

## МЕТОДОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИОННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ СОСТОЯНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

© 2018 С.В. Федорова

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань (Россия)

Поступила 22.06.2018

В статье представлен ряд методологических разработок автора, основанных на многолетнем опыте исследования популяционных систем различных видов растений в различных местообитаниях. Представлен ряд концепций: 1) 3D модель экологической амплитуды местообитаний растения; 2) полицентрическая модель растения; 3) модель определения стадии дигрессии растительности степи; 4) модель определения площади проекции листовой пластинки по метрическим замерам; 5) модель жизненного цикла растения из категории жизненных форм «кустарник»; 6) модель жизненного цикла растения из категории жизненных форм «Столон-образующие многолетние травянистые»; 7) модель распределения растений в популяционной системе по морфо-функциональным группам. Представлен ряд расчетных формул для определения следующих показателей: 1) фито-индикационный индекс затенения; 2) фито-индикационный индекс богатства почвы доступными для растений формами азота; 3) коэффициент коррекции формы для листовой пластинки растения; 4) коэффициент дигрессии растительности степи. Представлены ключи и шкалы: 1) шкала этапов в гипотетическом жизненном цикле растения из категории жизненных форм «кустарник»; 2) ключ для определения этапа по шкале гипотетического жизненного цикла растения из категории жизненных форм «кустарник»; 3) ключ для определения диагностического элемента растительности; 4) шкала дигрессии растительности степи с ее идентификаторами. Рекомендован 7-ступенчатый алгоритм проведения популяционного исследования растений в природной среде. Перечислены примеры использования представленного методологического подхода в ряде популяционных исследований растений.

*Ключевые слова:* растение, популяция, система, методология, экология, морфология, растительность, степь, лес, диагностика, индекс, шкала, ключ, кустарник.

**Fedorova S.V. Methodology The population of plants in the diagnosis of the state of vegetation elements.** – The article presents a number of methodological developments of the author, based on many years of experience in studying population systems of different plant species in various habitats. A number of concepts are presented: 1) 3D model of the ecological amplitude of plant habitats; 2) polycentric model of a plant; 3) model determination step digression vegetation Steppe; 4) Model determining the projected area of the leaf blade metric measurements; 5) model of the hypothetical life cycle of a plant from the category of life forms "shrub"; 6) model of the hypothetical life cycle of a plant from the category of life forms "Stolon-forming perennial herbaceous"; 7) model of distribution of plants in the population system by morph-functional groups. Presented are number of calculation formulas for determining the following indicators: 1) phyto-ID shading index; 2) phyto-ID index of soil wealth accessible to plants by nitrogen forms; 3) coefficient of shape correction for the leaf blade of the plant; 4) coefficient of digression of steppe vegetation. Presented are keys and scales: 1) Scale of stages in the hypothetical life cycle of a plant from the category of life forms "shrub"; 2) Key for determining the stage on the scale of the hypothetical life cycle of a plant from the category of life forms "shrub"; 3) Key for determining the vegetation diagnostic element and its phyto-ID. A 7-step algorithm for conducting a population-based study of plants in the natural environment is recommended. Examples of use of the presented methodological approach in a number of population studies of plants are listed.

*Key words:* plant, population, system, methodology, ecology, morphology, vegetation, steppe, forest, diagnostics, index, scale, key, shrub.

Ученые очень мало знают о закономерностях в развитие растительных систем разного уровня в естественной среде обитания. Пополнить данный пробел в знаниях помогает особое направление в ботанике и экологии растений – популяционное. В основу этого направления положено математическое начало. Эта направление находится на стадии формирования и ученые разных научных школ (я в их числе) работают над разработкой новых методологических подходов для оптимизации диагностики состояния элементов растительности (Актуальные проблемы..., 2012; Популяционно-онтогенетическое направление..., 2018). Сотни тысяч экземпляров живых растений и сотни фитоценозов являлись объектом моего исследования (Федорова, 2008-2018; Fedorova, 2015). Мне также было позволено провести анализ большого количества геоботанических описаний фитоценозов Монголии (с ними мне пришлось иметь дело в период работы на кафедре ботаники в Казанском университете). Все это помогло мне получить бесценный опыт. На его основе разработан новый достаточно эффективный методологический аппарат. Являясь представителем Казанской ботанической школы, считаю своим долгом поделиться опытом. Цель публикации – представить ряд методологических разработок, которые направлены на снижение субъективной составляющей в оценке состояния местообитания растений и элементов растительных систем разного уровня.

### 1. КОНЦЕПЦИЯ «3D МОДЕЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АМПЛИТУДЫ МЕСТООБИТАНИЙ РАСТЕНИЯ»

Ее применение наиболее актуально в процессе проведения исследования растений в лесном типе растительности. Лесной тип растительности самый распространенный на территории России. Характерная особенность такой растительности состоит в том, что ее элементы распределены по вертикали на три яруса: древесный, кустарниковый и травяно-кустарничковый. Степень перекрывания проекции растений из различных ярусов обуславливает разнообразие режима светотени в лесу. Древесный ярус в лесу сформирован преимущественно растениями эдификаторами. Виды эдификаторы в некоторой степени обуславливают режим увлажнения и богатства почвы доступными для растений формами азота. Разные по режиму богатства почвы азотом местообитания способствуют варьированию обилия ви-

дов травянистых растений из экологических групп: «анитрофилы», «субанитрофилы», «субнитрофилы», «нитрофилы» на фоне видов с широкой экологической амплитудой. Разные по режиму увлажнения почвы местообитания способствуют варьированию обилия видов травянистых растений из экологических групп: «гидрофилы», «гигрофилы», «гигромезофилы», «мезогигрофилы», «ксерофилы», «ксеромезофилы», «мезоксерофилы» на фоне видов с широкой экологической амплитудой. Определение фито-индикационным методом 2 относительных величин, характеризующих режим светотени и режим богатства почвы азотом – задачи, которые были решены ранее на примере различных местообитаний травянистых растений (Федорова, 2008, 2010, 2011, 2012). Это: 1) Индекс затенения (англ.: phyto-ID shadow from plants) *ID-CSP*, %; 2) Индекс богатства почвы азотом (англ.: phyto-ID nitrogen-rich of the soil) *ID-NtRS*, %. В качестве третьей относительной величины была использована Относительная влажность почвы *HS*, %. На основе этих величин была разработана 3D-модель экологической амплитуды местообитаний растения (табл. 1). Каждое из обследованных местообитаний ряда растений было привязано к сетке координат (*Fragaria vesca* L., *Potentilla anserina* L. (Rosaceae), *Galium odoratum* (L.) Scop. (Rubiaceae), *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae), *Ranunculus repens* L. (Ranunculaceae)). На современном этапе развития технологий в ботанике целесообразно разработать тем же фито-индикационным методом относительную величину, характеризующую режим влажности почвы [Индекс влажности почвы (англ.: phyto-ID humidity of the soil) *ID-HS*, %]. Однако, это не простая задача и вывести формулу для расчета *ID-NtRS*, % по аналогии с *ID-NtRS* не получается. Здесь требуется другая методика и ее поиск – эта задача на будущее.

### 2. КОНЦЕПЦИЯ «МОДЕЛЬ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОЩАДИ ПРОЕКЦИИ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ ПО МЕТРИЧЕСКИМ ЗАМЕРАМ»

Ее применение наиболее актуально в процессе проведения анализа популяционных систем растений для решения экологических проблем и для использования в описательной ботанике. Учет показателя растения «площадь проекции листовой пластинки» (синоним площадь листа, площадь листовой пластинки, площадь ассимилирующей поверхности) – необходимое звено в процессе оценки состояния вегетативной сферы растения. Из ряда экспериментов видно, что данный показатель сильно

---

Федорова Светлана Владиславовна, кандидат биологических наук, S.V.Fedorova@inbox.ru

варьирует в зависимости от местообитания на разных этапах онтогенеза растения, а это дает право использовать его для диагностики состояния популяционной системы (Актуальные ..., 2012; Федорова, 2008, 2011, 2012, 2013 а, 2015 а, 2015 б; Fedorova, 2015). Определение площади проекции листовой пластинки традиционными способами (весовой и с помощью палетки) – это долгая работа. Конечно, существуют современные методы быстрого определения этого показателя с помощью фотографий, которые обрабатываются определенной компьютерной программой, но для большинства исследователей такие технологии пока еще недоступны. Да и вряд ли нужно вкладывать большие материальные средства для решения достаточно простой задачи. Форма проекции листовой пластинки у растения, как правило, отличается от формы стандартных геометрических фигур, но любую проекцию можно вписать в тот или иной стандарт. Формула расчета площади стандарта фигуры известна, а определить коэффициент коррекции формы проекции листовой пластинки «Coefficient of the correction a leaf plate form (*Ccf*)» для конкретного вида растения – это дело эксперимента. Данный коэффициент был бы полезен для ботаников по ряду причин: 1) экономит время, 2) не

травмирует растение, 3) не портит гербарный материал. Рассмотрим, например, методику расчёта площади проекции листовой пластинки у *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae) и *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) на основе метрических замеров. Для данных растений стандартом фигуры является овал. Определить величину *Ccf* можно по формуле:  $Ccf = S_1/S$ , где *a* – большой диаметр овала, *b* – малый диаметр овала, *S* – площадь проекции листовой пластинки, *S<sub>1</sub>* – площадь овала. При этом известно, что  $S_1 = 3,14 ab/4$ , а величина *S* определяется с помощью палетки. Задача исследователя найти линии замеров большого и малого диаметров на листовой пластинке растения. Эта задача была решена ранее (Федорова, 2013 а). Для *C. majalis*: 1) большой диаметр соответствует длине листовой пластинки; 2) малый – ее максимальной ширине. Для *A. europaeum*: 1) большой диаметр соответствует совокупной длине центральной жилки и её воображаемому продолжению до края листовой пластинки; 2) малый диаметр – ширине листовой пластинки по линии, соединяющей концы жилок, которые лежат перпендикулярно (или с небольшим отклонением от перпендикуляра) к центральной жилке.

Таблица 1

Характеристики 3D-модели экологической амплитуды местообитаний растения

Наполнение осей координат	Формулы для определения значения координаты	Примечание
Абсцисса: Влажность почвы (англ.: humidity of soil) <i>HS</i> , %	1) $HS = (100 \Sigma(P_1 - P_2) / P_1) / n$ <i>P<sub>1</sub></i> – вес влажной почвы; <i>P<sub>2</sub></i> – вес сухой почвы; <i>n</i> – число проб ( <i>n</i> = 8) 2) $ID-CSP = 100 (\Sigma a + \Sigma v + \Sigma c) / 3$ <i>a</i> – проекция крон деревьев; <i>v</i> – проекция кустарников; <i>c</i> – проективное покрытие растений-затенителей в травяно-кустарничковом ярусе	1) величина <i>ID-CSP</i> = 100 % обусловлена 100 % проекцией крон деревьев, 100 % проекцией кустарников и 100 % проективным покрытием растений в травяно-кустарничковом ярусе; 2) наиболее оптимальной для оценки покрытия видов в травяно-кустарничковом ярусе является 5-балльная трансформационная шкала КТШ-5 (Любарский, 1974), где интервалам покрытия растений 0–4–16–36–64–100 (%) соответствуют баллы 1, 2, 3, 4, 5; 3) влажность почвы определяется не менее чем через 7 дней после выпадения осадков
Ордината: Индекс затенения (англ.: ID shadow from plants) <i>ID-CSP</i> , %	3) $ID-NtRS = 100 (\Sigma a - \Sigma v) / \Sigma(a + v + c)$ Буквенные символы отражают проективное покрытие растений в травяно-кустарничковом ярусе по группам: <i>a</i> – «нитрофилы», «субнитрофилы»; <i>v</i> – «анитрофилы», «субанитрофилы»; <i>c</i> – фон (виды с широкой экологической амплитудой в режиме богатства почвы азотом)	
Аппликата: Индекс богатства почвы азотом (англ.: ID nitrogen-rich of the soil) <i>ID-NtRS</i> , %		

Рисунок 1 наглядно показывает линии замеров. Форма листовых пластинок варьирует, поэтому и величина *Ccf* будет варьировать в пределах выборки (табл. 2). Однако, уровень варьирования коэффициента низкий (5,7 и 9,1 %), и

его можно не учитывать. В этом случае среднее арифметическое значение величины *Ccf* – это то, что нужно. Для *C. majalis* *Ccf* = 0,86, а для *A. europaeum* *Ccf* = 0,99. Таким образом, площадь проекции листовой пластинки можно

быстро и легко рассчитать как на гербарном образце, так и на живом растении по метрическим замерам, используя формулу:  $S = Ccf Ч$

(3,14 ab/4). После преобразования формула имеет следующий вид: для *C. majalis* –  $S = 0,67ab$ ; а для *A. europaeum* –  $S = 0,77ab$ .

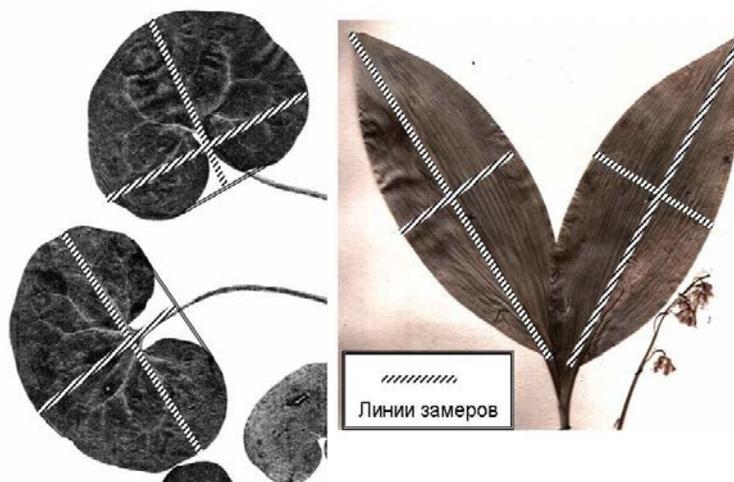


Рис. 1. Линии замеров для расчёта площади проекции листовой пластинки у *Asarum europaeum* (слева) и *Convallaria majalis* (справа)

Таблица 2

Статистические параметры, характеризующие коэффициент коррекции формы для определения площади проекции листовой пластинки у *Convallaria majalis* и *Asarum europaeum*

Вид	<i>n</i>	$M \pm m_M$	$M_0$	$\sigma$	$C_v, \%$	$Lim x_i$	$\Delta$
<i>Convallaria majalis</i>	25	0,86±0,01	0,88	0,05	5,7	0,73-0,95	0,02
<i>Asarum europaeum</i>	25	0,99±0,02	0,94	0,09	9,1	0,84-1,25	0,03

### 3. КОНЦЕПЦИЯ «ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСТЕНИЯ»

Ее применение наиболее актуально в процессе проведения анализа популяционных систем растений для решения экологических проблем и для использования в описательной ботанике. Многие тысячелетия ботаники мира работают в рамках концепции «Морфологическая модель растения». Данная концепция предполагает структурирование тела растения по внешним критериям. В этой модели гипотетическое тело растения сформировано чередой сменяющих друг друга органов. Концепция «Морфологическая модель растения» учитывает все разнообразие органов, которые распределены по двум категориям «Репродуктивные органы» и «Вегетативные органы». Подробное описание органов способствует более наглядному представлению образа растения в голове наблюдателя и позволяет визуально ограничить один вид растения от другого. Это очень важно на этапе познания разнообразия растительного мира. Однако, в процессе описания растения ученый вынужден использовать очень большое количество морфологических критериев, разнообразный терминологический аппарат и обязан уметь структурировать тело растения на

многочисленные элементы. Это не простая работа. И, как правило, у каждого исследователя есть своя собственная система морфологических оценок, которую он использует для идентификации того или иного элемента в непрерывном теле растения. Исследование варьирования элементов морфологической модели растения представляет особый интерес. Однако, углубление в морфологию отдельных частей растения не позволяет разработать универсальные диагностические ключи, которые необходимы на пути решения экологических проблем. Субъективный взгляд на каждый из многочисленных элементов в теле растения, и разночтения в их написании вносят путаницу, что затрудняет взаимопонимание между учеными. Концепция «Полицентрическая модель растения» позволяет по-новому подойти к дифференциации тела растения на 4 элемента, которые представляют собой не органы, а морфофункциональные центры. Это – центр побегообразования, центр минерального питания, центр органического питания, центр генерации. В этой концепции любое тело растения представляет собой полицентрическую систему. В табл. 3 сопоставлены элементы в двух моделях строения растения. В табл. 4 представлены элементы полицентрической модели растения и

их функциональная роль в процессе жизнедеятельности организма растения. Идентификация каждого из морфо-функциональных центров в организме растения конкретного вида требует индивидуального подхода. И для этого целесообразно использовать морфологическую модель растения.

#### 4. КОНЦЕПЦИЯ «МОДЕЛЬ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА РАСТЕНИЯ ИЗ КАТЕГОРИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КУСТАРНИК»

Ее применение наиболее актуально в процессе проведения анализа популяционных систем растений для решения экологических проблем и для использования в описательной ботанике. Вашему вниманию предлагается диагностическая шкала этапов в гипотетическом жизненном цикле растения из категории жизненных форм «Кустарник» (табл. 5). Ключевы-

ми моментами в ней является возрастной этап и две основные фазы развития растения: вегетация, генерация. Диагностический ключ для определения этапа жизненного цикла растения (табл. 6). Ключ универсален и подходит для растений разных видов. Он был апробирован на примере *Amygdalus nana* L. (Rosaceae). Контрольные экземпляры растения (900 кустов) в 2012-2013 гг. произрастали на территории Бавлинско- белбелебеевской равнины (Восточно-Закамский регион, Республика Татарстан, Альметьевский район). Их плотность размещения была такова, что наблюдался такой тип фитоценоза, как чистая заросль *A. nana* в формациях луговых степей на склонах экспозиции южная, юго-восточная, юго-западная с почвой выщелоченный маломощный чернозем (Федорова, 2017 в).

Таблица 3

Соотношение элементов в полицентрической и морфологической моделях растения

Полицентрическая модель	Морфологическая модель
Центр органического питания	Ассимилирующий орган (листовая пластинка, сегмент видоизмененного стебля или листа), гаустория (у растения-паразита)
Центр минерального питания	Узел (иногда вместе с прилегающим к нему участком междоузлия) на побегах различного типа в зоне формирования корневой системы различного типа
Центр побегообразования	Узел на побегах различного типа в зоне возобновления (орган: надземный побег, корневище, клубень, корнеклубень, луковица, клубнелуковица). Узел на плагиотропном надземном побеге
Центр генерации	Узел на побегах различного типа в зоне репродукции (орган: соцветие, часть соцветия, цветок, бутон, соплодие, плод, стробил, антеридий, архегоний, спорофилл)

Примечание: узел – участок тела растения в системе побега, на котором почки расположены на расстоянии менее 0,4 см

Таблица 4

Элементы полицентрической модели растения и их функциональная роль в процессе жизнедеятельности организма растения

Элемент	Функциональная роль	
Центр:	Формирование: 1. Систем ассимиляции или всасывания органического раствора; 2. Системы, обеспечивающей развитие продуктов вегетативного размножения; 3. Системы всасывания минерального раствора; 4. Системы, обеспечивающей развитие продуктов генеративного размножения	
	основная	дополнительная
органического питания	1	2, 3
минерального питания	3	2
Побегообразования	1, 2, 3	1, 3
Генерации	4	1, 2, 3

#### 5. КОНЦЕПЦИЯ «МОДЕЛЬ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СТАДИИ ДИГРЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТЕПИ»

Ее применение наиболее актуально в процессе проведения исследования степной растительности, которая испытывает интенсивное

антропогенное воздействие, в том числе в регионах с традицией кочевого скотоводства. Так случилось, что, я неожиданно столкнулась с проблемой пастбищной дигрессии растительности степи в Монголии. Летом 2016 г. в рамках Международной комплексной экспедиции, организованной Институтом географии и гео-

экологии Академии Наук Монголии я посетила ряд пастбищ Центральной Монголии (в том числе в Гоби). Работа в тандеме с аспирантками из Монголии (Федорова, Батцэрэн, 2009, 2011; Уртнасан, 2015), а также личные наблюдения (Федорова, 2017 а, 2017 б) натолкнули меня на размышления. Результат этих размышлений представляется Вашему вниманию.

Понятие степь многозначно. Остановлюсь на том, что это безлесный ландшафт, в котором преобладает низкорослая растительность, сформированная преимущественно растениями ксерофильного типа из разных категорий жизненных форм. В нормально развивающейся степи доминируют многолетние травянистые растения, формирующие дерновины. Могут произрастать кустарнички и низкорослые кустарники с мощными корневищами или плагиотропными корнями, а также однолетние травянистые растения. Все представители травянистых растений, полукустарники, кустарнички и приземистые кустарники входят в состав травяно-кустарничкового яруса и покрывают почву ковром разной плотности. В степи могут произрастать кустарники с хорошо развитой кроной (табл. 6). Они формируют кустарниковый ярус и их кроны проецируют тень над представителями травяно-кустарничкового яруса. Отдельно стоящие деревья также могут произрастать в степном ландшафте. Выделить фито-идентификаторы для шкалы дигрессии растительности степи возможно на основе двух геоботанических показателей: 1) проекция крон растений, формирующих кустарниковый ярус на пробной площади; 2) процентная доля многолетних травянистых растений, способных к формированию дерновины в составе травяно-кустарничкового яруса. Если проекция крон превышает 60 %, то можно говорить о том, что степной тип растительности сменился на тип растительности буш. Если процентная доля многолетних травянистых растений, способных к формированию дерновины в составе травяно-кустарничкового яруса ниже чем 10 %, то можно говорить о том, что степной тип растительности сменился на тип растительности пустыня. Однако каким образом можно рассчитать данные проценты? Этот вопрос ставит задачи, которые необходимо решить: 1) разработать универсальный ключ для выделения основных диагностических элементов растительности; 2) с учетом элементов растительности разработать формулу для определения Коэффициента дигрессии растительности степи. В табл. 7 представлен диагностический ключ для определения элементов растительности, основанный на дифференциации растений по ряду критериев в

концепции «Полицентрическая модель растения», которые необходимы для диагностики состояния растительности степи. Таких элементов 5. Они объединяют растения из разных категорий жизненных форм следующим образом: I – однолетние растения, II – многолетние травянистые растения, способные сформировать дерновину (*Stipa krylovii* Roshev., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev., *Agropyron cristatum* (L.) P. B., *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult. (Poaceae); *Potentilla bifurca* L. (Rosaceae); *Aster alpinus* L. (Asteraceae); *Allium mongolicum* Regel (Alliaceae), *Urtica cannabina* L. (Urticaceae), III – многолетние травянистые растения с удлиненными плагиотропными побегами, приземистые кустарники с длинными плагиотропными корнями или корневищами *Ephedra sinica* Stapf. (Ephedraceae) и кустарнички (*Artemisia adamsii* Besser, *Artemisia frigida* Willd. (Asteraceae); IV – кустарники с хорошо развитой кроной, способные сформировать кустарниковый ярус *Caragana microphylla* Lam. (Fabaceae), *Amygdalus nana* L. (Rosaceae)) и деревья, способные к формированию корневых отпрысков; V – деревья не способные к формированию корневых отпрысков. Используя данный диагностический ключ на материале стандартного геоботанического описания фитоценоза, можно провести математически точный расчет Коэффициента дигрессии растительности степи «Coefficient digression of stepe vegetation  $C_{dsv}$ , %». Для этого необходимо определить проективное покрытие каждого из видов растений по шкале КТШ-5 (табл. 1). Формула для определения коэффициента дигрессии такова, что в ней учтены элементы растительности степи, формирующие травяно-кустарничковый ярус:  $C_{svd} = 100 \times (\Sigma a / \Sigma(a + b + c))$ . Здесь  $\Sigma$  – сумма баллов покрытия растений, формирующих тот или иной элемент растительности:  $a$ ,  $b$ ,  $c$  – соответствует элементу II, I и III соответственно. В табл. 8 представлена шкала дигрессии растительности степи и ее фито-идентификаторы. Логические размышления и математический расчет привели меня к тому, что наиболее целесообразно выделить 5 стадий дигрессии степи. Границы стадий дигрессии математически определены с помощью Коэффициента дигрессии или проекции крон растений, формирующих кустарниковый ярус

## **6. КОНЦЕПЦИЯ «МОДЕЛЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЕ ПО МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫМ ГРУППАМ»**

Ее применение наиболее актуально в процессе проведения анализа популяционных систем растений из категории жизненных форм «Столон-образующие многолетние травянистые». Данную модель рассмотрим на примере одного из видов растения из данной категории жизненных форм – *Potentilla anserina* L. (Rosaceae). Столон представляет собой части видоизмененного соцветия. Он не имеет хорошо развитой механической ткани и по мере роста полегает на почву и имеет плагиотропное направление роста. В морфологической структуре stolона зона растяжения сменяется зоной торможения. В зоне торможения на stolоне формируется узел с ассимилирующим листом, латеральной и придаточными почками. Столон заканчивает свой рост в том случае, когда апикальная почка изменяет свое направление роста с плагиотропного на ортотропное. Это растение может сформировать на побегах различного типа несколько центров побегообразования: 1) розеточный побег; 2) эпигеогенное ортотропное корневище; 3) гипогеогенное ортотропное корневище, сформированное из придаточной почки корня (корневой отпрыск); 4) участок торможения на stolоне. Это растение способно

сформировать несколько центров минерального питания в зоне формирования корневой системы придаточного типа на побегах различного типа: 1) розеточный побег; 2) эпигеогенное ортотропное корневище; 3) участок торможения на stolоне. Это растение способно сформировать центры генерации на концах ортотропных ветвей побега, берущего свое начало из апикальной или латеральной почки, сформированной на розеточном побеге или в зоне торможения на stolоне. На разных этапах онтогенеза организм растения выбирает один из вариантов развития: стремиться к формированию нескольких центров побегообразования и минерального питания и к формированию хотя бы 1 центра генерации, или же не стремиться к этому. Эта особенность развития растения позволяет структурировать состав популяционной системы на 4 морфо-функциональные группы (табл. 9). Гипотетический жизненный цикл организма растения из категории жизненных форм «Столон-образующие многолетние травянистые» и вероятность распределения организмов на разных этапах онтогенеза по морфо-функциональным группам представлены на рис. 2.

Таблица 5

**Шкала этапов гипотетического жизненного цикла растения из категории жизненных форм «кустарник»**

Возрастной этап						
I	II		III		IV	
основная фаза развития растения						
вегетация	вегетация	вегетация, генерация	вегетация	вегетация, генерация	вегетация	вегетация, генерация
шкала						
I <sub>v</sub>	II <sub>v</sub>	II <sub>VG</sub>	III <sub>v</sub>	III <sub>VG</sub>	IV <sub>v</sub>	IV <sub>VG</sub>

Таблица 6

**Диагностический ключ для определения этапа по шкале этапов гипотетического жизненного цикла растения из категории жизненных форм «кустарник»**

Черты в морфологической структуре растения	Шкала						
	I <sub>v</sub>	II <sub>v</sub>	II <sub>VG</sub>	III <sub>v</sub>	III <sub>VG</sub>	IV <sub>v</sub>	IV <sub>VG</sub>
Центр генерации в фазе: бутонизация, цветение, плодоношение	–	–	+	--	+	–	+
Доля побегов в кроне, несущих центры ассимиляции, %	100	60≥100		40≥60		0≥40	
Побег, сформированный почкой кроны в год наблюдений	+	+	+	+	+	+	+
Побег, сформированный почкой корня или корневища до года наблюдений	–	+	+	+	+	+	+
Побег, сформированный почкой корня или корневища в год наблюдений	+	-/+	-/+	-/+	-/+	–	–

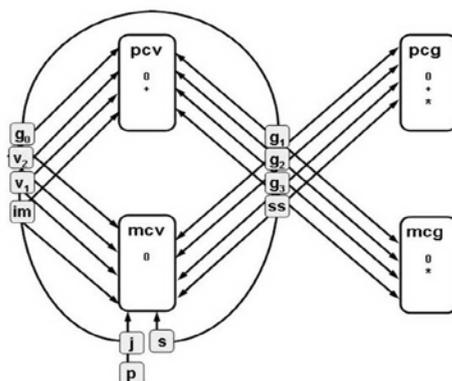
Примечание: крона – это система одревесневших многолетних побегов с экзогенными и эндогенными почками и центрами ассимиляции.

## 7. ЭТАПЫ ПРОВЕДЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОГО ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТЕНИЙ В ПРИРОДНОЙ СРЕДЕ

Обобщая практический опыт проведения популяционного исследования различных растений, с целью повышения эффективности про-

ведения работ считаю целесообразным рекомендовать использование 7-ступенчатого алгоритма: Этап 1. Составление геоботанического описания местообитания растения и определение координат в 3D модели экологической амплитуды местообитаний растений. Этап 2. Отбор контрольных образцов растения, их осмотр и проведение необходимых замеров различных органов. Этап 3. Описание элементов полицентрической модели строения растения с помощью морфологической модели растения. Этап

4. Описание гипотетического жизненного цикла растения в концепции «Полицентрическая модель растения». Этап 5. Статистическая и математическая оценка откликов популяционной системы растения на местообитание. Этап 6. Описание развития гипотетического организма растения в различных местообитаниях. Этап 7. Диагностика состояния популяционной системы растения в природной среде и прогноз ее развития на ближайшее будущее.



**Рис. 2.** Гипотетический жизненный цикл организма растения из категории жизненных форм «Столон-образующие многолетние травянистые» в популяционной системе: онтогенетические группы ( $p, j, im, v_1, v_2, g_0, g_1, g_2, g_3, ss, s$ ); морфофункциональные группы ( $mcv, pcv, mcg, pcg$ );  $0$  – наличие центра ассимиляции;  $+$  наличие нескольких центров побегообразования,  $*$  – наличие центра генерации

**Таблица 7**

**Ключ для определения диагностического элемента растительности**

Индикаторы, характеризующие максимально развитые гипотетические индивиды растений	Условный № элемента				
	I	II	III	IV	V
Количество центров побегообразования, шт.	1	1>	1>	1>	1
Количество центров минерального питания, шт.	1	1≥	1>	1>	1
Побег, сформированный почкой кроны	–	–	–	+	+
Побег, сформированный почкой корня или корневища	–	-/+	-/+	-/+	–
Расстояние коммуникационного участка побега или корня между центрами побегообразования варьирует в зависимости от среды и темпов роста растения, см	–	≥0,4	0,4>	0,4>	–

**Таблица 8**

**Шкала дигрессии растительности степи и ее фито-идентификаторы**

Пункт на шкале	$C_{dsv}, \%$	Проекция кроны растений в кустарниковом ярусе, %
Нормальная степь	60≥100	1≥10
Стадия дигрессии I	50>60	10≥20
Стадия дигрессии II	40>50	20≥30
Стадия дигрессии III	30>40	30≥40
Стадия дигрессии IV	20>30	40≥50
Стадия дигрессии V	10>20	50≥60
Пустыня / буш	1≥10 пустыня	60≥100 буш

**Характеристика элементов модели распределения растений  
в популяционной системе по морфо-функциональным группам»**

Наименование группы и ее символ	Элементы полицентрической модели растения	Функциональная роль группы
<i>mcv</i> моноцентрическая вегетирующая (monocentric vegetative)	1 центр побегообразования, 1 центр минерального питания	накопление биомассы
<i>pcv</i> полицентрическая вегетирующая (polycentric vegetative)	2 и более центров побегообразования, 1 и более центров минерального питания	накопление биомассы, вегетативное размножение
<i>mcs</i> моноцентрическая генерирующая (monocentric generative)	1 центр побегообразования, 1 центр минерального питания, 1 и более центров генерации	накопление биомассы, генеративное размножение
<i>pcg</i> полицентрическая генерирующая (polycentric generative)	2 и более центров побегообразования, 1 и более центров минерального питания, 1 и более центров генерации	накопление биомассы, генеративное и вегетативное размножение

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Примеры использования представленных концепций и методик в процессе проведения популяционного исследования растений с различными элементами растительных систем представлены в публикациях в разделе данной статьи «Список литературы». Популяризация данной методологии среди научного сообщества позволит: 1) понизить долю субъективизма в процессе оценки событий в мире растений, 2) открыть закономерности развития растительных систем разного уровня; 3) повысить эф-

фективность технологий по разработке мер для рационального использования растительных ресурсов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в соответствии с Государственной программой РФ «Повышение конкурентоспособности Казанского федерального университета».

Конфликт интересов: Автор подтверждает, что данные не содержат какой-либо конфликт интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Актуальные проблемы** современной биоморфологии / ред Н.П. Савиных. Киров: Радуга-пресс, 2012. 610 с.
- Любарский Е.Л.** Об оценке проективного покрытия компонентов травостоя // Экология. 1974. № 1. С. 98-99.
- Популяционно-онтогенетическое направление** в России и ближнем зарубежье: справочное издание / ред. Л.А. Жукова. Тверь: Твер. ГУ, 2018. 440 с.
- Уртнасан М.** Пастбищная дигрессия в степях северной части Центральной Монголии: дис. к.б.н.: 03.02.01 – Ботаника. Казань, 2015. 167 с.
- Федорова С.В.** Структура и организация популяций ряда наземно-ползучих растений в разных эколого-фитоценологических условиях. Автореф. дис. ... к.б.н. Казань, 2008. 22 с.
- Федорова С.В.** Анализ морфо-функциональных спектров в модельных популяциях наземно-ползучих растений // Proceedings of institute of Botany, MAS. Ulaanbaatar. 2009. № 21. С. 179-187.
- Федорова С.В.** Популяционные отклики *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) на смену эколого-фитоценологических факторов // Тр. Тигирекского заповедника. 2010. Вып. 3. С. 160-165.
- Федорова С.В.** Популяционные отклики *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) на смену эколого-ценотических факторов // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: мат-лы. II Междунар. интернет-конф. (Казань, 8–11 ноября 2011 г.). Казань: Каз. ун-та, 2011. С. 139-148.
- Федорова С.В.** Популяционные реакции *Galium odoratum* (L.) Scop. (Rubiaceae) на смену условий местообитания // Изв. Самар. НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1 (7). С. 1872-1878.
- Федорова С.** Популяционная организация травянистых растений в лесных фитоценозах: *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) и *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae). LAP LAMBERT Acad. Publish. Germany, 2013 a. 116 с.
- Федорова С.В.** Популяционные отклики *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) на смену местообитания в условиях крайнего севера // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: материалы Всерос. конф. (Сыктывкар, 3-7 июня 2013 г.). Сыктывкар: Институт Биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013 б. С. 140-143.

- Федорова С.В.** Популяционные отклики *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) на смену эколого-ценотических условий // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира. Минск: Экоперспектива, 2014. С. 267-271.
- Федорова С.В.** *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae): полицентрическая модель строения организма, морфометрия, продуктивность // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2015 а. № 14 С. 308-313.
- Федорова С.В.** Сезонный ритм развития полицентрических систем в ценопопуляции *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae) // Бюл. Ботанического сада-института ДВО РАН. 2015 б. Вып. 14. С. 11-27.
- Федорова С.В.** Методологические основы популяционного исследования растений с вегетативным размножением // V Всерос. геоботаническая школа-конф. с междунар. уч. (Санкт-Петербург 4–9 октября, 2015 г.): сб. тез. Санкт-Петербург: С-ПбГУ, 2015 в. С. 153.
- Федорова С.В.** Полицентрическая модель растения – как инструмент для диагностики популяционной системы // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: матлы. Всерос. с междунар. уч., посвящ. 115-летию А. А. Уранова (Пенза, 10–14 мая, 2016 г.). Пенза: ПГУ, 2016 а. С. 188-191.
- Федорова С.В.** Принципы организации популяционного исследования растений, способных к вегетативному размножению // Экологическое краеведение: материалы III Всерос. науч.-практ. конф. (Ишим, 16 апреля 2016 г.). Ишим: ИПИ, 2016 б. С. 73-80.
- Федорова С.В.** Доминанты степных пастбищ Монголии: популяционный аспект // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всерос. популяционного семинара памяти Н.В. Глотова (Йошкар-Ола, 11-14 апреля, 2017). Йошкар-Ола, 2017 а. С. 241-244.
- Федорова С.В.** Доминант степных пастбищ Монголии – *Stipa krylovii* Roshev. (Poaceae): популяционный аспект // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2017 б. № 16. С. 161-165.
- Федорова С.В.** Диагностический ключ для определения этапа жизненного цикла растения из категории жизненных форм «вегетативно-подвижные» // Биоморфологические исследования на современном этапе: материалы конф. с междунар. уч. «Современные проблемы биоморфологии» (Владивосток, 3-9 октября 2017 г.). Владивосток, 2017 в. С. 194-198.
- Федорова С.В.** Концепция «Полицентрическая модель растения» – методологическая основа популяционной экологии растений // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV Междунар. науч. конф. Екатеринбург: Урал. ун-та; Гуманитар. ун-та, 2018. С. 981-985.
- Федорова С.В., Батцэрэн Ц.** Популяционная организация *Ephedra sinica* Stapf. (Ephedraceae) в степи Восточной Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы Восьмой международной научно-практической конференции (Барнаул, 19–22 октября 2009 г.). Барнаул: РБИК "Артика" (ИП Жирнессенко С.С.), 2009. С. 265-273.
- Федорова С.В., Батцэрэн Ц.** Популяции *Ephedra sinica* Stapf. в сухих степях // Materiálly VII Mezinárodní vědecko-praktické konference "Aktuální vývojenosti vmdy – 2011" (27.06.20011 – 5.07.20011, po sekcich "Biologicke vmdy", "Zemmdmlstvn", "Zvlrolijkashstvn"). Praha: Education and Science. 2011. Dil. 16. S. 12-18.
- Цыганов Д.Н.** Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. Наука, 1983. 197 с.
- Fedorova S.V.** *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) cenopopulations in forest: responses to climatic factor // RJPBCS. 2015. V. 6, N 4. P. 2106-2113.