структуры популяции с учетом онтогенетических групп или групп, выделенных по какому-либо другому признаку (половому, виталиитетному и т.д.), позволяют выявить закономерности их распределения, специфику их взаимоотношений и далее рассматривать пространственно-онтогенетическую (пространственно-возрастную) структуру, как важный диагностический признак популяции. Характеристики и направления подобных исследований представлены в таблице.

Под *пространственно-возрастной* (*пространственно-онтогенетической*) структурой ценопопуляции нами понимается иерархическая система пространств распределения (рисунков, «паттерн») онтогенетических групп, специфика которой задается генеративными особями, достигшими реализации морфогенеза жизненной формы, обусловленное внутривидовыми и межвидовыми отношениями и абиотическими условиями среды. Пространственная структура ценопопуляции определяется: на уровне ценопопуляционных локусов эндогенными факторами, т.е. особенностями роста, размножения, онтогенетическим состоянием и, в целом, самой биоморфой растения, на уровне ценона, в значительной степени, зависит от абиотических условий среды и межвидовых отношений. Определенное пространственное расположение особей разных возрастных групп, очевидно, способствует более эффективному использованию среды обитания, снижает внутривидовую конкуренцию и укрепляет позиции видовой популяции в занятом экологическом пространстве.

В настоящее время для анализа пространственной организации фитоценозов и популяций широко используются ГИС-технологии, позволяющие генерализовать разнородную информацию и представить ее в форме, удобной для дальнейшего анализа и построения различных моделей (Комаров, 2006; Грабарник, 2008). Все первичные данные сводятся в одну систему, из обобщённой базы данных создаются слои, отражающие необходимую информацию. Работа по анализу данных осуществляется с помощью специальных программных продуктов (Arc View, Arc Info, Surfer, MapInfo).

Для анализа пространственно-онтогенетической структуры предлагается использовать метод построения карт локальных плотностей с помощью радиальной функции и оценки масштабов неоднородности с помощью функции Рипли (Ripley, 1976; Bessag, 1977). На основе электронных карт-схем (масштаб 1:20) проводится анализ пространственной структуры с использованием $K(r)$ функции Рипли, реализованной в пакете spatstat (Baddeley et al., 2005, 2010) среди статистического программирования R (R Development Core Team, 2006). $K(r)$ показывает среднее число счетных единиц популяции вида (напри-

Характеристики и направления исследований пространственно-возрастной динамики структурно-иерархических популяционных систем

Структурно-иерархическая единица	Масштаб пространства	Характер границ	Факторы, определяющие пространственную неоднородность	Масштаб временной динамики	Направления исследований
Ценопопуляционный локус (микролокус) I порядка	Микросайт $> 1 \text{ м}^2$ (в радиусе 0.25—1.5м)	Дискретный	Жизненная форма, биологические особенности размножения, внутривидовая конкуренция	Сезонно-флуктуационный	Изучение пространственноонтогенетической структуры
Ценопопуляционный локус II порядка	Микросайт $> 10 \text{ м}^2$	Континуальный-нодискретный	Гетерогенность среды, внутривидовая конкуренция	Сезонно-флуктуационный	Изучение пространственно-онтогенетической, пространственно-виталиитетной и пространственно-половой структуры
Ценопопуляция	Фация $> 100 \text{ м}^2$	Континуальный	Гетерогенность среды, межвидовая конкуренция	Онтогенетический	Изучение пространственно-возрастных механизмов популяционной устойчивости
Популяция	Уроцище $> 1 \text{ га}$	Дискретный	Гетерогенность среды (рельеф, почвенные условия)	Онтогенетический	Изучение пространственно-временной динамики в разных экологических и физико-географических условиях
Метапопуляция	Ландшафт $> 1 \text{ км}^2$	Континуальный	Континуальность среды (климатические факторы — тепло и влажность)	Сукцессионный (50—100 лет и более)	Изучение пространственно-временной динамики в разных условиях природо-пользования и разработка природоохраных мероприятий

мер, особей), находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной счетной единицы (особи). Используется парная корреляционная функция (PCF), которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии r , от случайно выбранной особи и связана с функцией Рипли: $\text{PCF} = K'(r)/2\pi r$ (Wiegand, 2004; Wiegand et al., 2007).

Для проведения подобных исследований создается популяционная база данных, в основу которой входят три блока, содержащие информацию о площадках, где был отмечен и/или закартирован вид, информацию о местоположении особей (клонов, парциальных кустов или других счетных единиц) видов на площадке и геоботанические описания сообществ, где были заложены площадки. В одной ценопопуляции может быть заложено несколько площадок, в том числе и в течение одного вегетационного сезона, поэтому каждому описанию присваивается уникальный идентификационный номер. Информация о заложенных площадках и их геоботанические описания передаются в

базу «Флора» (Рогова и др., 2008, 2010) соответствующим идентификационным номерам, которые им присваиваются в популяционной базе данных, и синхронизируются. Все основные таблицы в базе связаны по идентификационному номеру (ID). В первую таблицу (1) заносятся: номер (название) ценопопуляции; дата описания; координаты левого нижнего угла площадки, полученные с помощью GPS; название административного района; словесное описание антропогенного воздействия; экспертная оценка степени антропогенного воздействия (сильное, умеренное, минимальное); тип фитоценоза; формула древостоя (для лесных фитоценозов). Во вторую таблицу (2) заносятся координаты закартированных на площадках особей. Кроме этого, для каждой особи указывается код вида и код его онтогенетического состояния. В третью таблицу (3) заносятся геоботанические описания. Для каждой площадки приводится список видов и их обилия с указанием методики (по Браун-Бланке, проективное покрытие и т.д.). Вспомогательными в данной базе данных являются таблицы-справочники, содержащие расшифровку онтогенетических состояний счетных единиц (4), названия видов в соответствии с базой «Флора» (5), описание эколого-ценотических групп (6) по сводке «Сосудистые растения Татарстана» (2000).

На основе электронных баз данных с координатной привязкой особей ценопопуляции строятся карты-схемы пространственного распределения древесных видов, трав или кустарничков, особи разных онтогенетических групп представлены точками. Пример карт-схем с учетом распределения онтогенетических групп и микролокусов (ценопопуляционных локусов) разной плотности представлен на рис. 1.

Алгоритм пространственно-временных исследований популяций представлен на схеме (рис. 2). На его основе нами были изучены растения разных жизненных форм (деревьев, кустарников, трав) и их ценопопуляции, находящиеся в разных экологических условиях, на участках различного природопользования и антропогенного воздействия. При этом мы использовали как од-

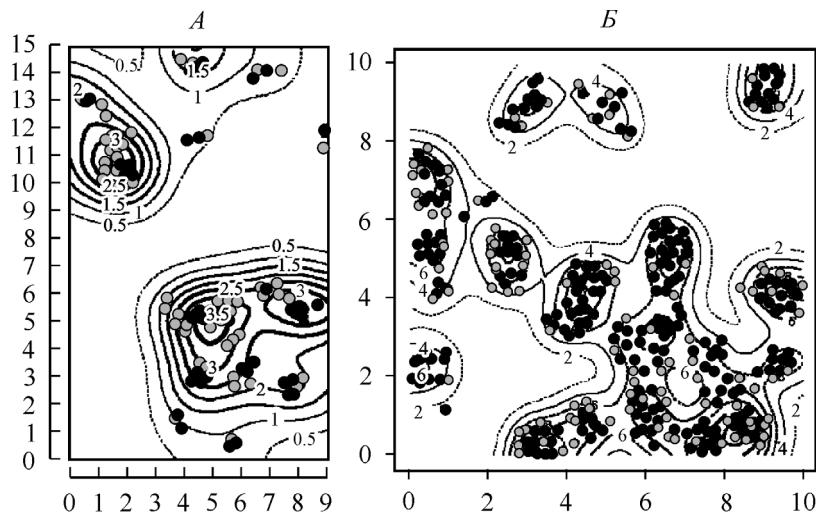


Рис. 1. Карты-схемы локальной плотности скоплений (микролокусов) и пространственного распределения preregenerative и генеративных особей.

А — *Corydalis calceolus*; Б — *C. bulbosa* серые точки — генеративные особи, черные — preregenerative.

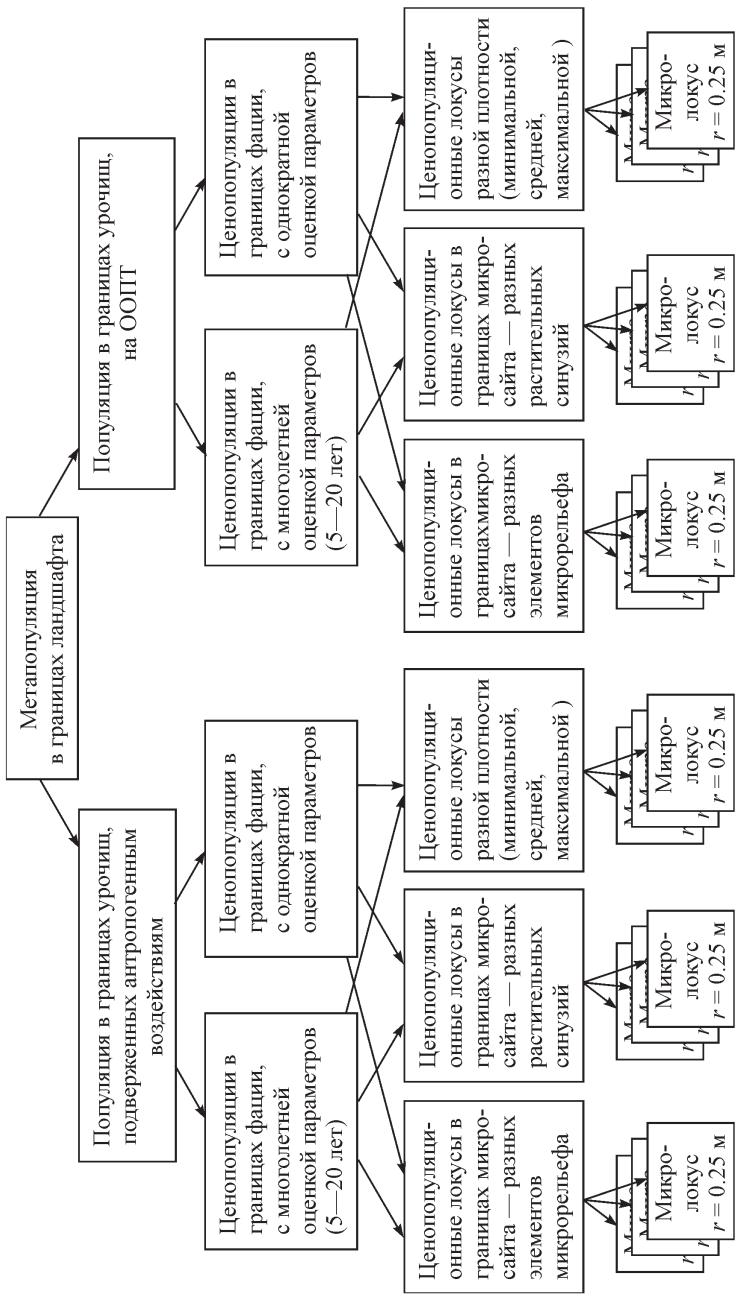


Рис. 2. Алгоритм популяционных исследований.

нократное картирование ценопопуляций, стараясь охватить все разнообразие биотопов, в которых встречается вид, так и многократное картирование на постоянных пробных площадках в течение 5—15 лет, что позволяет выявлять особенности односторонней и разносторонней пространственно-воздушной динамики популяции.

Пространственно-онтогенетический анализ ценопопуляций при однократном и многократном картировании позволяет выявить общие закономерности пространственного распределения онтогенетических групп, их взаиморасположения относительно друг друга и определить специфику пространственно-онтогенетической структуры растений разных жизненных форм. Подобный анализ был сделан для следующих видов растений: деревьев — *Picea fennica*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Betula pendula*; кустарников — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*; длиннокорневищных трав — *Asarum europaeum*, *Epipactis atrorubens*, *E. palustris*, *Cephalanthera rubra*; короткокорневищно-дерновинных трав — *Adonis vernalis*, *Pulsatilla patens*; короткокорневищных трав — *Epipactis helleborine*, *Cypripedium calceolus*; клубнеобразующих трав — *Corydalis solida*, *Orchis militaris*, *Platanthera bifolia*, *Neottianthe ciliolata*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. maculata*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акшентьев Е. В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006.
- Былова А. М., Григорьева Н. М. Биологические особенности, возрастная и пространственная структура ценопопуляций земляники зеленой и щавеля густого. М., 1987.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.
- Ведерникова О. И., Филиппова О. А. Онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляций *Veronica officinalis* L. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы IV Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2010. С. 173—176.
- Восточно-европейские леса (История в голоцене и современность). М., 2004. Кн. 1.
- Грабарник П. Я. Пространственная статистика в экологии: концепции, модели, методы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пущино, 2008. С. 467.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967.
- Григорьева Н. М. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.
- Григорьева Н. М., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Особенности пространственной структуры ценопопуляций некоторых видов растений // Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения. М., 1977. С. 20—36.
- Гончаров В. Е. Эколо-ценотический анализ пространственно-временной организации ценопопуляций душицы обыкновенной как основа эксплуатации ее ресурсов в РТ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2003.
- Дажо Р. Основы экологии. М., 1975.
- Демьянцов В. А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1302—1308.
- Денисова Л. Н. Пространственная структура популяций клевера ползучего в различных местообитаниях // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 18—25.
- Динамика ценопопуляций растений. М., 1985.

- Дсетков В. В. Структура популяций дуба черешчатого (*Quercus rubur* L.) в пойменных лесах подзон южной тайги и подтайги (Костромской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007.
- Дубровная С. А. Динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Fragaria vesca* (Rosaceae) // Раст. ресурсы. 2011. Т. 47, вып. 1. С. 3—15.
- Заугольнова Л. Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасового заповедника) // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 8. С. 42—56.
- Заугольнова Л. Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. МИОП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 103—111.
- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 187—196.
- Заугольнова Л. Б. Соотношение эндогенных и экзогенных факторов в динамике ценопопуляций степных растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 19—25.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994.
- Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнодерновинных злаков // Бюл. МИОП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 79—88.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Попадюк Р. В. и др. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. М., 1992. С. 51—59.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Учебно-методическое пособие. Казань, 1989.
- Злобин Ю. А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Бот. журн. 1961. Т. 43, № 3. С. 414—419.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997.
- Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М., 1989.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995.
- Жукова Л. А., Аксенцев Е. В., Шивцова И. В., Головенина И. А. Пространственная структура растений разных жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 248—249.
- Казазаева М. Т. Эколо-биологические особенности и разнообразие орхидных западного Забайкалья: анализ структуры и состояние генофонда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2009.
- Карпова О. А. Особенности структуры и развития ценопопуляций ландыша майского в условиях степного Заволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Самара, 2004.
- Кожевникова Н. Д. Биология и экология тянь-шаньской ели. М., 1982.
- Комаров А. С. Стационарные и динамические модели биоразнообразия напочвенного покрова лесных экосистем // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 11—13.
- Лащинский Н. Н., Ронгинская А. В. Ценотический анализ осиновых лесов Салайра методом межвидовых сопряженностей // Структура и динамика растительного покрова. М., 1976. С. 123—124.
- Любарский Е. Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань, 1976.
- Любарский Е. Л. Методические указания для определения «популяционного поля». Казань, 1985.
- Лянгузова И. В., Мазная Е. А. Возрастная структура ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в условиях хронического промышленного загрязнения.

- ния // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 261—262.
- Маслов А. А. Горизонтальная структура ценопопуляций лесных растений и неоднородность среды сообществ // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1988. Ч. 1. С. 46—249.
- Мазинг В. В. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер. Геоботаника. 1965. № 1. С. 98—111.
- Мазная Е. А. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* в условиях длительного атмосферного загрязнения (Кольский полуостров) // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, вып. 4. С. 36—47.
- Машанова Е. А. Биологические особенности, ценотическая приуроченность и ресурсная характеристика *Vaccinium uliginosum* L. на Витимском плоскогорье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010.
- Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И. Современная наука о растительности. М., 2001.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л., 1928.
- Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 6. С. 297—308.
- Полянская Т. А. Онтогенез черники обыкновенной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2000. Т. 2. С. 51—61.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978.
- Рогова Т. В., Прохоров В. Е., Шайхутдинова Г. А., Шагиев Б. Р. Электронные базы фитоиндикационных данных в системах оценки состояния природных экосистем и ведения кадастров биоразнообразия // Учен. зап. Казанского гос. ун-та. Сер. «Естественные науки». 2010. Т. 152, кн. 1. С. 174—181.
- Рогова Т. В., Савельев А. А., Шайхутдинова Г. А. Методологические основы пространственно-экологического анализа и моделирования разнообразия // Учен. зап. Казанского гос. ун-та. Сер. «Естественные науки». 2008. Т. 150, кн. 4. С. 167—191.
- Сайдова Н. В. Влияние эколого-ценотических условий на структуру и организацию ценопопуляций *Adonis vernalis* L. на территории Республики Татарстан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2009.
- Семенова В. В. Особенности структуры природных ценопопуляций и поливариантность онтогенеза *Valeriana alternifolia* Lebede. в Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2006.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962.
- Смирнова О. В. Основные понятия экологии экосистем с позиций популяционной парадигмы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы IV Всерос. конф. с междунар. участием. Йошкар-Ола, 2010. С. 46—48.
- Смирнова О. В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. №2. С. 25—39.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Попадюк Р. В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54, № 4. С. 438—448.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Усп. совр. биол. 2008. № 2. С. 129—144.
- Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино, 1990.
- Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000.
- Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978.
- Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979.

- Титов Ю. В., Шереметьев С. Н. Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. МОИП. 1984. С. 40—50.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. 1965. С. 251—254.
- Уранов А. А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. М., 1977. С. 8—20.
- Фаликов Л. Д. Модель размещения и сопряженности древесных пород в фитоценозе дубравы // Биота основных геосистем центральной лесостепи. М., 1976. С. 109—122.
- Фардеева М. Б., Исламова Г. Р., Чижикова Н. А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Учен. зап. Казанского гос. ун-та. Сер. «Естественные науки». 2008. Т. 150, кн. 4. С. 226—240.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Бирючевская Н. В., Рогова Т. В., Савельев А. А. Математические подходы к анализу пространственно—возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. 2009. № 4. С. 249—257.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Красильникова О. В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Учен. зап. Казанского ун-та. Сер. «Естественные науки». 2010. Т. 152, кн. 3. С. 159—173.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Корчебокова О. В. Динамика пространственно-возрастной структуры клубнеобразующих орхидей // Вестн. Тверского ун-та. Сер. биология и экология. 2007. № 78 (36). С. 172—177.
- Фрей Т. Э. О математико-фитоценотических методах классификации растительности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1967.
- Хохлова М. Г. Онтогенез, структура и динамика ценопопуляций Лаготиса уральского на Северном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008.
- Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М., 1976.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988.
- Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 213—231.
- Шивцова И. В. Эколо-морфологические особенности особей и организация популяций *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008.
- Adamowski W. Colonisation success of orchids in disturbed habitats // Plant population biology and vegetation processes. Krakow, 1998. S. 167—174.
- Baddeley A. , Turner R. , van Lieshout M. SPATSTAT: Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1. 2005. P. 8—3. URL <http://www.spatstat.org>.
- Baddeley A. Modelling Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1.21-2 [электронный ресурс] / A. Baddeley, R. Turner. 2010. Режим доступа: свободный.
- Brzostko E. Dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Ann. Bot. Fennici. 2002. Vol. 40. P. 243—253.
- Bertalaffy L. Von General System Theory, Foundations, Development and Applications. New York, 1968.
- Cole L. C. The measurement of interspecific association // Ecology. 1949. Vol. 30, N 2. P. 411—424.
- Collins S. L., Glenn S. N. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: deconpling cause and effect // Ecology. 1995. Vol. 76, N 2. P. 486—492.

- Cottam G., Curtis J. T., Catana A. J. Some sampling characteristics of a series of aggregated populations // Ecology. 1957. Vol. 38. P. 610—622
- Czarnecka B. Space and time in clonal plants: studies on *Iris aphylla* and *Senecio umbrosus* // Plant population biology. Bratislava, 2000. Vol. 1. P. 17—25.
- Czarnecka B. Spatiotemporal patterns of genets and ramets in a population of clonal perennial *Senecio rivularis*: plant features and habitat effects // Ann. Bot. Fennici. 2008. Vol. 45. P. 19—32.
- Dodd M. Anacamptis Morio population variability in time and space // Охрана и культивирование орхидей: Материалы IX Междунар. науч. конф. (Санкт-Петербург, 2011). M., 2011. C. 148—153.
- Galiano E. F. Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances // Vegetatio. 1982. N 49. P. 39—43.
- Gillman M., Dodd M. Variability of orchid population size. in Orchid population biology: Conservation and Challenges // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 65—74.
- Gillman M., Dodd M. Detection of delayed density dependence in an orchid population // J. Ecol. 2000. Vol. 88, N 2. P. 204—212.
- Greig-Smith P. The use of pattern analysis in ecological investigations // Recent advances in botany. Toronto, 1961. Vol. 2. P. 1354—1358.
- Goodall D.W. Quantitative aspects of plant distribution // Biol. Rev. 1952. Vol. 27. P. 194—245.
- Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's function: introduction and methods of edge correction // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. P. 575—582.
- Harper J. L. Population biology of plants. London, 1977.
- Law R., Illian J., Burslem D., Gratzer G., Gunatilleke C., Gunatilleke I. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory, Scientific review, 2009. J. Ecol. Vol. 97, N 4. P. 616—628.
- Pélissier R., Goreaud F. A practical approach to the study pf spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation // J. Veg. Sci. 2001. Vol. 12, N 1. P. 99—108.
- Ripley B. D. The second-order analysis of stationary point processes // J. of Applied Probability. 1976. Vol. 13. P. 255—266.
- Ripley B. D. Modelling spatial patterns // J. of the Royal Statistical Society. 1977. Ser. B. N 39. P. 172—212.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, 2006. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- The mosaic cycle concept of ecosystem. H. Remmert-ed. Ecologecal studies // Analysis and synthesis. 1991. Vol. 85. P. 168.
- Wells T. C. E., Cox R. Demographic and biological studies of *Ophrys apifera*: some results from a 10-year study // Population ecology of terrestrial orchids. The Hague, 1991. P. 47—61.
- Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering / SRI Ecology. 2007. Vol. 88, N 12. P. 3088—3102.
- Wiegand T. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos. 2004. N 104. P. 209—229.
- Zonneveld I. S. Texstbook of Photo-Interpretation (Vol. 7, Ch. 7: Use of aerial photo interpretation geography and geomorphology) // ITC, Enschede, 1972 (цит. по: Zev Navech, 1989).

METHODS OF INVESTIGATION IN SPATIAL AND AGE STRUCTURE OF PLANT POPULATION

M. B. FARDEEVA, T. V. ROGOVA

SUMMARY

This article regards with theoretical and practical approaches to study the spatio-temporal patterns of different life forms plant populations. Spatial hierarchy of population systems was characterized from population locus at microsite level and coenopopulation in community to metapopulation at landscape level; methods of their spatial organization and dynamics investigation were discussed.

K e y w o r d s: population, coenopopulation aggregation of microsites, ontogenesis, spatiotemporal patterns, map analysis, Ripley's function.