
**СТАТЬИ, ПОДГОТОВЛЕННЫЕ ПО МАТЕРИАЛАМ
IV ВСЕРОССИЙСКОГО ПОПУЛЯЦИОННОГО
СЕМИНАРА “ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ”**

УДК 581.524:632,837.2

**ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ
И ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНОЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ
СТРУКТУРЫ ИХ ПОПУЛЯЦИЙ**

© 2002 г. **О. В. Смирнова, М. М. Палёнова*, А. С. Комаров****

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

117418 Москва, Новочеремушкинская ул., д. 69

**Всероссийский научно-исследовательский и информационный центр по лесным ресурсам*

117418 Москва, Новочеремушкинская ул., д. 69

***Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН*

142290 Пущино, Московская область

Поступила в редакцию 18.04.01 г.

В работе обобщен материал, накопленный в популяционно-онтогенетических исследованиях растений, отмечены ведущие признаки онтогенетического развития растений, которые существенным образом определяют особенности структуры их популяций. Выявленные закономерности позволили авторам разработать имитационные модели динамики популяций растений. Представлены результаты моделирования, дано их сопоставление с эмпирическими данными. Рассмотрены вопросы о влиянии особенностей онтогенеза растений разных типов биоморф на генетическую структуру популяций и процессы на биогеоценотическом уровне.

Ключевые слова: растения, тип биоморфы, генета, рамета, онтогенез, популяция, математические модели, клеточные автоматы.

Изучение механизмов и принципов регуляции процессов на популяционном уровне невозможно без использования понятий и закономерностей организма. Цель данной работы – исследовать влияние особенностей хода онтогенеза у растений разных жизненных форм на формирование возрастной и пространственной структуры популяций и обсудить возможные эволюционные последствия особенностей онтогенеза растений.

Разработанное школой Серебряковых представление о системе жизненных форм растений (Серебряков, 1962, 1964; Серебрякова, 1971, 1981) основано на разностороннем изучении морфологической структуры растений и ее развитии в онтогенезе. Онтогенез растений, для которых характерен прикрепленный образ жизни, – явление, протекающее во времени и пространстве, поэтому существуют два аспекта рассмотрения этого процесса – временной и пространственный.

ОНТОГЕНЕЗ КАК СОБЫТИЯ ВО ВРЕМЕНИ

Каждую особь популяции можно охарактеризовать абсолютным или календарным возрастом, представляющим отрезок времени с момента ее возникновения до момента наблюдения, а также относительным или биологическим возрастом – специфическим набором морфологических, ана-

томических, физиологических признаков, совокупность которых определяет ее онтогенетическое состояние (Ценопопуляции..., 1976).

Определение онтогенетического состояния для популяционных исследований имеет несравненно большее значение, чем определение календарного возраста. Это обусловлено следующими обстоятельствами: 1) разные особи одного и того же вида достигают определенного онтогенетического состояния в разные календарные сроки, но поскольку они находятся на одном и том же этапе индивидуального развития, роль их в популяции и ценозе одинакова; 2) особи растений разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, поэтому их сравнительная оценка может быть проведена только на основе определения биологического возраста (Ценопопуляции..., 1988). Кроме того, определение абсолютного возраста большинства растений практически невозможно из-за постоянного обновления многолетних частей, а классификация по онтогенетическим состояниям вполне реальна.

Работой большой группы исследователей (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Gatzuk et al., 1980; The population structure..., 1985; Смирнова, 1987; Жукова, 1995)

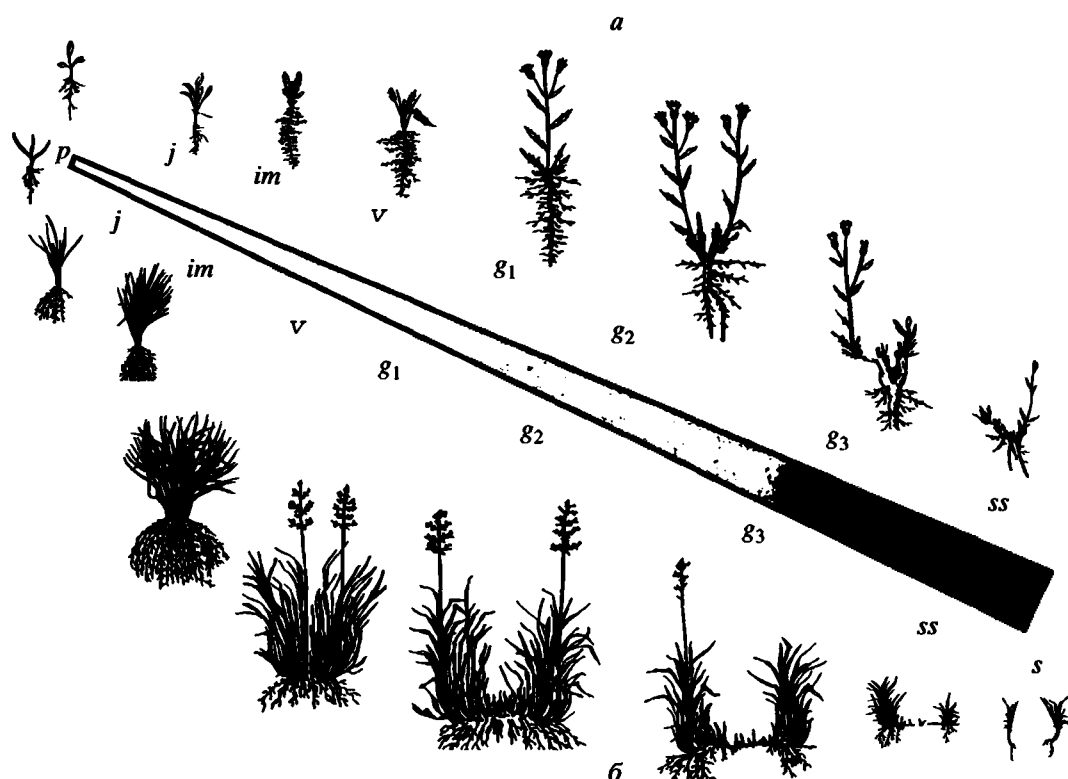


Рис. 1. Схема онтогенеза растений (генет) полицентрического (а) и моноцентрического (б) типов биоморф.

показано, что онтогенез растений можно выразить в терминах концепции дискретного описания онтогенеза. При этом существенно, что для описания используется представление о биологическом (а не календарном) возрасте, тем самым онтогенез представляется как процесс перехода растения из одного онтогенетического состояния в другое. В на-

стоящее время при описании полного онтогенеза растений широко используется периодизация, предложенная Работновым (1950), дополненная Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976; Онтогенетический атлас..., 1997, 2000), включающая десять онтогенетических состояний (рис. 1). Она выглядит следующим образом.

Периоды	Онтогенетическое состояние	Индексы состояний
I. Латентный	1. Семя	se
II. Прегенеративный	2. Проросток	p
	3. Ювенильное	j
	4. Имматурное	im
	5. Виргинильное (молодое вегетативное)	v
III. Генеративный	6. Молодое (раннее) генеративное	g1
	7. Средневозрастное (зрелое) генеративное	g2
	8. Старое (позднее) генеративное	g3
IV. Постгенеративный	9. Субсенильное	ss
	10. Сенильное	s

Каждое из состояний рассматривается как узловой момент развития, отличающийся особенностями морфогенеза, определенными отношениями новообразования и отмирания, морфоло-

гическими маркерами, спецификой физиолого-биохимических процессов (Жукова, 2002). К настоящему времени описан онтогенез более 500 видов растений, в том числе споро- и гаметофитов ря-

да папоротников (Шорина, 1981), а также некоторых видов лишайников (Суетина, Жукова, 1997).

В терминах названной концепции описан онтогенез растений широколиственных лесов (Старостенкова, 1971; Смирнова, Торопова, 1974; Смирнова, Черемушкина, 1975; Торопова, 1977; Смирнова, 1987; Истомина, Богомолова, 1991; Евстигнеев и др., 1992; Восточноевропейские..., 1994), пойменных и материковых лугов (Диагнозы и ключи..., 1980, 1983а,б; 1987, 1989, 1997), степей и полупустынь (Кожевникова, Трулевич, 1971; Vorontzova, Zaugolnova, 1985), горных фитоценозов (Онипченко, 1983, 1984; Малиновский и др., 1984), сорных и рудеральных растений (Марков, 1980; Лебедев, 1984; Злобин, 1984, 1989; Марков, 1992).

ОНТОГЕНЕЗ КАК СОБЫТИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ

В структурно-пространственном аспекте онтогенез растения можно рассматривать как процесс последовательного изменения его морфоструктуры. С одной стороны, если описывать самые общие черты этого процесса, то преобразование морфоструктуры растения в ходе онтогенеза сводится к последовательным изменениям размещения его частей (побегов и корней) в пространстве. Все остальные детали описания лишь уточняют, с помощью каких именно образований (каких адаптивных модификаций побеговых или корневых систем) у растений разных групп жизненных форм реализуется тот или иной тип пространственной структуры. С другой стороны, если рассматривать пространственную структуру растения с популяционных позиций, т.е. утверждать, что выделяемые "части растения" есть "элементарные источники фитогенного поля, центры воздействия на среду, которые пространственно обособлены от других таких же центров" (Уранов, 1965), то при всем разнообразии жизненных форм растений можно найти только три варианта пространственных структур (типов биоморф), которые могут быть сформированы растением. Были выделены (Ценопопуляции..., 1976) растения моноцентрического, неявнополицентрического и явнополицентрического типов биоморф (рис. 1, 2). Классификация растений по типам биоморф необходима для определения объема счетной единицы (элемента популяции), исследования закономерностей регулирования численности и пространственной структуры популяций. Только на основе формализации типов биоморф можно проводить сравнительно-популяционные исследования.

Названия типов биоморф даны по двум признакам пространственной структуры взрослых особей: по числу центров разрастания особи (моно- или поли-) и по степени выраженности отдельных центров в составе особи (явно- или неявно-), которая определяется большей или меньшей

обособленностью их друг от друга (Смирнова, 1987). Взрослые особи видов, относящихся к моноцентрическим биоморфам, характеризуются тем, что корни, побеги и почки возобновления сосредоточены в единственном центре, который является источником разрастания, т.е. взрослая особь представляет собой элементарный источник фитогенного поля.

Взрослые особи видов, относящихся к явнополицентрическим биоморфам, характеризуются наличием нескольких четко выраженных центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления, соединенных между собой коммуникациями (гипогеевыми корневищами, столонами, плетями, наземноползучими побегами и пр.). Они одновременно выступают как центры разрастания особей и характеризуются относительной автономностью, т.е. могут самостоятельно существовать и давать новые центры при естественном или искусственном отделении. Взрослые особи видов, относящихся к неявнополицентрическому типу биоморф, так же, как и в предыдущем типе, имеют несколько центров разрастания (центров сосредоточения корней, побегов и почек возобновления). Однако в онтогенезе особи эти центры возникают настолько близко, что их трудно различить.

Формирование полицентрических биоморф связано с процессом морфологической дезинтеграции, которую можно определить как процесс, приводящий к появлению четко обособленных структурных элементов (рамет) в пределах особи (генеты), способных (при отделении) к самостоятельному существованию и развитию. Морфологическая дезинтеграция у перечисленных выше трех типов биоморф проявляется в разное время и с разной степенью выраженности, можно рассматривать следующие ее аспекты: ранняя и поздняя (онтогенетическое состояние материнских растений), полная и частичная, специализированная и неспециализированная, с омоложением или без омоложения дочерних рамет. Полная морфологическая дезинтеграция означает вегетативное размножение.

Таким образом, еще одним важнейшим признаком, характеризующим онтогенез растений, является вегетативное размножение. При всем многообразии вариантов вегетативного размножения у растений разных жизненных форм существенно (с точки зрения популяционных последствий) выделение двух типов онтогенеза: с омоложением образующихся рамет и без него (рис. 3). Значение этой характеристики онтогенеза в значительной мере обуславливает особенности возрастной структуры популяций растений.

Указанных признаков хватает для содержательного описания вариантов онтогенеза многообразных жизненных форм растений (таблица) и прогнозирования особенностей структуры их популяций. Обобщение результатов многочислен-

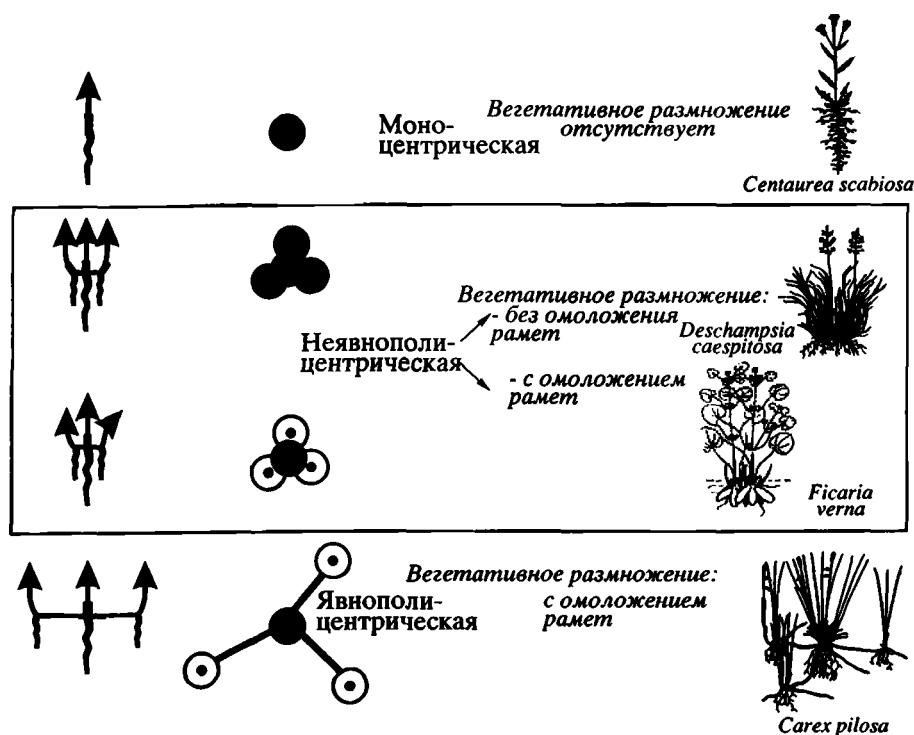


Рис. 2. Типы биоморф.

ных полевых исследований позволяет утверждать, что каждая группа растений, выделенная на основании особенностей хода онтогенеза (тип биоморфы взрослых особей и степень омоложения ризом), обладает общими чертами структуры их популяций. Можно прогнозировать пространственную и возрастную структуру популяций растений разных жизненных форм на основе знания особенностей онтогенеза составляющих популяцию особей.

Изучение большого числа видов разных жизненных форм в разных ценозах позволило говорить о том, что возрастной состав нормальных ценопопуляций характеризуется определенным

соотношением онтогенетических групп (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Смирнова, 1987; Чистякова, 1988; Жукова, 1995). На этом основании стало возможным выделение характерного онтогенетического спектра, свойственного данному виду (Ценопопуляции..., 1988). Популяции растений одного типа биоморфы имеют близкие варианты характерного онтогенетического спектра, поскольку средние показатели участия онтогенетических групп определяются биологическими свойствами вида и, прежде всего, особенностями его онтогенеза. Вариации связаны с различными воздействиями, такими как влияние ценотической обстановки, разными вариантами климатических, зоо- и антропогенных нарушений.

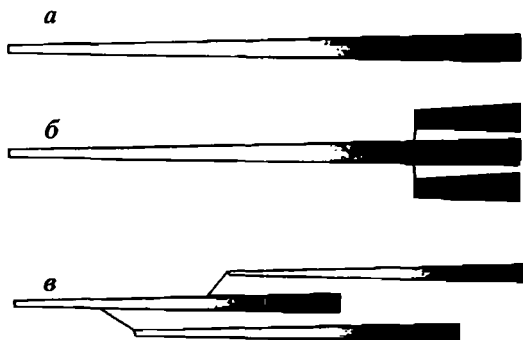


Рис. 3. Типы онтогенеза растений разных типов биоморф: а – моноцентрический, без вегетативного размножения; б – полицентрический, вегетативное размножение без омоложения ризом; в – полицентрический, вегетативное размножение с омоложением ризом.

Приведем обобщающие описания характерного онтогенетического спектра, основанного на полевых исследованиях популяций растений разных типов биоморф. Для растений моноцентрического типа биоморф (возможности вегетативного размножения ограничены) самоподдержание популяций осуществляется семенным путем, преобладают прегенеративные растения (необходимость значительного резерва растений этой онтогенетической группы в популяции определяется высокой смертностью растений). Левосторонний онтогенетический спектр характерен и для той группы неявнополицентрических растений, которые образуют глубоко омоложенные ризомы: максимум в спектре создается за счет смешанного (семенного и вегетативного) способа само-

Типы биоморф и варианты вегетативного размножения растений

Варианты вегетативного размножения	Тип биоморфы		
	моноцентрический	неявнополицентрический	явнополицентрический
Нет	Стержнекорневые, дерновинные, клубневые, луковичные травы; одностовольные (моноподialesные и симподialesные) деревья; аэроксильные вегетативно-неподвижные кустарники; подушки без придаточного укоренения	Партикулирующие стержнекорневые, кистекорневые, короткокорневищные, плотнодерновинные, рыхлокустовые, клубневые, луковичные травы; полукустарники, кустарники и подушки с придаточным укоренением	
Есть, без омоложения			
Есть, с омоложением			
		Луковичные, клубнелуковичные, клубневые, корневищнокистекорневые, короткокорневищные травы; эпигенногеоксильные кустарники; многоствольные и немногоствольные деревья	Длиннокорневищные, корневищно-стержнекорневые, столонообразующие, длиннокорневищные, наземноползучие травы; кустарнички, аэроксильные вегетативно-подвижные кустарники; гипогенно-геоксильные кустарники и кустарнички; стланики; куртинообразующие деревья

поддержания популяции. Для многих неявнополицентрических растений, которые в результате вегетативного размножения образуют неомоложенные раметы, типичен бимодальный онтогенетический спектр: максимум на прегенеративной группе (активное семенное возобновление) и на группе старых генеративных и субсенильных растений (вегетативное размножение). Онтогенетический спектр явнополицентрических растений отличается положением абсолютного максимума на молодых и средневозрастных генеративных особях, часто наблюдается его неполночленность.

Пространственная структура популяций растений в силу прикрепленного характера жизни составляющих их элементов существенным образом определяется особенностями размещения и взаимодействия особей, т.е. в первую очередь типом их биоморфы. Так, показано (Смирнова 1987; Восточноевропейские..., 1994), что для пространственной структуры популяций видов моноцентрического типа биоморфы характерна мозаика относительно крупных пятен, сравнимых с фитогенным полем растения, в каждом из которых сгруппированы особи одного онтогенетического состояния; пространственная структура неявнополицентрических видов характеризуется более мелкой мозаикой пятен. Для популяций явнополицентрических видов характерно относительно равномерное распределение растений разных онтогенетических состояний в пространстве.

Выявленные закономерности легли в основу создания математической модели, которая прогнозирует динамику численности, плотности, возрастной и пространственной структуры модельных популяций на основе алгоритмизации поведения элементов популяции (аналог описания особенностей онтогенеза).

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Наиболее удобным способом описать динамику популяций разных видов растений, состоящих из дискретных неподвижных особей, в настоящее время является так называемый клеточно-автоматный подход в моделировании. Впервые клеточные автоматы как математические объекты ввел фон Нейман (Neumann, von, 1966) для построения схем самовоспроизведения простых формальных инженерных устройств. В таких схемах время и пространство считались дискретными, а взаимодействия между устройствами определялись локально, т.е. только с ближайшими соседями в пространстве. В дальнейшем при развитии вычислительной техники клеточные автоматы оказались гибким инструментом, позволяющим моделировать сложные пространственные структуры. Более того, в последнее время схемы, их использующие, во многих задачах физики оказываются более информативными, чем привычные для теоретической физики уравнения в частных производных (Toffoli, 1984; Gerhard et al., 1990).

Впервые клеточно-автоматный подход к моделированию популяций растений был применен в 80-х гг. (Комаров, 1982, 1988; Edelstein, 1982; Czarán, 1984; Inghe, 1989, 1990), в 90-е гг. работы продолжил Сильвертаун с коллегами (Silvertown et al., 1992, 1993, 1994). Краткие обзоры по применению клеточных автоматов в экологии приведены в некоторых работах (Грабовский, 1997; Balzter et al., 1998).

Исследования природных популяций показали, что на формирование возрастной и пространственной структуры оказывают влияние как особенности онтогенеза элементов популяции, так и специфика экологической и ценоотической обстановки (Ценопопуляции..., 1976; Смирнова, 1987; Жукова, 1995). Применение техники имитационного моделирования (Комаров, 1982, 1988) позволяет поставить “чистый” эксперимент, т.е. проследить развитие популяции модельных растений, не искаженное влиянием вышеперечисленных внешних факторов, выявить особенности и ведущие зависимости популяционного уровня от характеристик онтогенеза. В таких компьютерных экспериментах исследователь может проверять свои гипотезы, оценивать их адекватность, т.е. может видеть, как изменения параметров онтогенеза элементов популяции (их биологических свойств) влияют на формирование популяционной структуры растений.

Онтогенез модельных растений “компьютерной” популяции (описание модели см.: Комаров, Палёнова, 2002) задан такими параметрами, как длительность, число онтогенетических состояний, наличие/отсутствие вегетативного размножения в ходе развития, возрастное состояние материнских растений в момент вегетативного размножения, возрастное состояние дочерних рамет, число образующихся дочерних рамет. Перечисленные параметры одновременно являются и параметрами работы модели. Кроме того, в модели заданы случайное появление новых растений самого младшего возраста с заданной вероятностью (аналог семенного размножения) и случайное уничтожение, также с некоторой вероятностью (аналог внешних нарушений). Таким образом моделируются основные популяционные события: рост и развитие растений, семенное и вегетативное размножение, естественная или случайная гибель отдельных растений.

Пространство в модели определено как правильная квадратная решетка, в узлах которой могут находиться модельные растения. Это дает возможность легко определить расстояния между растениями (в шагах решетки) и до их ближайших соседей.

Элемент популяции (рамета или генета на начальных этапах онтогенеза, до момента образования дочерних рамет) в модели всегда имеет моноцентрическую структуру. Дочерние раметы образуются или в непосредственной близости от материнского растения (удаление на 1 шаг в терминах модели для растения неявнополицентричес-

кого типа биоморфы), или в некотором удалении от материнского растения (на 3–5 шагов решетки в терминах модели для растений явнополицентрического типа биоморфы). Онтогенетическое состояние рамет может быть таким же: старше или моложе, чем у материнского растения.

Авторы провели четыре серии компьютерных экспериментов, в которых в соответствии с вышеизложенными обобщениями исследовали влияние параметров онтогенеза на формирование возрастной и пространственной структуры популяций модельных растений. Растения отличались по типу биоморфы и степени омоложения дочерних рамет, что было выражено следующими параметрами модели: наличие/отсутствие вегетативного размножения, онтогенетическое состояние и степень удаления дочерних рамет от материнских растений. От серии к серии компьютерных экспериментов изменялось значение только одного параметра (вариант *а* – запрет вегетативного размножения; *б* – вегетативное размножение, удаление дочерних рамет от материнской на 1 шаг; без омоложения дочерних рамет; *в* – вегетативное размножение, удаление дочерних рамет от материнской на 1 шаг, с омоложением дочерних рамет; *г* – вегетативное размножение, удаление дочерних рамет от материнской на 5 шагов, с омоложением дочерних рамет), все остальные параметры модели были фиксированы.

Проведенные вычислительные эксперименты показали существенное влияние типа биоморфы и степени омоложения рамет на формирование возрастной структуры популяций. На рис. 4 приведены варианты возрастной структуры модельных популяций из разных серий компьютерных экспериментов. В результате моделирования популяций моноцентрических растений формируется четко выраженный левосторонний онтогенетический спектр с абсолютным максимумом на группе молодых растений за счет семенного способа самоподдержания популяции (рис. 4, *а*). Очень похожий онтогенетический спектр имеют популяции неявнополицентрических растений с омоложением рамет (рис. 4, *в*), отличает их только то, что молодые онтогенетические группы популяции составлены преимущественно особями вегетативного происхождения – раметами. Для модельных популяций неявнополицентрических растений без омоложения рамет характерен бимодальный возрастной спектр (рис. 4, *б*), один максимум относится к молодой, другой – к старой части популяции. Для модельной популяции явнополицентрических растений характерен максимум онтогенетического спектра на растениях виргинильного и молодого генеративного онтогенетического состояния (рис. 4, *г*). Похожие типы онтогенетических спектров описаны в природных популяциях как характерные спектры для растений с соответствующим типом онтогенеза

Типы биоморф и варианты вегетативного размножения растений

Варианты вегетативного размножения	Тип биоморфы		
	моноцентрический	неявнополицентрический	явнополицентрический
Нет	Стержнекорневые, дерновинные, клубневые, луковичные травы; одноствольные (моноподиальные и симподиальные) деревья; аэроксильные вегетативно-неподвижные кустарники; подушки без придаточного укоренения	Партикулирующие стержнекорневые, кистекорневые, короткокорневищные, плотнодерновинные, рыхлокустовые, клубневые, луковичные травы; полукустарники, кустарники и подушки с придаточным укоренением	
Есть, без омоложения			
Есть, с омоложением			
		Луковичные, клубнелуковичные, клубневые, корневищнокистекорневые, короткокорневищные травы; эпигенно-геоксильные кустарники; многоствольные и немногоствольные деревья	Длиннокорневищные, корневищно-стержнекорневые, столонообразующие, длиннокорневищные, наземноползучие травы; кустарнички, аэроксильные вегетативно-подвижные кустарники; гипогенно-геоксильные кустарники и кустарнички; стланики; куртинообразующие деревья

поддержания популяции. Для многих неявнополицентрических растений, которые в результате вегетативного размножения образуют неомоложенные рамы, типичен бимодальный онтогенетический спектр: максимум на прегенеративной группе (активное семенное возобновление) и на группе старых генеративных и субсенильных растений (вегетативное размножение). Онтогенетический спектр явнополицентрических растений отличается положением абсолютного максимума на молодых и средневозрастных генеративных особях, часто наблюдается его неполноценность.

Пространственная структура популяций растений в силу прикрепленного характера жизни составляющих их элементов существенным образом определяется особенностями размещения и взаимодействия особей, т.е. в первую очередь типом их биоморфы. Так, показано (Смирнова 1987; Восточноевропейские..., 1994), что для пространственной структуры популяций видов моноцентрического типа биоморфы характерна мозаика относительно крупных пятен, сравнимых с фитогенным полем растения, в каждом из которых сгруппированы особи одного онтогенетического состояния; пространственная структура неявнополицентрических видов характеризуется более мелкой мозаикой пятен. Для популяций явнополицентрических видов характерно относительно равномерное распределение растений разных онтогенетических состояний в пространстве.

Выявленные закономерности легли в основу создания математической модели, которая прогнозирует динамику численности, плотности, возрастной и пространственной структуры модельных популяций на основе алгоритмизации поведения элементов популяции (аналог описания особенностей онтогенеза).

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Наиболее удобным способом описать динамику популяций разных видов растений, состоящих из дискретных неподвижных особей, в настоящее время является так называемый клеточно-автоматный подход в моделировании. Впервые клеточные автоматы как математические объекты ввел фон Нейман (Neumann, von, 1966) для построения схем самовоспроизведения простых формальных инженерных устройств. В таких схемах время и пространство считались дискретными, а взаимодействия между устройствами определялись локально, т.е. только с ближайшими соседями в пространстве. В дальнейшем при развитии вычислительной техники клеточные автоматы оказались гибким инструментом, позволяющим моделировать сложные пространственные структуры. Более того, в последнее время схемы, их использующие, во многих задачах физики оказываются более информативными, чем привычные для теоретической физики уравнения в частных производных (Toffoli, 1984; Gerhard et al., 1990).

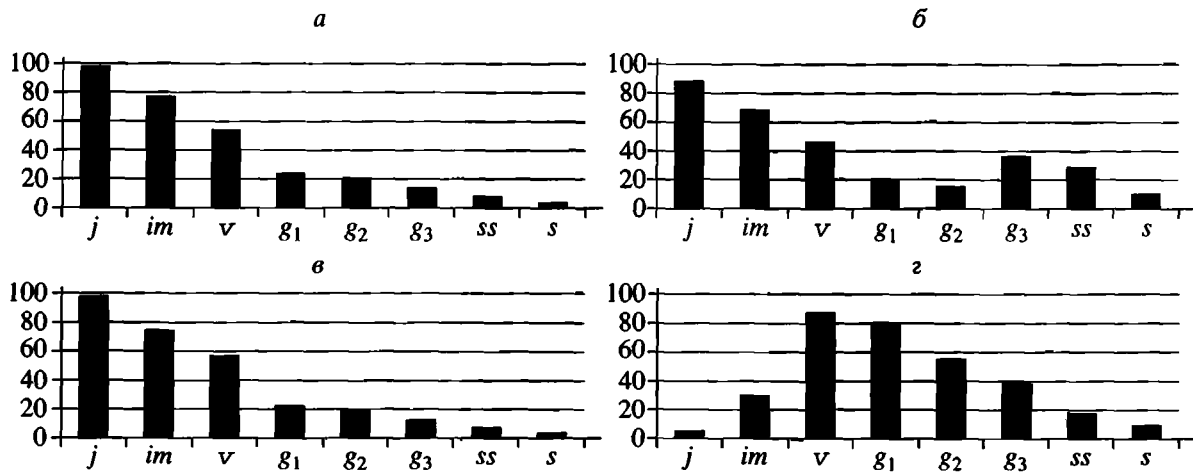


Рис. 4. Возрастные спектры популяций растений разных типов биоморф: *a* – моноцентрический, без вегетативного размножения; *б* – неявнополицентрический, вегетативное размножение без омоложения рамет; *в* – неявнополицентрический, вегетативное размножение с омоложением рамет; *з* – явнополицентрический, вегетативное размножение с омоложением рамет (результаты компьютерного моделирования).

(Смирнова, 1987; Ценопопуляции..., 1988; Заугольнова и др., 1991; Жукова, 1995). Таким образом, показано, что изменение значения единственного параметра, характеризующего онтогенез элемента популяции, ведет к существенному изменению одной из ведущих популяционных характеристик.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ, ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

Есть один аспект, неявным образом избегаемый в демографических исследованиях популяций растений, – это особенности влияния онтогенеза растений разных типов биоморф на события эволюционного масштаба в популяциях и сообществах. Изучение популяционной динамики в демографических работах сфокусировано, прежде всего, на исследовании выживания и воспроизведения особей (индивидуумов, элементарных счетных единиц популяций). Для большинства животных, а также моноцентрических растений такой подход справедлив, что нельзя сказать применительно к растениям явно- и неявнополицентрического типов биоморф.

Как показано выше, для растений полицентрических типов биоморф характерен процесс вегетативного размножения, результатом которого является образование клона на определенном этапе онтогенеза генеты. Генету-клон можно рассматривать как популяционный локус, образованный раментами, обладающими идентичным генотипом. Описание онтогенеза растений разных типов биоморф имеет принципиальные отличия: в случае моноцентрических растений (рис. 1, *a*, 3, *a*) мы описываем онтогенез элемента популяции, онтогенез особи; в случае полицентрических растений (рис. 1, *б*, 3, *б*, *в*) на начальных этапах – он-

тогенез генеты-особи (элемента популяции), далее должны описывать (но не описываем в большинстве исследований) онтогенез генеты-клона как совокупности рамет. Как видим, в онтогенезе полицентрических растений неявно происходит переход на надорганизменный уровень, поскольку описание онтогенеза генеты-клона является описанием развития некоторого популяционного локуса, т.е. объекта уже популяционного уровня.

Полицентрические растения являются сложными объектами для демографических исследований на уровне генет в силу следующих особенностей: во-первых, их генеты обычно долго живут, во-вторых, отдельные генеты трудно идентифицировать в естественных популяциях. Последняя особенность связана с недолговечностью морфологической связи дочерних и материнских рамет и диффузной пространственной структурой клонов многих видов таких растений. Дополнительным, чисто методическим, затруднением на пути демографических исследований на уровне генет популяций полицентрических растений является стереотип традиционного описания онтогенеза этих видов. Сначала дается описание последовательного ряда элементарных единиц семенного происхождения (генет-особей), таких, как первичный побег, первичный куст, рыхлый куст, дернина, куртина и пр., а далее – последовательного ряда элементарных (популяционных счетных) единиц вегетативного происхождения (рамет), таких, как кустящаяся партикула, система парциальных побегов или кустов, парциальный куст и пр. Описание онтогенеза растения в целом (теперь уже генеты-клона) не проводится, поскольку характеристика начальных этапов онтогенеза генеты сменяется описанием середины и конца неполного онтогенеза рамет исследуемого вида.

Большинство популяционных исследований растений полицентрических типов биоморф сфокусировано на исследовании скорости рождения и смерти рамет, в результате чего в большинстве случаев можно говорить только о пространственной и возрастной структуре популяций рамет.

Таким образом, особенностью онтогенеза растений явно- и неявнополицентрических типов биоморф является переход их генет в процессе развития с организменного на популяционный уровень, т.е. онтогенез генет растений полицентрических типов биоморф происходит в потоке поколений рамет (рис. 5, а). На этом обычно не акцентировали внимание, но об этом говорят сами данные (Смирнова, 1987), к этому же приводит нас формализация описания онтогенеза для популяционной математической модели, такой подход уже реализован в отдельных исследованиях популяционной жизни генет (Палёнова, 1993; Falinska, 1995). Влияние такого представления для понимания специфики формирования генетической структуры популяций растений разных типов биоморф существенно. Число особей (рамет) одного генотипа, реально участвующих в половом размножении, для генет “успешных” и “неуспешных в пространстве” может отличаться в тысячи раз (рис. 5, б), что обусловлено числом присутствующих “в данный момент” в популяции рамет конкретного генотипа. Аналогично участие (иными словами, влияние на генофонд популяции) генет “успешных” и “неуспешных во времени”, оно тоже может отличаться в десятки и сотни раз (рис. 5, в). Существование “неуспешных” генет описано в демографической литературе как явление “квазисенильности” (Смирнова и др., 1984). Сохранение в популяции “неуспешных” генет приводит к большему разнообразию свободных комбинаций, к генетической неоднородности популяции, которая является существенным резервом наследственной изменчивости. Описанная особенность онтогенеза растений есть адаптационный механизм популяционного уровня, способствующий повышению уровня устойчивости популяции.

Исследования популяционной динамики растений полицентрической биоморфы, следовательно, можно проводить и на уровне рамет, и на уровне генет. Большинство популяционных исследований растений этих типов биоморф проведено на первом уровне. Однако встречаются уже и примеры исследований на втором уровне (Eriksson, 1993).

Описаны изменения генетической структуры популяции клональных растений. Число генет в локальных популяциях некоторых видов, отражающее уровень генетического разнообразия популяции, может определяться числом проростков первой когорты и их последующим выживанием (Hartnett, Bazzaz, 1985). Локальная популяция рамет может быть образована только одной гене-

той (Oinonen, 1967), но это экстремальная ситуация. В популяциях других видов новые проростки-генеты появляются постоянно, и локальная популяция образована смесью генет разных когорт. Существование такой ситуации было показано для *Trifolium repens*, у которого появление новых проростков в популяции происходит каждый год. Такому процессу обычно способствуют микронарушения. Для *Oenocarpus mapora* (De Steven, 1989) показано, что в нарушенных лесах наблюдается высокая плотность генет и многократное семенное возобновление этого растения, в то время как в ненарушенных лесах семенное возобновление невелико, популяция состоит из небольшого числа огромных генет. Аналогичные результаты показаны для *Rubus saxatilis* (Eriksson, Bremer, 1993).

Немаловажным оказывается умение учитывать влияние специфических особенностей онтогенеза растений разных биоморф на ход сукцессионных процессов в сообществах. Большая протяженность занятого пространства и огромная продолжительность жизни генет видов полицентрического типа биоморфы и относительно равномерное освоение ими пространства может приводить к его монополизации (Смирнова, 1987) и тем самым к “замораживанию” пространственной структуры сообщества. Это способствует замедлению темпов инвазии новых видов в сообщество или к полному ее прекращению (Смирнова, Коротков, 2001). В результате ход прогрессивной сукцессии сильно замедляется или ее направление меняется на альтернативное (регрессивная сукцессия). Огромные размеры, которых могут достигать генеты некоторых видов растений полицентрического типа биоморфы (отдельные генеты могут занимать более 1000 м²), приводят к тому, что популяции имеют значительный банк диаспор (почек), а значит, возможна быстрая реколонизация таких популяций (Oborny, Bartha, 1995).

В масштабах растительного сообщества пространственная структура клона может превосходить пространственную структуру местообитания. Таким образом раметы одной и той же генеты могут встретить разные условия над и под землей, где действуют разные селективные силы. Как результат отбора в подобных условиях возможна специализация каждой отдельной генеты-клона к субнишам сообщества. Таким образом, продолжительность существования генет полицентрических видов страхует их популяции от изменения условий во времени, а большой размер — от изменения условий в пространстве.

В заключение можно отметить, что на формирование структуры популяции оказывают влияние разнообразные факторы: от биогеоценотической обстановки, которая определяет конкретные значения факторов, влияющих на популяционную динамику, до генетических процессов, которые,

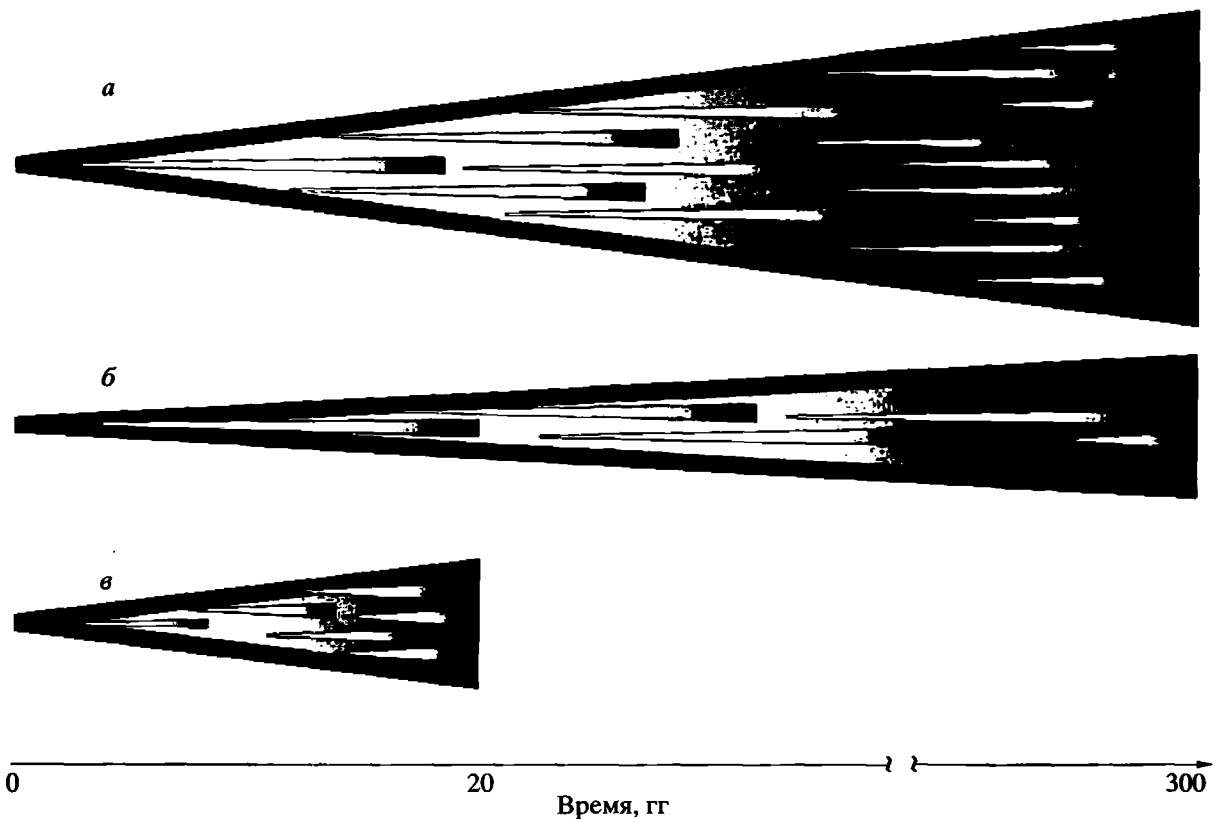


Рис. 5. Схема развития различных по "успешности" генет в потоке поколений рамет: а – "успешная"; б – "неуспешная" в пространстве; в – "неуспешная" во времени.

протекая в популяциях, реализуются в конечном счете в форме онтогенетических дифференцировок особей. Для выявления ведущих механизмов популяционной жизни необходимо последовательно изучать и описывать события на каждом из уровней, выделять их существенные черты. На уровне отдельных особей целесообразно сведение всего многообразия жизненных форм растений к трем биоморфам и двум типам омоложения рамет для получения предварительной оценки возрастной и пространственной структуры их популяций. Правомочность данного обобщения подтверждена построением и исследованием моделей популяционного поведения растений. Результаты моделирования показали, что каждому типу онтогенеза соответствует определенный, устойчиво повторяющийся в серии компьютерных экспериментов тип возрастной и пространственной структуры популяций. Показано, что онтогенез элемента популяции обладает такими особенностями, что изменение значения единственного параметра ведет к существенному изменению ведущих популяционных характеристик. Для понимания популяционной динамики и эволюционных особенностей растений явно- и неявнополицентрического типа биоморфы необходимо сосредоточить внимание на уровне генет. Исследователю необходимо принимать в расчет динамику генет, поскольку генети-

ческая изменчивость (кроме соматических мутаций) проявляется именно на этом уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Грабовский В.И. Клеточные автоматы как простые модели сложных систем // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 115. Вып. 4. С. 412–419.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений: В 4 ч. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1980–1997.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды. Там же, 1987. 80 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Там же, 1989. 108 с.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.М., Бакалина Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 81–89.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.
- Жукова Л.А. Популяционно-онтогенетическое направление в России // Бюл.МОИП. Отд. биол. 2002. (В печати.)
- Злобин Ю.А. Ценоотические популяции растений. Владивосток: Дальневосточ. науч. центр, 1984. 51 с.

- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во КГУ, 1989. 146 с.
- Заугольнова Л.Б., Сугоркина Н.С., Шербакова Е.Г. Жизненные формы и популяционное поведение многолетних травянистых растений // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 5–22.
- Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 95–101.
- Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В. Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1971. 211 с.
- Комаров А.С. Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним нарушениям // Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем. Пушино: ПНЦ РАН, 1982. С. 136–143.
- Комаров А.С. Математические модели в популяционной биологии растений // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т.И. Серебряковой. М.: Наука, 1988. С. 137–155.
- Комаров А.С., Палёнова М.М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. (В печати.)
- Лебедев В.П. Онтогенез и структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1984. 15 с.
- Малиновский К.А., Царик И.В., Коржинский Я.В. и др. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногорье. Киев: Наук. думка, 1984. 208 с.
- Марков М.В. Популяционный состав зимующих однолетних и его динамика в разных агрофитоценозах // Проблемы агроэботаники. Ижевск, 1980. С. 57–67.
- Марков М.В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1992. 35 с.
- Онищенко В.Г. Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на Северном Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 5. С. 106–114.
- Онищенко В.Г. Экспериментальное изучение фитоценозов альпийских лишайниковых пустошей // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. М.: Наука, 1984. С. 78–80.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. 240 с.
- Палёнова М.М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ им. В.И. Ленина, 1993. 16 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 164–205.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. Там же, 1981. С. 161–179.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. Там же, 1987. 207 с.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений // Возрастной состав ценопопуляций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина, 1974. С. 56–69.
- Смирнова О.В., Черемушкина В.А. Род хохлатка // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1975. Вып. 2. С. 48–72.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценологической толерантности растений // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–225.
- Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Ботан. журн. 2001. Т. 80. № 1. С. 98–109.
- Старостенкова М.М. Материалы к изучению жизненного цикла ветреницы лютичной и ветреницы дубравной // Уч. зап. Моск. заоч. пед. ин-та. 1971. Вып. 29. С. 51–59.
- Сутина Ю.Г., Жукова Л.А. Критерии выделения онтогенетических состояний лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. // 2-е Вавиловские чтения. Йошкар-Ола: Изд-во МарГТУ, 1997. Ч. II. С. 164–165.
- Торопова Н.А. Развитие зарослей пролесника *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae) // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1433–1440.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 251–254.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). Там же, 1977. 183 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). Там же, 1988. 236 с.
- Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных деревьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93–105.
- Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–231.
- Balzer H., Braun P.W., Kohler W. Cellular automata models for vegetation dynamics // Ecol. Modelling. 1998. № 107. P. 113–125.
- Czaran T. A simulation model for generating patterns of sessile populations // Abstr. Bot. 1984. № 8. P. 4–13.
- De Steven D. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest // J. Ecol. 1989. V. 77. P. 579–596.

- Edelstein L.* The propagation of fungal colonies: a model for tissue growth // *J. Theor. Biol.* 1982. № 98. P. 679–701.
- Eriksson O.* Dynamics of genet in clonal plants // *Tree.* 1993. V. 8. № 9. P. 313–316.
- Eriksson O., Bremer B.* Genet dynamics of clonal plant *Rubus saxatilis* // *J. Ecol.* 1993. V. 81. P. 533–542.
- Falinska K.* Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession // *Ibid.* 1995. V. 83. P. 9–21.
- Gatsuk L.F., Smirnova O.V., Vorontzova I.T. et al.* Age states of plants of various growth forms: a review // *Ibid.* 1980. V. 68. № 4. P. 675–696.
- Gerhard M., Schuster H., Tyson J.J.* A cellular automaton model of excitable media // *Physica. D.* 1990. № 46. P. 392–415.
- Hartnett D.C., Bazzaz F.A.* The integration of neighborhood effects of clonal genets in *Solidago canadensis* L. // *J. Ecol.* 1985. V. 73. P. 415–427.
- Inghe O.* Genet and ramet survivorship under different mortality regimes – a cellular automata model // *J. Theor. Biol.* 1989. № 138. P. 257–270.
- Inghe O.* Computer simulation of flowering rhythms in perennials – is there a new area to explore in the quest for chaos? // *Ibid.* 1990. № 147. P. 449–469.
- Neumann J., von.* Theory of self-reproducing automata. Urbana: Univ. Illinois, 1966. 160 p.
- Oborny B., Bartha S.* Clonality in plant communities – an overview // *Abstr. Bot.* 1995. V. 19. P. 115–127.
- Oinonen E.* Spore regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) in Finland in the light of dimensions and the age of its clone // *Acta Forest. Fenn.* 1967. V. 83. P. 1–96.
- Silvertown J., Holtier S., Johnson J., Dale P.* Cellular automaton models of interspecific competition for space – the effect of pattern on process // *J. Ecol.* 1992. V. 80. P. 527–534.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty I., Mendosa A.* Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials // *Ibid.* 1993. V. 81. P. 465–476.
- Silvertown J., Lines C.E.M., Dale M.P.* Spatial competition between grasses – rates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing // *Ibid.* 1994. V. 82. P. 31–38.
- The population structure of vegetation / Ed. J. White. Dordrecht et al., 1985. Pt. III. 666 p.
- Toffoli T.* Cellular automata as an alternative to (rather an approximation of) differential equations in modeling physics // *Physica. D.* 1984. № 10. P. 117–127.
- Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B.* Population biology of steppe plants // The population structure of vegetation / Ed. J. White. Dordrecht et al., 1985. Pt. III. P. 143–173.

Ontogeny of Different Life Forms of Plants and Specific Features of Age and Spatial Structure of Their Populations

O. V. Smirnova¹, M. M. Palenova², and A. S. Komarov³

¹Center of the Problems of Forest Ecology and Productivity,
Russian Academy of Sciences, Novocheremushkinskaya ul. 69, Moscow, 117418 Russia

²National Research and Informational Center of Forest Resources,
Novocheremushkinskaya ul. 69, Moscow, 117418 Russia

³Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences,
Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia

Abstract—Materials have been generalized that were accumulated in population-ontogenetic studies of plants and leading features of the ontogeny of plants have been noted that determine specific structural features of their populations. The described patterns allowed the authors to develop simulation models of plant population dynamics. The results of simulation are provided, and they are compared to the empirical data. Problems have been considered that concern the influence of specific features of development of different plant biomorphs on the genetic structure of populations and biocoenotic processes.

Key words: plants, biomorph type, genet, ramet, ontogeny, population, mathematical models, cell automata.