



ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Экология растений / Ecology of plants

Обзорная статья / Review article

УДК 581.5; 581.55

DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-93-109

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СТРАТЕГИЙ ЖИЗНИ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

¹Виктория А. Чадаева*, ²Сафарби Х. Шхагапсоев

¹Эколого-биологический центр Минобрнауки
Кабардино-Балкарской Республики,
Нальчик, Россия, balkarochka0787@mail.ru

²Парламент Кабардино-Балкарской Республики, Нальчик, Россия,

Резюме. Цель. Данная работа посвящена попытке конкретизации понятия «стратегия жизни» вида путем выявления механизмов формирования стратегий в природе и объединения в единую структуру организменных, популяционных и биоценологических аспектов данного явления. **Обсуждение.** Обзор, анализ и обобщение данных литературных источников показали, что поиск надежных индикаторов жизненных стратегий растений, легко измеряемых и выявляемых адаптивных признаков и реакций, следует проводить на организменном и популяционно-онтогенетическом уровнях. При этом выбор индикаторов стратегий жизни должен осуществляться с учетом их роли в поддержании гетерогенности и лабильности ценопопуляций. Среди организменных механизмов формирования жизненной стратегии, обеспечивающих гетерогенность ценопопуляций, нами выделены биоморфологическая, возрастная и размерная дифференциация особей ценопопуляций. К популяционно-онтогенетическим механизмам, обеспечивающим лабильность ценопопуляций, относим адаптивную изменчивость показателей семенной продуктивности, семенного и вегетативного возобновления, возрастной, виталитетной, пространственной и биоморфологической структур, плотности и численности, жизненного состояния ценопопуляций, ритмов фенологического развития и т.д. Перечисленные механизмы тесно взаимосвязаны и являются результатом реализации генетически закрепленного биологического потенциала изменчивости вида, под которым целесообразно рассматривать различные формы поливариантности развития особей в онтогенезе и изменчивость, пластичность признаков растений. **Заключение.** Таким образом, жизненную стратегию вида растений в природе целесообразно рассматривать как целостный комплексный адаптивный ответ на воздействия факторов среды, формирующийся благодаря тесной взаимосвязи его адаптивных признаков и реакций и определяющий способ выживания, положение и функциональную роль в фитоценозе.

Ключевые слова. Стратегия жизни, механизмы, биологический потенциал изменчивости, критическое состояние ценопопуляций.

Формат цитирования: Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х. Теоретические аспекты стратегий жизни дикорастущих видов растений // Юг России: экология, развитие. 2016. Т.11, N4. С.93-109. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-93-109

THEORETICAL ASPECTS OF LIFE STRATEGIES OF WILD PLANT SPECIES

¹Victoria A. Chadaeva*, ²Safarbi H. Shkhagapsoev

¹Ecological and Biological Center of Ministry of Education and Science,
Republic of Kabardino-Balkaria,
Nalchik, Russia, balkarochka0787@mail.ru

²Parliament of the Kabardino-Balkarian Republic, Nalchik, Russia

Abstract. Aim. This work is an attempt to concretize the concept of "life strategy" of species by identifying the mechanisms of strategies in nature and combine the organismal, population and biocenotic aspects of this phenomenon



into a single structure. **Discussion.** The analysis and summary of the literature sources show that the search for reliable indicators of plant life strategies as well as easily measured and identified adaptive traits and reactions should be carried out at the organismal and population-ontogenetic levels. The choice of life strategy indicators should be made taking into account their role in the maintenance of heterogeneity and the lability of coenopopulations. Among the organismic mechanisms of development of life strategy, providing heterogeneity of coenopopulations, we identified biomorphological, age and dimensional differentiation of species of coenopopulations. To population-ontogenetic mechanisms providing lability coenopopulations, we can also refer adaptive variability of seed production, seed and vegetative reproduction, age, vitality, spatial and biomorphological structures, density and number, state of life of coenopopulations, rhythms of phenological development, etc. These mechanisms are closely interrelated and are the result of the implementation of a genetically fixed biological potential of the species variability, under which it is advisable to consider various forms of polyvariance of species development in ontogenesis as well as variability and flexibility of the plant features. **Conclusion.** Thus, the life strategy of plant species in nature should be viewed as a holistic, integrated and adaptive response to the impact of environmental factors formed due to the close relationship of its adaptive traits and responses, and determining the means of survival, status and functional role in phytocenosis.

Keywords: life strategy, mechanisms, biological potential of variability, critical state of coenopopulations.

For citation: Chadaeva V.A., Shkhagapsoev S.H. Theoretical aspects of life strategies of wild plant species. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 4, pp. 93-109. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-93-109

ВВЕДЕНИЕ

Определение стратегий жизни дикорастущих видов растений важно в целях выявления особенностей функционирования и оценки состояния ценологических популяций в природе, разработки комплекса научно-обоснованных мероприятий по охране и рациональному использованию растительных ресурсов, а также, как справедливо утверждает Дж. Грайм [1], играет важную роль в задаче «включения динамики растительности в модели экосистемного функционирования». В то же время, неоднозначность трактовки понятия «жизненная стратегия» вида, широкая вариативность современных подходов к выявлению диагностических признаков (индикаторов) стратегий жизни растений в природе ставят задачу проведения концептуальных исследований, которые позволили бы объединить в единую структуру организменные, популяционные и биоценологические аспекты данного явления.

Исследования включали обзор, анализ и обобщение данных многочисленных научных публикаций, так или иначе связанных с изучением стратегий жизни различных видов растений.

Анализ понятий и терминов. Изначально «стратегия» (с греч. *stratos* – «войско», *ago* – «веду») – военный термин, обозначающий искусство управлять войском и побеждать [2]. В данном контексте схожесть с научным понятием о стратегиях жизни растений выражается в наличии нацеленности на достижение определенного жизненно

важного результата, под которым в экологии растений стоит рассматривать, в первую очередь, выживание вида на определенной территории (сохранение в составе фитоценоза). Так, на данный момент понятие «стратегия жизни» рассматривается учеными как комплекс эволюционно возникших адаптаций к флуктуационным и направленным изменениям абиотических и биотических условий, складывающихся в результате оптимизации длительности онтогенеза, способов и темпов размножения, аллокации и долговечности биомассы, индивидуального роста и развития и обеспечивающих виду возможность обитать с другими видами и занимать определенное положение в биоценозах, переживать стресс и восстанавливать свою структуру, функции, выживать и поддерживать стабильность популяций [3].

Своеобразное определение дает авторитетный в данной области ученый Дж. Грайм [1], во втором издании своей монографии «Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties» рассматривающий растительные стратегии как «группирование сходных или аналогичных генетических характеристик, которые широко встречаются среди видов или популяций и являются причиной их похожести в экологии». Согласно наиболее популярной на сегодня концепции жизненных стратегий Л.Г. Раменского [4] и Дж. Грайма [1], комбинации конкретных признаков растений дают приспособленность растений в местообитаниях, характе-



ризующихся определенным уровнем продуктивности и частоты, силы нарушения, обуславливая существование трех основных первичных типов стратегии. Это виоленты (конкуренты), быстро максимизирующие захват ресурсов в продуктивных условиях (высокое обеспечение минеральными питательными веществами) с низким уровнем нарушения, пациенты (стресс-толеранты), выживающие в непродуктивных относительно ненарушенных условиях за счет подавления роста и репродукции, и эксплеренты (рудералы), характеризующиеся коротким онтогенезом и высокой семенной продуктивностью в условиях низкого уровня стресса и высокого уровня нарушения [1, 4]. Предполагается также наличие четырех главных типов вторичной стратегии в местообитаниях с промежуточными значениями продуктивности и интенсивности нарушения: конкурентные рудералы (C-R), стресс-толерантные рудералы (S-R), стресс-толерантные конкуренты (C-S) и CSR-стратеги [1].

По мнению Дж. Грайма [1], функциональные типы (первичные стратегии) должны определяться со ссылкой на демографические параметры, характеристики онтогенеза, фенологии побегов, физиологии и динамики ресурсов, которые определяют реакции растений на воздействие внешних факторов, причем попытки найти наборы легко измеряемых признаков – надежных индикаторов стратегии составляют сейчас очень оживленную область исследования. Соответственно современная интерпретация концепции Раменского-Грайма предусматривает наличие для каждого типа стратегий целого комплекса адаптивных признаков. Указанные многочисленными исследователями признаки стратегии жизни на онтогенетическом уровне: особенности и лабильность биоморфы и онтогенеза, продолжительность жизни, размеры и биомасса растений, интенсивность роста, корреляционная структура организма, сезонное развитие, способы и интенсивность размножения, семенная продуктивность, биомасса и летучесть семян, тип опыления и распространения семян, скорость захвата территории и длительность ее удержания, особенности ритмологических и физиолого-биохимических процессов; признаки на популяционном уровне: физическая плотность и максимальная экологическая плотность, наличие поч-

венного банка семян, тип самоподдержания, тип возрастной и пространственной структуры, динамичность плотности, численности и онтогенетических спектров популяций, размерная пластичность растений и тип онтогенетической стратегии, экологическая валентность и т.д. [1, 5-12].

В то же время, по мнению Дж. Грайма [1], понятие «стратегия», наряду со стрессом и нарушением, занимает место «...суррогата для более важных доказательств масштаба, в котором экологическая теория должна развиваться и применяться». В связи с этим, прежде чем приступить к выявлению наиболее надежных и удобных индикаторов жизненных стратегий растений рассмотрим ряд так или иначе взаимосвязанных, широко используемых в настоящее время в экологии растений комплексных понятий (поливариантность онтогенеза, жизненность ценопопуляции (ЦП), адаптация, устойчивость и др.).

Поливариантность онтогенеза – распространенное и общепризнанное явление, определяющее существование внутривидовых групп по морфологической структуре, уровням жизненности, темпам развития и т.д., играющее значительную роль в обеспечении гетерогенности, адаптивности и устойчивости ценопопуляций. Еще авторами коллективной монографии «Динамика ценопопуляций» [13] сделано предположение, что поливариантность развития растений, выражающаяся в сокращении полного онтогенеза, в пропуске одного или нескольких возрастных состояний, в изменении жизненной формы, – «одна из общих черт растительной жизни, обеспечивающих устойчивость и особей, и ценопопуляций». Адаптивное значение поливариантности развития особей и ее роль в регуляции численности и состава ценопопуляций подчеркиваются в работе Л.И. Воронцовой, Л.Б. Заугольновой [14]. Н.П. Стецук [15] на примере некоторых видов орхидных показала, что поливариантность онтогенеза во всех ее проявлениях является широко распространенным адаптивным механизмом популяционного уровня, определяющим гетерогенность и устойчивость популяций растений в экосистеме. Г.О. Османовой [16] показано, что морфологическая поливариантность способствует выживаемости особей на различных субстратах, а динамическая поливариантность является важней-



шим адаптационным механизмом устойчивости ценопопуляций в условиях антропогенно измененных биотопов. Данные о ведущей роли различных форм поливариантности онтогенеза в обеспечении гетерогенности, адаптивности, устойчивости ценопопуляций можно встретить также в работах Л.А. Жуковой [17], Жуковой, Полянской [18] и других исследователей.

Распространенным в использовании и неоднозначным в определении понятием является «жизненность ценопопуляции». Под жизненностью ценопопуляций исследователи понимают приспособленность данного вида к окружающей обстановке [19], степень развития и процветания вида в сообществе [6], свойство, определяющее продолжительное существование особей ценопопуляции и их потомства, уровень продукционного процесса и способность к размножению [20] и т.д. Т.А. Работнов [21] предложил определять жизненность ценопопуляций по полночленности возрастного состава и темпам перехода ювенильных особей в генеративные, которые оцениваются по доли иматурных особей в онтогенетическом спектре. Н.П. Стецук [15] в качестве признаков жизненности ЦП выделяет возрастной спектр, темпы развития особей, численность, продуктивность, жизненность всех взрослых особей. Демографические показатели (доля генеративных особей от общего числа виргинильных и генеративных особей, индекс возобновления) при оценке популяционной жизненности используют в своих работах Р.Н. Скрыбина, С.Н. Андреева [20]. М.Б. Фардеева, С.В. Лукоянова, О.Е. Куприянов [22] в исследованиях жизненности популяций *Orcis militaris* L. опираются на комплекс характеристик, среди которых жизненность особей, виталитет, тип возрастной и пространственной структуры, динамика численности и плотности.

Отметим, что оценку жизненности вида ряд исследователей считают целесообразным проводить на основе анализа признаков на уровне особи, популяции и биоценологических связей. Так, например, И.В. Блинова [19] на уровне организма оценивает среднее число семян на побег, интенсивность вегетативного разрастания и размножения во взаимосвязи с особенностями жизненной формы видов и их фитоценологическими и онтогенетическими стратегиями. На уровне популяции автор считает важным учитывать

площадь популяции, число генеративных побегов и процент молодых растений из онтогенетического спектра, на биоценологическом уровне – широту экологической амплитуды вида, сопряженность с определенными типами фитоценозов и соответствие его фенологии продолжительности и срокам вегетационного периода.

Буферные механизмы в понимании Е.А. Кобозевой, Н.И. Шориной [23] сохраняют ЦП в неблагоприятных условиях и на измененном уровне включают способность генеративных растений переходить во временно нецветущее и покоящееся состояния, сокращать длительность вегетации на границе ареала, на популяционном уровне авторы выделяют возможность видов перестраивать онтогенетический и виталитетный спектры в сторону увеличения доли виргинильных и генеративных особей с нормальным и повышенным уровнем жизненности.

Сходным понятием является предложенная Л.Б. Заугольной с соавторами [24] совокупность свойств видов растений, которые дают *возможность избежать критического состояния* популяционных систем. На уровне организма это изменение жизненной формы, уменьшение размеров растений с сохранением репродуктивной функции, временное прекращение роста (переход в состояние временного покоя), наличие длительной латентной стадии развития, повышение выживаемости за счет снижения репродуктивной функции, замедление темпов развития, переход к вегетативному размножению. На уровне популяции: левосторонняя асимметрия распределения особей по размеру, позволяющая достигать более высокой плотности, рост выживаемости за счет гибели наименее приспособленных особей, способность формировать ЭДЕ (элементарная демографическая структурная единица, способная к обеспечению непрерывного оборота поколений) малых размеров и обеспечивать оборот поколений на низком уровне численности. На уровне биоценоза к подобным свойствам авторы относят выравнивание колебаний внешних условий за счет создания фитосреды и возникновения микробиотопов, благоприятных для возобновления.

Одним из наиболее дискуссионных довольно широко используемых комплексных понятий является «устойчивость». Большинство из подходов к определению устой-



чивости систем различного уровня опираются на такие понятия, как способность организации объекта противостоять внешним, в том числе стрессовым, факторам и изменениям среды [10], сохраняться и сохранять структуру и функции, жизненно важные параметры [15, 25], возвращаться в исходное состояние после отклонений, возникающих под влиянием внешних воздействий [15, 24, 26], восстанавливать прежнее состояние после возмущения. В связи с этим, одним из наиболее полных и емких можно считать определение Ю. Одума [27], описывающее устойчивость биологической системы как способность пребывать в состоянии, близком к равновесию, длительное время сопротивляться внешним воздействиям, сохраняя, или лишь в незначительной степени изменяя структуру и функционирование, и восстанавливаться после нарушений.

Многими авторами в основу положения об устойчивости ценопопуляций [15, 26, 28] положены морфофизиологическая и функциональная неоднородность особей (гетерогенность) и изменчивость популяционно-онтогенетических параметров (лабильность). При этом среди признаков ценопопуляций – критериев устойчивости, выделяемых на организменном уровне, можно отметить: длительность онтогенеза и отдельных его этапов [15, 26], лабильность биоморф [15, 28, 29], скорость размножения, образование огромного числа семян и вегетативное размножение [26], особенности анатомического строения органов растений [29], высокий уровень изменчивости морфологических признаков, растянутость прорастания семян [30]. Ряд исследователей [31] одним из проявлений устойчивости считают наличие защитной онтогенетической стратегии или защитной составляющей в комбинированной стратегии (возрастание морфологической интеграции особей при нарастающем стрессе). На популяционном и биоценологическом уровнях в качестве критериев устойчивости на передний план исследователи нередко выдвигают перестройки возрастной, пространственной и жизненной структуры ЦП, особенности жизненной стратегии вида, особенности возобновления ЦП, реакции семенной продуктивности и уровень семенного самоподдержания, консортивные связи вида [15, 25, 28, 29, 32] и т.д.

Таким образом, учитывая многочисленность, схожесть критериев оценки и механизмов формирования рассмотренных выше понятий, выделить их четкую взаимосвязь, взаимообусловленность или соподчиненность довольно сложно. Тем не менее, если адаптацию, высокую жизнеспособность и устойчивость вида в биоценозе рассматривать как результат, то механизмом (процессом) достижения этого результата можно считать жизненную стратегию вида.

Тем временем, большинство из рассмотренных понятий оцениваются исследователями как совокупный и взаимозависимый результат изменения организменных и популяционных параметров, направленный, так или иначе, на выживание (реже процветание) вида в пределах конкретных местообитаний. Соответственно и поиск надежных индикаторов жизненных стратегий растений, т.е. легко измеряемых и выявляемых адаптивных признаков и реакций, в совокупности определяющих тип стратегии, следует проводить на организменном и популяционном (популяционно-онтогенетическом) уровнях.

Учитывая, что в основе многих адаптивных реакций вида лежат морфофизиологическая и функциональная неоднородность особей и изменчивость популяционно-онтогенетических параметров, выбор индикаторов стратегий жизни должен осуществляться с учетом их роли в поддержании гетерогенности и лабильности ценопопуляций. Принимая во внимание многообразие параметров, характер и изменчивость которых играют разную роль в поддержании морфофункциональной гетерогенности и лабильности ЦП, предлагаем среди *организменных* признаков (свойств), обеспечивающих гетерогенность ценопопуляций, выделять биоморфологическую, возрастную и размерную дифференциацию особей ЦП, семенное размножение, обуславливающее генетическое разнообразие растений. Данные параметры можно назвать организменными механизмами формирования жизненной стратегии.

Лабильность ценопопуляций в неоднородных условиях среды обеспечивает адаптивная изменчивость ряда *популяционно-онтогенетических* параметров. К подобным параметрам относятся некоторые показатели общей и согласованной изменчивости признаков, семенной продуктивности, семенного и вегетативного возобновления, характер



динамики которых при изменении условий произрастания определяет адаптивные онтогенетические тактики, онтогенетические и репродуктивные стратегии вида. Большое приспособительное значение имеет также характер изменчивости возрастной, виталитетной, пространственной и биоморфологической структур, плотности и численности, жизненного состояния ценопопуляций, ритмов фенологического развития. Адаптивная изменчивость данных параметров может рассматриваться в каждом конкретном случае как популяционно-онтогенетический механизм формирования жизненной стратегии. Выделение смежного популяционно-онтогенетического уровня обусловлено затруднениями, возникающими при попытке отнесения ряда характеристик вида (онтогенетические тактики и стратегии, репродуктивные стратегии и т.д.) к организменному или популяционному уровню.

При выявлении механизмов формирования жизненных стратегий растений на *биоценотическом уровне* необходимо учитывать весь набор его консортивных связей,

взаимодействий с популяциями других видов в сообществе.

Жизненная стратегия вида является результатом интеграции всех вышеперечисленных показателей адаптивных возможностей вида (признаков и реакций) и в совокупности с характером, силой и продолжительностью внешних воздействий определяет его выживание и функциональную роль в фитоценозе.

Биологический потенциал изменчивости вида. Учитывая выше сказанное, возникает вопрос о степени реализации (эффективности) жизненной стратегии в конкретных условиях как о соотношении «потенциальных возможностей» вида с фактическим состоянием его ценопопуляций. При этом под «потенциальными возможностями» вида рассмотрим его индивидуальный генетически закрепленный биологический потенциал изменчивости, направленный на поддержание гетерогенности и лабильности ценопопуляций как основы формирования адаптивных признаков и реакций на внешние воздействия (рис. 1).



Рис. 1. Схема реализации жизненной стратегии растений
Fig. 1. Scheme of the implementation of the life strategy of plants

Под биологическим потенциалом изменчивости вида целесообразно рассматривать различные формы поливариантности развития особей в онтогенезе и изменчивость, пластичность признаков растений, в совокупности обуславливающие существование целого ряда адаптивных организмен-

ных и популяционно-онтогенетических признаков и реакций вида (рис. 2). Поливариантность онтогенеза – возможность реализации растениями разнообразных путей онтогенеза при воздействии экзогенных и эндогенных факторов. По данным Л.А. Жуковой [17], многообразие путей онтогенеза особей



обеспечивается различными формами поливариантности.

Собственно морфологическая поливариантность включает структурные изменения побеговых и корневых систем, отделение партикул от полицентрических систем, переход от моноцентрических партикул к полицентрическим. Временная или динамическая поливариантность выражается в различных скорости онтогенеза и продолжительность возрастных состояний: нормальные темпы развития, замедленное и ускоренное развитие, пропуск состояний, реверсия или омоложение, временный (вторичный) покой. Ритмологическая поливариантность – асинхронность в сроках наступления фенофаз у особей одной и разных ЦП. Разные формы поливариантности онтогенеза напрямую или косвенно детерминируют различные механизмы формирования стратегии жизни.

Установлено, например, что морфологическая поливариантность во многом опре-

деляет время партикуляции особей и структуру клонов [17], формирование растениями приспособительных морфологических структур [33], обуславливая лабильность жизненной формы в пределах одного или разных местообитаний, то есть биоморфологическую дифференциацию особей ценопопуляции и изменчивость ее биоморфологической структуры.

Временная поливариантность в той или иной степени обеспечивает изменчивость показателей плотности и численности (например, ускорение темпов развития молодых особей и быстрое достижение ими репродуктивного возраста), жизненности и самоподдержания ЦП, пространственной структуры [17], определяет биоморфологическую дифференциацию особей. Изменчивость возрастной структуры ЦП во много зависит от степени омоложения рамет [31, 34], продолжительности возрастных состояний [6, 35] и способности вида к их пропуску [36].



Рис. 2. Структура биологического потенциала изменчивости вида
Fig. 2. The structure of the biological potential of species variability

Поливариантность способов размножения определяет тип самоподдержания ценопопуляций, обуславливая генетическую (се-

менное размножение), возрастную (например, наличие или отсутствие проростков), биоморфологическую (формирование пар-



тикулирующей или непартикулирующей форм) дифференциацию особей, а также изменчивость возрастных спектров [36] и показателей семенного и вегетативного возобновления (репродуктивные стратегии).

Ритмологическая поливариантность реализуется в изменчивости ритма сезонного развития ЦП, определяющей оптимальный уровень сопряженности во времени процессов роста и развития с сезонными изменениями факторов среды [37].

Изменчивость и пластичность признаков растений также создают предпосылки существования ряда организменных и популяционно-онтогенетических адаптивных признаков и реакций. Так, в работах исследователей показано, что виды, в генотипе которых закреплена морфологическая изменчивость (пластичность), в различных экологических условиях могут иметь различные жизненные формы, в чем проявляется влияние изменчивости растений на лабильность их биоморфы и биоморфологической структуры ЦП в целом. Благодаря изменчивости и пластичности признаков растений существуют онтогенетические тактики и онтогенетические стратегии, размерная дифференциация особей в ЦП и изменчивость виталитетной структуры, уровня жизнестойкости ЦП (IVC).

В то же время, показатели изменчивости и пластичности признаков характеризуются рядом параметров, значение которых индивидуально для каждого вида (фитоценотическая пластичность, общая и согласованная изменчивость признаков особей, структура изменчивости организма).

Фитоценотическая пластичность признаков (I_p) – изменение самих средних значений параметров при смене условий обитания, приводящее к различиям облика растений [32, 38]. Является ярким показателем адаптивности растений.

Под изменчивостью, по мнению Ю.А. Злобина [38], следует понимать варьирование признаков в пределах особи или от особи к особи в границах конкретной ЦП. Такое определение скорее соотносится с понятием индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости CV_{cp} , трактуемой авторами как проявление генотипической дифференциации ценопопуляций, высокая степень которой выражается в гетерогенности популяций [39].

Соотношение показателей общей внутрипопуляционной и общей межпопуляционной ($CV_{x_{cp}}$) изменчивости позволяет выявить наиболее вариабельные и стабильные внутривидовые признаки. Соотношение $CV_{cp} < CV_{x_{cp}}$ для большинства морфологических признаков растений вида свидетельствует о его пластичности в целом и высоких адаптивных возможностях. В то же время, для генеративных признаков, отличающихся устойчивостью к внешним воздействиям, нередко характерно обратное соотношение показателей изменчивости $CV_{cp} > CV_{x_{cp}}$.

Согласованная изменчивость признаков R^2_{ch} характеризует взаимообусловленность развития в онтогенезе различных структур организма и его способность к поддержанию интеграции и целостности при стрессовых воздействиях [38]. Характером корреляционной структуры организма определяется характер перераспределения энергетических и пластических ресурсов между вегетативными и генеративными органами, от которого зависят значения параметров семенной продуктивности [17] и размеры вегетативных органов (уровень жизнестойкости ЦП).

Соотношение показателей общей (CV_{cp}) и согласованной ($R^2_{ch_{cp}}$) изменчивости позволяет определить структуру изменчивости особей, включающую в характерном для вида соотношении четыре категории признаков, каждая из которых играет определенную роль в поддержании целостности и изменчивости организма [41]. Генетические индикаторы обладают относительной автономностью и мало зависят от внешних условий. Биологические индикаторы также в небольшой степени зависят от условий среды и, обладая высокой согласованной изменчивостью, определяют морфологическую структуру («узнаваемость») растения. Эколого-биологические системные индикаторы в своей общей изменчивости зависят от условий среды и при этом, определяя корреляционную структуру организма, влекут за собой согласованные изменения всей морфологической системы растительного организма. Экологические индикаторы с высокой общей и низкой согласованной изменчивостью в большей степени зависят от внешних условий и мало связаны с общей структурой организма [41].

Таким образом, каждый вид обладает генетически закрепленным биологическим



потенциалом изменчивости, под которым целесообразно рассматривать совокупность различных форм поливариантности онтогенеза, присущих виду, и изменчивость, пластичность признаков растений. В конкретных условиях среды биологический потенциал изменчивости в той или иной степени реализуется в форме организменных и популяционно-онтогенетических адаптивных признаков и реакций (механизмов формирования жизненной стратегии), обеспечивающих гетерогенность и лабильность ЦП.

Формирование жизненной стратегии растений. Организменные и популяционно-онтогенетические адаптивные признаки и реакции растений (механизмы формирования стратегий жизни) взаимосвязаны и взаимообусловлены, о чем свидетельствуют разрозненные данные многочисленных исследований, обобщение которых позволяет обосновать возможность выявления целостного комплексного адаптивного ответа вида на изменение условий среды (рис. 3). Рассмотрим взаимосвязь между некоторыми из них.



Рис. 3. Взаимосвязь организменных и популяционно-онтогенетических механизмов формирования жизненной стратегии

Fig. 3. Relationship of organismic and population-ontogenetic mechanisms of development of life strategy

Биоморфологическая дифференциация особей ЦП. Изменчивость биоморфологической структуры ЦП. Формирование растениями во взрослом состоянии новых морфологических структур (корневищ, розеточных побегов и т.п.) повышает уровень морфологической гетерогенности ЦП, обеспечивает более полное освоение условий произрастания, удержание особей в субстрате, захват территории и т.п. [42]. Биоморфологическая дифференциация особей ЦП и, соответственно, изменчивость биоморфологической структуры ЦП, обуславливаясь потенциальной изменчивостью и пластичностью признаков, морфологической и временной по-

ливариантностью, поливариантностью способов размножения, в свою очередь, детерминируют изменчивость значительного числа характеристик вида, являясь основой формирования комплексного адаптивного ответа вида на внешние воздействия. Исследователями установлено влияние биоморфологической структуры ценопопуляции на ее способность к самоподдержанию, жизненное состояние, виталитетную и возрастную структуру, характер фенологического развития растений и пространственную структуру [15, 34, и др.]. Изменчивость биоморфологической структуры ЦП может влиять на изменчивость численности и плотности осо-



бей, например, при формировании партикулирующей или одноосной непартикулирующей, моно- или полицентрической, с распадом партикул, жизненных форм.

Размерная дифференциация особей ЦП. Изменчивость виталитетной структуры ЦП. Размерная дифференциация особей ЦП значительно повышает уровень их морфофункциональной гетерогенности, в то время как изменчивость виталитетной структуры ЦП обеспечивает их лучшую приспособленность к меняющимся условиям среды [15, 29].

Известно, что особи разного жизненного состояния (виталитета), часто ассоциируемого с вегетативной массой и размером растений [17, 19, 40], выполняют в фитоценозах разные функции. Растения низшего класса виталитета с пониженными ресурсными требованиями, способностью к перерыву в цветении и переходу в состояние временного покоя, обеспечивают сохранение ценопопуляции при стрессовых воздействиях, они в наибольшей степени обогащены мутациями и наиболее перспективны для микроэволюции; активно партикулирующие особи среднего класса виталитета способны быстро заполнять незанятые местообитания; особи высокой жизнестойкости, обладающие большим репродуктивным потенциалом и в наибольшей степени трансформирующие среду обитания, составляют функциональную группу размножения и средовлияния [6, 38].

Таким образом, изменчивость виталитетной структуры влияет на репродуктивную стратегию, изменчивость пространственной структуры, численности и плотности ЦП. Для особей низшего класса жизнестойкости характерна задержка в развитии на начальных стадиях, либо ускоренное старение на конечных стадиях онтогенеза, от чего зависит уровень представленности отдельных онтогенетических групп в возрастном спектре. Кроме того, Ю.А. Злобиным [38] показано, что для популяций с преобладанием особей низкой жизнестойкости свойственны неполноценные спектры, низкая доля ювенильных и генеративных растений.

Возрастная дифференциация особей ЦП. Изменчивость возрастной структуры ЦП. Внутрипопуляционная дифференциация растений по возрастному состоянию также способствует повышению структурнофункциональной гетерогенности ЦП, сглаживая колебания численности особей при изменении условий произрастания.

Характерно наличие взаимозависимости изменчивости возрастной структуры с репродуктивными стратегиями, изменчивостью численности и плотности ЦП. Так, по данным многочисленных исследований [35, 36], характер возрастной структуры зависит от способа самоподдержания ЦП. В то же время, параметры семенной продуктивности и возобновления, полноценность семян, массовость, активность и своевременность появления всходов определяются возрастным состоянием самого материнского растения и возрастной структурой ЦП в целом [7, 43]. Возрастание в ценопопуляции доли генеративных особей или активно партикулирующих прегенеративных растений, обусловленное успешностью самоподдержания, обеспечивает повышение показателей возобновления и численности. Одновременно чрезмерное увеличение численности и плотности приводит к гибели наименее выносливых молодых и старых особей.

Сроки наступления и продолжительность фаз также зависят от характера возрастных спектров ЦП [44], но, в свою очередь, обуславливают темпы развития растений и соотношение в спектре возрастных групп. В связи с тем, что особи разного возраста могут обладать различной жизненной формой с разным расположением в пространстве организменных структур и занимать разную площадь, изменчивость возрастной структуры влияет также на изменчивость пространственной структуры ЦП.

Семенное размножение особей ЦП. Репродуктивные стратегии. Размножение является необходимым условием для существования вида, обеспечивающим хотя бы минимальный уровень его численности в фитоценозе, расселение и возобновление. Выражением успешности размножения растений в целом может выступать семенное размножение, важнейшими характеристиками которого являются семенная продуктивность, гетероспермия и семенное возобновление.

Семенная продуктивность (число цветков и плодов на растении, процент плодообразования, потенциальная, реальная семенная продуктивность, процент завязывания семян, урожай семян определяет обилие производимых растениями жизнеспособных семян, создавая предпосылки повышения генетической гетерогенности ЦП. Элементы гетероспермии или разнокачественности семян (различие размеров семян, скорости прорастания, всхожести, энергии и интенсивности прорастания, жизнеспособности



всходов, поливариантность морфогенеза проростков и т.д. характеризуют полноценность семян, массовость, активность, своевременность появления и выживаемость всходов, возможность создания в ЦП почвенного банка семян, являясь важным механизмом поддержания гетерогенности и буферных возможностей ЦП.

От семенной продуктивности, хода прорастания семян и выживаемости всходов, в свою очередь, зависят показатели семенного возобновления – реализация семенной продуктивности и реализация урожая, во многом определяющие численность и плотность особей [15], полночленность возрастных спектров ЦП [19] и осуществление «волн возобновления» [30], глубокое омоложение особей и повышение жизненности популяций [15], характер пространственной структуры ЦП.

Динамика элементов семенной продуктивности, гетероспермии и семенного возобновления на экоклин, наряду с динамикой показателей вегетативного возобновления (тип партикуляции, число элементов в клоне и т.п.), являются элементами репродуктивной стратегии вида. По характеру последней, таким образом, судят о способности вида к самоподдержанию и расселению, поддержанию численности, уровня жизненности, генетической неоднородности и полночленности ценопопуляций при ухудшении условий среды.

Изменчивость виталитета ЦП (IVC).

С одной стороны, жизненность популяций является одной из главнейших диагностических характеристик в оценке их общего и критического состояний [32, и др.]. Использование предложенного А.Р. Ишбирдиным и М.М. Ишмуратовой [31] индекса виталитета ценопопуляций IVC позволяет установить эколого-ценологический градиент ухудшения условий произрастания растений (экоклин, ценоклин), выявить основные лимитирующие факторы, а также изучить закономерности динамики различных организменных и популяционных показателей в изменчивых условиях [45], что служит основой для дальнейшего изучения тактик и стратегий выживания вида в природе.

С другой стороны, изменчивость виталитета ценопопуляций – один из механизмов формирования жизненной стратегии. Так, снижение жизненного состояния ценопопуляций за счет развития ослабленных особей с меньшими ресурсными требованиями и репродуктивной активностью можно рассматривать как попытку снижения непро-

дуктивных затрат и ухода от конкурентного давления, удержания видом своего места в ценозе при стрессовых воздействиях.

Онтогенетические тактики отражают тенденции изменения уровня варьирования отдельных морфометрических параметров (CV, %) в ряду ухудшения условий произрастания, и, согласно представлениям Ю.А. Злобина [38], поддерживают популяцию вида в оптимальном для данного фитоценоза состоянии через оптимизацию жизнедеятельности отдельных особей путем их дифференциации или унификации. Дестабилизация в стрессовых условиях морфологических признаков вегетативной сферы часто рассматривается авторами [46] как результат реализации тактики, направленной на выживание. Успешность семинификации, в свою очередь, обеспечивается стабилизацией генеративных признаков растений (онтогенетическая тактика, направленная на размножение).

В то же время, конвергенция признака в условиях ухудшения условий роста может свидетельствовать о нахождении растением адаптивной формы и направлении энергии на поддержание стабильности важного адаптивного признака, а дестабилизацию признака можно трактовать как поиск путей морфологической адаптации [46].

Под *онтогенетическими стратегиями* [31] понимается характер изменения на экоклин показателя целостности морфологической структуры растений – коэффициента детерминации R^2_m , предложенного Н.С. Ростовской [41] для оценки степени интегрированности развития морфологических структур. Наличие защитной стратегии и защитной составляющей в комбинированной стратегии, направленных на поддержание целостности организма, часто оценивается авторами как проявление устойчивости вида [31], как механизм его популяционной адаптации, позволяющий произрастать в широких пределах экологических условий [28]. Высокий уровень морфологической интеграции в условиях оптимума может быть результатом более полной реализации генетической взаимообусловленности в их развитии.

Снижение целостности организма с ухудшением условий роста (стрессовая стратегия) приводит к «распаду нормальной структуры особи» [38], дезинтеграции организма, но дает органам относительную самостоятельность, позволяя растениям более чутко реагировать на условия среды [28, 31]. Снижение уровня сопряженности развития



морфологических структур в оптимальных условиях может объясняться перераспределением энергетических затрат от поддержания целостности к поддержанию генеративной сферы (повышение параметров семенной продуктивности и качества семян).

Изменчивость численности и плотности ЦП. Численность и плотность ценопопуляций имеют первостепенное значение при определении позиции вида в ценозе, оценке его возможностей сопротивления неблагоприятным воздействиям среды [7], росту и выживанию ценопопуляций [47]. Изменчивость численности и плотности является элементом популяционной стратегии жизни [10], буферным механизмом, обеспечивающим сокращение потерь ЦП при ухудшении условий среды и выживание у нижней границы численности [23].

Кроме того, изменчивостью численности и плотности во многом определяется изменчивость многих популяционных характеристик, зависящих от взаиморасположения и степени угнетения особей друг другом: пространственная, виталитетная, возрастная структуры, жизненное состояние ЦП [23].

Изменчивость ритма сезонного развития ЦП. Сезонное развитие растений – адаптация к условиям среды, обеспечивающая эффективность накопления энергетических ресурсов и пластических веществ, необходимых для развития организма и повышения уровня жизнеспособности ЦП, формирования органов вегетативного и генеративного размножения. Поэтому, учитывая многообразие условий произрастания, изменчивость ритма сезонного развития ЦП, обусловленная ритмологической поливариантностью, является важным адаптивным механизмом вида в пределах уже занимаемых местообитаний и при расширении ареала обитания.

Таким образом, благодаря тесной взаимосвязи адаптивных организменных и популяционно-онтогенетических признаков и реакций видом на воздействия факторов среды формируется целостный комплексный адаптивный ответ, который, в свою очередь, может рассматриваться как *жизненная стратегия* – интегральная генетически обусловленная характеристика, определяющая способ выживания, положение и функциональную роль вида в фитоценозе.

Критическое состояние ценопопуляций. Эффективная реализация жизненной стратегии возможна лишь при внешних воздействиях, сила и продолжительность которых не выходят за границы надежности

адаптивных механизмов вида. При чрезмерно сильном, продолжительном стрессе и/или нарушении становится невозможным проявление адаптивных реакций вида. В этом случае стоит говорить о критическом состоянии ценопопуляции.

При определении критического состояния биологической системы исследователями, вслед за Л.Б. Заугольной с соавторами [24], в первую очередь подчеркивается необратимость данного состояния, направленность протекающих в системе деструктивных процессов и слабые перспективы самоподдержания. Причина перехода в критическое состояние – несоответствие работы регуляторов биологической системы и существующих внешних условий.

При выделении признаков критического состояния авторы называют неполночленность онтогенетических спектров, чрезмерное сокращение площади, численности и плотности ценопопуляций, негативные изменения возрастной и пространственной структур, снижение жизнеспособности ценопопуляций, мощности растений, подавленность семенного размножения, низкая выраженность защитной стратегии [15, 24, и др.].

А.С. Кашин, А.С. Решетова, Т.В. Жулидова [48] предлагают к критическим относить ценопопуляции со значением индекса восстановления меньше единицы $I_v < 1$. Аналогично, Л.А. Жукова и Т.А. Полянская [18] одним из критериев неустойчивого состояния ЦП называют низкий индекс замещения ($I_z < 1$). По мнению Е.К. Комаревцевой [49], критическое состояние ценопопуляции наступает при нарушении круговорота поколений особей и сопровождается пространственной ее расчлененностью, а также неполночленностью локусов.

Н.В. Рыжова и В.В. Шутов [50] подчеркивают, что критическое состояние ценопопуляций необратимо в тех условиях, при которых оно возникло, и выход из критического состояния возможен лишь в результате изменения этих условий. При этом ценопопуляции растений, размножающихся преимущественно вегетативным способом, могут длительное время существовать в критическом состоянии.

Учитывая доводы, приведенные выше, *критическое состояние ценопопуляций* вида характеризуем протеканием однонаправленных деструктивных процессов на организменном (распад нормальной структуры особей, выраженное снижение изменчивости признаков) и популяционном (чрезмерное снижение показателей виталитета, плотно-



сти и численности, направленное старение ЦП и т.п.) уровнях. Конечным итогом этих процессов может стать необратимое сокращение численности особей и постепенная

элиминация вида из фитоценоза без возможности восстановления прежних положений и функциональной роли.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, жизненную стратегию вида растений в природе целесообразно рассматривать как целостный комплексный адаптивный ответ на воздействия факторов среды, формирующийся благодаря тесной взаимосвязи его адаптивных признаков и реакций и определяющий способ выживания, положение и функциональную роль в фитоценозе. Жизненная стратегия является результатом реализации в конкретных условиях среды генетически закрепленного биологического потенциала изменчивости вида в форме организменных и популяционно-онтогенетических адаптивных признаков и реакций (механизмов формирования жизненной стратегии), обеспечивающих гетерогенность и лабильность ЦП. Эффективная реализация жизненной стратегии возможна лишь при внешних воздействиях, сила и продолжительность которых не выходят за гра-

ницы надежности адаптивных механизмов вида. При чрезмерно сильном, продолжительном стрессе и/или нарушении становится невозможным проявление адаптивных реакций вида, ценопопуляция переходит в критическое состояние, характеризующееся протеканием однонаправленных деструктивных процессов на организменном и популяционном уровнях, конечным итогом которых может стать элиминация вида из фитоценоза.

Подобный подход позволит перейти от описательных к аналитическим исследованиям стратегий жизни видов на протяжении всего ареала обитания, что важно при выявлении лимитирующих факторов, оценке состояния природных популяций, разработке комплекса научно-обоснованных мероприятий по охране и рационализации использования растительных ресурсов и т.д.

Благодарности. Выражаем искреннюю благодарность профессору ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет» Айрату Римовичу Ишбирдину за подробный анализ работы и конструктивную критику, позволившую глубже взглянуть на изучаемые вопросы.

Acknowledgements: We are sincerely grateful to A.R. Ishbirdin, professor of Bashkir State University, for detailed analysis and constructive criticism, which has allowed us to have a deeper look into the issue.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Grime J.P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Second Edition. N.Y.: Wiley, 2001. 417 p.
2. Огородова Т.В. Формирование термина «жизненные стратегии» // Проблемы современной науки и образования. 2015. N 11. С. 238-240.
3. Шагапсов С.Х., Чадаева В.А. Анализ стратегий выживания видов рода *Allium* L. российской части Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11. N 1. С. 104-118. DOI:10.18470/1992-1098-2016-1-104-118
4. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель // Современная ботаника. 1935, N 4. С. 25-42.
5. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1975. Т. 80 (2). С. 5-17.
6. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М.: Наука, 1976. 217 с.
7. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М.: Наука, 1988. 184 с.
8. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
9. Ишбирдин А.Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Материалы VII Всероссийского популяционного семинара «Методы популяционной биологии». Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113-120.
10. Глухов А.З., Хархота А.И., Прохорова С.И., Агурова И.В. Стратегии популяций растений в техногенных экосистемах // Промышленная ботаника. 2011. Вып. 11. С. 3-13.
11. Pianka E.R. On R- and K-selection // Amer. Naturalist. 1970. Vol. 104. P. 592-597.
12. Whittaker R.N. Unifying concepts in ecology. Naque, Wageningen, 1975. P. 169-181
13. Динамика ценопопуляций / под ред. О.В. Смирновой, И.М. Ермаковой, Л.Е. Гатцук, В.Л. Бологова. М.: Наука, 1985. 196 с.
14. Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39, N4. С. 555-562.
15. Стецук Н.П. К вопросу об оценке состояния ценопопуляций орхидных Южного Приуралья // Ма-



- териалы IX Всероссийского популяционного семинара «Особь и популяция – стратегии жизни». Уфа, 2006. С. 361-365.
16. Османова Г.О. Биоморфология особей и структура ценопопуляций *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd в разных условиях // Вестник ТГПУ. 2012. N 7 (122). С. 139-145.
17. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
18. Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2013. Вып. 32, N 31. С. 160-171.
19. Блинова И.В. Что понимать под жизненностью виов у орхидных и приживется ли в России термин «фитнес» (fitness)? // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2008. Вып. 8. С. 100-104.
20. Скрябина Р.Н., Андреева С.Н. Состояние ценопопуляций *Helictotrichon Krilovii* (Pavl.) Hengard на верхнем течении реки Яна (Северо-Восточная Якутия) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, N1(4). С. 898-901.
21. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204 с.
22. Фардеева М.Б., Лукоянова С.В., Куприянов О.Е. Оценка жизнеспособности популяций *Orcis militaris* L. // Материалы Международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики». Кострома, 2011. С. 230-233.
23. Кобозева Е.А., Шорина Н.И. Буферные механизмы в популяциях луковичных растений на границах их ареалов // Материалы Международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики». Кострома, 2011. С. 124-129.
24. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюллетень МОИП. 1992. Т. 97(3). С. 80-91.
25. Комаревцева Е.К. Состояние ценопопуляций пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa*, *Rosaceae*) в Горном Алтае // Растительный мир Азиатской России. 2014. N 3(15). С. 14-19.
26. Перебора Е.А. Экология орхидных Северо-Западного Кавказа. Краснодар: КубГАУ, 2011. 441 с.
27. Одум Ю. Экология: В 2-х т.: Пер. с англ. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
28. Жуйкова Т.В., Безель В.С. Адаптации растительных систем к химическому стрессу: популяционный аспект // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2009. Вып. 1. С. 31-42.
29. Хохлова М.Г. Адаптация модельного вида к высокогорным территориям // Материалы VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. С. 197-198.
30. Работнов Т.А. Фитоценология: Уч. пос. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во МГУ, 1992. 352 с.
31. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Материалы VII Всероссийского популяционного семинара «Методы популяционной биологии». Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113-120.
32. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Материалы VIII Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». Нижний Новгород, 2005. С. 85-98.
33. Денисова Г.Р., Черемушкина В.А. Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций змееголовника безбородого *Dracocephalum imberbe* Bunge // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. Популяционная ботаника. 2007. Т. 2, Вып. 1. С. 61-65.
34. Черемушкина В.А., Басаргин Е.А. Структура ценопопуляций степных длиннокорневищных растений // Материалы Всероссийской конференции «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы». Том 2. Санкт-Петербург, 2011. С. 495-496.
35. Османова Г.О. Поливариантность развития побегов у некоторых видов рода *Plantago* Juss. // Вестник ОГУ. 2009. Вып. 5. С. 127-131.
36. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. Онтогенез видов рода *Tymus* L. (*Lamiaceae*) и структура их ценопопуляций в Хакасии // Материалы Международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики». Кострома, 2011. С. 130-133.
37. Ворошилов В.Н. Ритм развития у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 136 с.
38. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений: учебно-методическое пособие. Казань: Издательство Казанского университета, 1989. 147 с.
39. Скворцов А.К. О некоторых общих аспектах интродукции растений // Материалы Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Н.В. Цицина. М., 1998. С. 188-190.
40. Злобин Ю.А. Структурная интеграция особей растений // *Nauka: teoria i praktika*. 2007. Т. 4. P. 37-41.
41. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Издательство Санкт-Петерб. ун-та, 2002. 308 с.
42. Караканова О.К. Структура ценопопуляций бескильницы тонкоцветковой *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Schribn. et Merr. и ячменя короткоостого *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link в Центральной Якутии // Материалы XII Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов и студентов. Нерюнгри, 2011. С. 313-316.
43. Жилиев Г.Г. Виталитетная дифференциация и эффекты группы в семенном возобновлении *Soldanella hungarica* в популяциях Карпат // Материалы X Всероссийского популяционного семинара «Со-



временное состояние и пути развития популяционной биологии». Ижевск, 2008. С. 127-129.

44. Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А. Механизмы устойчивости видов растений на примере *Allium albidum* Fisch. ex Vieb. Центрального Кавказа // Экология. 2015. N 2. С. 103-109.

45. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Некоторые направления и итоги исследований редких видов флоры Республики Башкортостан // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2009. Вып. 1. С 59-72.

46. Сафаргалина А.Т., Хусаинова С.А., Ишбирдин А.Р. Проявление стратегий жизни *Atriplex patula* L. в онтогенезе // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, N 5(2). С. 112-114.

47. Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt P.K. Principles of Animal Ecology. Philadelphia: W.B. Saunders Co, 1949. 837 p.

48. Кашин А.С., Решетова А.С., Жулидова Т.В. Изменчивость возрастной структуры ценопопуляций чистотела большого (*Chelidonium majus* L., *Papaveraceae*) в Саратовской области // Поволжский экологический журнал. 2007. N 3. С. 195-205.

49. Комаревцева Е.К. Состояние ценопопуляций пятилистика кустарникового (*Pentaphylloides fruticososa*, *Rosaceae*) в Горном Алтае // Растительный мир Азиатской России. 2014. N 3(15). С. 14-19.

50. Рыжова Н.В., Шутов В.В. Эффективность методов оценки состояния лесных сообществ на примере ельников Костромской области // Труды лесного факультета ПетрГУ. 2003. С. 106-109.

REFERENCES

1. Grime J.P. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Second Edition. N.Y., Wiley, 2001. 417 p.

2. Ogorodova T.V. Formation of term "life strategies". *Problemy sovremennoi nauki i obrazovaniya* [Problems of modern science and education]. 2015, no. 11, pp. 238-240. (In Russian)

3. Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A. Analysis of survival strategies of species *Allium* L. in the Russian Caucasus. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 1, pp. 104-118. (In Russian) DOI:10.18470/1992-1098-2016-1-104-118

4. Ramenskij L.G. About fundamental directions, basic concepts and terms of land production typology. *Sovremennaya botanika* [Modern botany]. 1935, no. 4, pp. 25-42. (In Russian)

5. Rabotnov T.A. Study of cenopopulations to ascertain the "life strategy" of plant species. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1975, Vol. 80 (2), pp. 5-17. (In Russian)

6. Uranov A.A., Serebryakova T.I., eds. *Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Cenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. Moscow, Nauka Publ., 1976, 217 p.

7. Serebryakova T.I., Sokolova T.G., eds. *Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii)* [Cenopopulations of plants (essays of population biology)]. Proceedings of the USSR Academy of Sciences. Moscow, Nauka Publ., 1988, 184 p.

8. Mirkin B.M. *Teoreticheskie osnovy sovremennoi fitotsenologii* [Theoretical foundations of modern phytocenology]. Moscow, Nauka Publ., 1985, 136 p.

9. Ishbirdin A.R. Adaptivnyi morfogenез i ekologotsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rastenii [Adaptive morphogenesis and ecological-cenotical survival strategy of herbaceous plants]. *Materialy VII Vserossiiskogo populyatsionnogo seminara «Metody populyatsionnoi biologii»*, Syktyvkar, 2004 [Proceedings of VII All-Russian population seminar "Methods of population biology", Syktyvkar, 2004]. Syktyvkar, 2004, Part 2, pp. 113-120. (In Russian)

10. Gluhov A.Z., Harhota A.I., Prohorova S.I., Agurova I.V. Population strategy of plants in technogenic ecosystems.

Promyshlennaya botanika [Industrial botany]. 2011, no. 11, pp. 3-13. (In Russian)

11. Pianka E.R. On R- and K-selection. *Amer. Naturalist*. 1970, Vol. 104, pp. 592-597.

12. Whittaker R.N. Unifying concepts in ecology. *Haqee, Wageningen*, 1975, pp. 169-181.

13. Smirnova O.V., Ermakova I.M., Gattsuk L.E., Bologov V.L., eds. *Dinamika tsenopopulyatsii* [Dynamics of cenopopulations]. Moscow, Nauka Publ., 1985, 196 p. (In Russian)

14. Voroncova L.I., Zaugol'nova L.B. Multivariate of individual's development throughout ontogeny and its importance in regulation of density and structure of plant cenopopulations. *Zhurnal obshchei biologii* [General Biology Journal]. 1978. Vol. 39, no. 4. pp. 555-562. (In Russian)

15. Stecuk N.P. K voprosu ob otsenke sostoyaniya tsenopopulyatsii orkhidnykh Yuzhnogo Priural'ya [To estimate of cenopopulations state of orchid from Southern Urals]. *Materialy IX Vserossiiskogo populyatsionnogo seminara «Osob' i populyatsiya – strategii zhizni»*, Ufa, 2006 [Proceedings of IX All-Russia population seminar "Individual and population – life strategy", Ufa, 2006], pp. 361-365. (In Russian)

16. Osmanova G.O. Biomorphology of individuals and cenopopulations structure of *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd in different conditions. *Vestnik TGPU* [Bulletin TGPU]. 2012, no. 7 (122), pp. 139-145. (In Russian)

17. Zhukova L.A. *Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii* [Population life of meadow plants]. Jshkar-Ola, RIIK «Lanar» Publ., 1995, 224 p.

18. Zhukova L.A., Poljanskaja T.A. About some approaches to forecasting of development prospects of plants cenopopulations. *Vestnik TvGU. Seriya «Biologiya i ekologiya»* [Vestnik TSU. "Biology and Ecology" series]. 2013, iss. 32, no. 31, pp. 160-171. (In Russian)

19. Blinova I.V. What is meant by orchid's species vitality and whether the term "fitness" settles down in Russia? *Vestnik TvGU. Seriya «Biologiya i ekologiya»* [Vestnik TSU. "Biology and Ecology" series]. 2008, iss. 8, pp. 100-104. (In Russian)

20. Skrbjabin R.N., Andreeva S.N. Cenopopulations status of *Helictotrichon Krilovii* (Pavl.) Hengard at upper reaches of Yana river (North East Yakutia). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii*



- nauk [Bulletin of Samara Scientific Center of Russian Sciences Academy]. 2011, vol. 13, no. 1(4), pp. 898-901. (In Russian)
21. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. Trudy BIN AN SSSR. Seriya 3. Geobotanika [Proceedings of the USSR Academy of Sciences. Series 3. Geobotany]. 1950, iss. 6, pp. 7-204 c. (In Russian)
22. Fardeeva M.B., Lukojanova S.V., Kuprijanov O.E. Otsenka zhiznesposobnosti populyatsii [Estimation of viable of *Orcis militaris* L. populations]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 110-letiyu A.A. Uranova «Sovremennye problemy populyatsionnoi ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki»*, Kostroma, 2011 [Proceedings of international scientific conference devoted to 110th anniversary of A.A. Uranov "Modern Problems of population ecology, geobotany, taxonomy and floristics", Kostroma, 2011]. Kostroma, 2011, pp. 230-233. (In Russian)
23. Kobozeva E.A., Shorina N.I. Bufernye mekhanizmy v populyatsyakh lukovichnykh rastenii na granitsakh ikh arealov [Buffer mechanisms of bulbous plants populations at borders of their ranges]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 110-letiyu A.A. Uranova «Sovremennye problemy populyatsionnoi ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki»*, Kostroma, 2011 [Proceedings of the International scientific conference devoted to the 110th of A.A. Uranov "Modern Problems of population ecology, geobotany, taxonomy and floristics", Kostroma, 2011]. Kostroma, 2011, pp. 124-129. (In Russian)
24. Zaugol'nova L.B., Denisova L.V., Nikitina S.V. Types of functioning of rare plants species populations. Byulleten' MOIP [Bulletin of Moscow Society of Naturalists]. 1992, Vol. 97(3), pp. 80-91. (In Russian)
25. Komarevceva E.K. Cenopopulations status of *Pentaphylloides fruticosus* (Rosaceae) in Altai Mountains. Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii [Flora of Asiatic Russia]. 2014, no. 3(15), pp. 14-19. (In Russian)
26. Perebora E.A. *Ekologiya orkhidnykh Severo-Zapadnogo Kavkaza*. [Orchid's ecology in Northwest Caucasus]. Krasnodar. KubGAU Publ., 2011, 441 p.
27. Odum Ju. *Ekologiya* [Ecology]. Moscow, Mir Publ., Vol. 1, 1986. 328 p.
28. Zhujkova T.V., Bezel' V.S. Plant systems adaptation to chemical stress: population aspect. Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle [Bulletin of Udmurt University. Biology. Earth sciences]. 2009, iss. 1, pp. 31-42. (In Russian)
29. Hohlova M.G. Adaptatsiya model'nogo vida k vysokogornym territoriyam [Model species adaptation to alpine areas.]. *Materialy VI Vserossiiskogo populyatsionnogo seminar, Nizhnii Tagil, 2002* [Proceedings of VII All-Russia population seminar, Nizhnii Tagil, 2002]. Nizhnii Tagil, 2002, pp. 197-198. (In Russian)
30. Rabotnov T.A. *Fitotsenologiya* [Phytocenology]. Moscow, MGU Publ., 1992, 352 p.
31. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rastenii [Adaptive morphogenesis and ecological-coenotical survival strategy of herbaceous plants]. *Materialy VII Vserossiiskogo populyatsionnogo seminar «Metody populyatsionnoi biologii»*, Syktyvkar, 2004 [Proceedings of VII all-Russia population seminar "Methods of population biology", Siktivkar, 2004]. Siktivkar, 2004, Part 2, pp. 113-120. (In Russian)
32. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Life strategy of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. cenopopulations in territory of Bashkir State Nature Reserve]. *Materialy VIII Vserossiiskogo populyatsionnogo seminar «Populyatsii v prostranstve i vremeni»*, Nizhnii Novgorod, 2005 [Proceedings of VIII Russian population seminar "Populations in space and time", Nizhnii Novgorod, 2005]. Nizhnii Novgorod, 2005, pp. 85-98. (In Russian)
33. Denisova G.R., Cheremushkina V.A. Ontogeny and ontogenetic structure of *Dracocephalum imberbe* Bunge. cenopopulations Sibirskii botanicheskii vestnik: elektronnyi zhurnal. Populyatsionnaya botanika [Siberian Botanical Gazette: e-zine. Population botany]. 2007, Vol. 2, iss. 1, pp. 61-65. (In Russian)
34. Cheremushkina V.A., Basargin E.A. Struktura tsenopopulyatsii stepnykh dlinnokornevishchnykh rastenii [Cenopopulations structure of steppe long rhizoma plants]. *Materialy Vserossiiskoi konferentsii «Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vekhi i perspektivy»*, Sankt-Peterburg, 2011 [Proceedings of conference "Domestic geobotany: milestones and perspectives", St. Petersburg, 2011]. St. Petersburg, 2011, Vol. 2, pp. 495-496. (In Russian)
35. Osmanova G.O. Multivariate of shoots development of some *Plantago* Juss. species. Vestnik OGU [Bulletin OGU]. 2009, iss. 5, pp. 127-131. (In Russian)
36. Kolegova E.B., Cheremushkina V.A. Ontogenez vidov roda *Tymus* L. (Lamiaceae) i struktura ikh tsenopopulyatsii v Khakasii [Ontogeny and structure of populations of *Thymus* L. species (Lamiaceae) in Khakassia]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 110-letiyu A.A. Uranova «Sovremennye problemy populyatsionnoi ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki»*, Kostroma, 2011 [Proceedings of international scientific conference devoted to 110th anniversary of A.A. Uranov "Modern Problems of population ecology, geobotany, taxonomy and floristics", Kostroma, 2011]. Kostroma, 2011, pp. 130-133. (In Russian)
37. Voroshilov V.N. *Ritm razvitiya u rastenii* [Development rhythm of plants]. Moscow, AN SSSR Publ., 1960, 136 p.
38. Zlobin Ju.A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii: uchebno-metodicheskoe posobie* [Principles and methods of plant cenopopulations study]. Kazan, Kazan University Publ., 1989, 147 p.
39. Skvorcov A.K. *O nekotorykh obshchikh aspektakh introduksii rastenii* [Some general aspects of plant introduction]. *Materialy Mezhdunarodnoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya N.V. Tsitsina, Moskva, 1998* [Proceedings of international conference dedicated to 100th anniversary of N.V. Tsitsin birth, Moscow, 1998]. Moscow, 1998, pp. 188-190. (In Russian)



40. Zlobin Ju.A. Structural integration of plant species. Nauka: teoriya i praktika [Science: Theory and Practice]. 2007, Vol. 4, pp. 37-41. (In Russian)
41. Rostova N.S. *Korrelyatsii: struktura i izmenchivost'* [Correlations: structure and variability]. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2002, 308 p.
42. Karakanova O.K. Struktura tsenopopulyatsii beskil'nitsy tonkotsvetkovoi *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Schribn. et Merr. i yachmenya korotkoostogo *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link v Tsentral'noi Yakutii [Cenopopulations structure of *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Schribn. et Merr. and *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link in Central Yakutia]. *Materialy XII Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchenykh, aspirantov i studentov, Neryungri, 2011* [Materials of XII all-Russian scientific and practical conference of young scientists and students, Nerugi, 2011]. Nerugi, 2011, pp. 313-316. (In Russian)
43. Zhiljaev G.G. Vitalitnaya differentsiatsiya i efekty gruppy v semennom vozobnovlenii *Soldanella hungarica* v populyatsiyakh Karpat [Vitality differentiation and group effects of seed revegetation of *Soldanella hungarica* in Carpathians populations]. *Materialy Kh Vserossiiskogo populyatsionnogo seminaru «Sovremennoe sostoyanie i puti razvitiya populyatsionnoi biologii»*. Izhevsk, 2008 [Materials of X all-Russian population of seminar "Current status and development of population biology", Izhevsk, 2008]. Izhevsk, 2008, pp. 127-129. (In Russian)
44. Shhagapsoev S.H., Chadaeva V.A. Stability mechanisms of plant species on example of *Allium albidum* Fisch. ex Bieb. of Central Caucasus. *Ekologiya* [Ecology]. 2015, no. 2, pp. 103-109. (In Russian)
45. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Some trends and results of studies of rare species from flora of Bashkortostan Republic. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* [Bulletin of Udmurtsk University. Biology. Earth sciences]. 2009. iss. 1, pp. 59-72. (In Russian)
46. Safargalina A.T., Husainova S.A., Ishbirdin A.R. Life strategies of *Atriplex patula* L. in ontogenesis. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Bulletin of Samara Scientific Center of Russian Sciences Academy]. 2011, Vol. 13, no. 5(2), pp. 112-114. (In Russian)
47. Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt P.K. Principles of Animal Ecology. Philadelphia: W.B. Saunders Co, 1949, 837 p.
48. Kashin A.S., Reshetova A.S., Zhulidova T.V. Variability of age structure of *Chelidonium majus* L. cenopopulations (Papaveraceae) in Saratov region. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal* [Volga Journal of Ecology]. 2007, no. 3, pp. 195-205. (In Russian)
49. Komarevceva E.K. Cenopopulations status of *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) in Altai Mountains. *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii* [Flora of Asian Russia]. 2014, no. 3(15), pp. 14-19. (In Russian)
50. Ryzhova N.V., Shutov V.V. Efficacy of evaluation methods of forest communities an example of spruce forests of Kostroma region. *Trudy lesoinzhenernogo fakul'teta PetrGU* [Proceedings of Forest Engineering Faculty of PetrSU]. 2003, pp. 106-109. (In Russian)

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Виктория А. Чадаева* - кандидат биологических наук, Зав. отделом экологии ГКУ ДО «Эколого-биологический центр» Минобрнауки КБР, тел.: 89287048630. Россия 360009, Кабардино-Балкарская Республика, г. Нальчик, ул. Иванова, 23.
E-mail: balkarochka0787@mail.ru

Сафарби Х. Шхагапсоев – доктор биологических наук, профессор, заместитель председателя Комитета Парламента КБР по аграрной политике, экологии, природопользованию и земельным отношениям, г. Нальчик, Россия.

Критерии авторства

Виктория А. Чадаева собрала, проанализировала и обобщила материал; Сафарби Х. Шхагапсоев участвовал в построении выводов и заключения, несет ответственность за плагиат.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Поступила в редакцию 18.07.2016

Принята в печать 22.08.2016

AUTHOR INFORMATION

Affiliations

Victoria A. Chadaeva* - Candidate of biological sciences, Head of the ecology department of the Ecological and Biological Center of Ministry of Education and Science, Republic of Kabardino-Balkaria, 360009, App 23, Ivanova St., Nalchik, Kabardino-Balkarian Republic, Russia. Tel.: 89287048630.
E-mail: balkarochka0787@mail.ru

Safarbi H. Shhagapsoev - Doctor of biological sciences, professor, Deputy Chairman of the Parliament Committee on Agrarian Policy, Ecology, Environment and Land Affairs, Nalchik, Russia.

Contribution

Victoria A. Chadaeva collected, analyzed and compiled material; Safarbi H. Shhagapsoev participated in structuring the findings and conclusions; is responsible for avoiding the plagiarism.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest

Received 18.07.2016

Accepted for publication 22.08.2016