сохранения невозможно без рассмотрения всех параметров ценности и факторов, угрожающих именно этим параметрам.

Список литературы

Василевич В.И. Травяные ельники европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89. №1. С. 13-27.
Василевич В.И. Влажные разнотравные луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2006. Т. 92. №9. С. 1313-1328.
Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 1. СПб, 2009. 238 с.
Журавлева С. Е. Синтаксономическое обоснование выбора охраняемых растительных сообществ: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Уфа, 1999. 16 с.
Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. СПб., 2000. 672 с.
Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: КМК, 2008. 855 с.
Крестов П.В., Верхолат В.П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: ДВО РАН, 2003. 200 с.
Ликсакова Н.С., Сорокина И.А. Редкие растительные сообщества на проектируемых для охраны территориях на востоке Ленинградской области // Бот. журн. 2017. Т. 102, № 2. С. 232-248.
Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны. Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. Уфа, 2009. 32 с.
Мартыненко В.Б., Мулдашев А.А., Миркин Б.М. Использование синтаксономии для оценки природоохранной значимости лесов Южно-Уральского региона // Географические основы формирования экологических сетей в России и Восточной Европе. Ч. 1. Материалы электронной конф. (1-28 февраля 2011 г.). М., 2011. С. 152-157.
Сорокина И.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Спирин В.А., Ефимов П.Г., Кушневская Е.В., Кузнецова Е.С., Чиркова Г.А., Гагарина Л.В., Ликсакова Н.С., Большанин А.А., Тагирджанова Г.М. Добровольная лесная сертификация как механизм выявления и охраны биологически ценных лесов и исследования труднодоступных лесных участков востока Ленинградской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013а. Вып. 32. № 31. С. 246-264.
Сорокина И.А., Степанчикова И.С., Ефимов П.Г., Гимельбрант Д.Е., Спирин В.А., Кушневская Е.В. Краткие очерки восьми предлагаемых ООПТ Ленинградской области // Бот. журн. 2013б. Т. 98. №2. С. 113-134.
Хански И. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: КМК, 2010. 340 с.

ПОЧЕМУ РАЗМЕРЫ РАСТЕНИЙ ТАКЖЕ ВАЖНЫ

М.В. Марков
Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия,
markovsmail@gmail.com

WHY PLANTS SIZES DO MATTER AS WELL

M.V. Markov

В известной книге «Размеры животных: почему они так важны» К. Шмидт-Ниельсен (1987) по вполне понятным причинам обращается за примерами почти исключительно к миру животных. Лишь вскользь, анализируя содержание таблицы 1.1., он упоминает без комментариев калифорнийские секвойи, намного (в 10–15 раз!) превышающие по размерам синего кита – рекордсмена из мира животных. Еще одно упоминание представителей мира растений фигурирует в книге на заимствованной из тоже весьма известной работы А. Хеммингсена (Hemmingsen, 1960) графической иллюстрации (стр. 92), где среди облаков точек для видов животных, на основе

которых рассчитана приведенная здесь же линия регрессии, обозначены точки для деревьев (бука). Такая ситуация может породить иллюзию, что для растений размеры тела не так важны, если важны вообще, а процедура, обозначенная в оригинальном заглавии книги К. Шмидта-Ниельсена трудноперводимым (по признанию осуществлявшего перевод книги Н.В. Кокшайского) словом «scaling» (скэйлинг, «шкалирование», масштабирование), к растениям обычно не применяется, что, конечно, далеко не так. Да, как совершенно справедливо отмечает переводчик в предисловии, «сама конструкция тела животного, его важнейших систем и органов в немалой степени определяется размерами, претерпевая в ходе эволюции то сравнительно легкие и закономерные, но иногда очень резкие и как бы внезапные преобразования в зависимости от масштаба». Но размеры растений, приобретаемые в процессе свойственного им модульного, потенциально неограниченного, роста, тоже очень важны и притом на обоих «полюсах» - полюсе максимально возможных для особей вида размеров и полюсе минимальных, но уже допускающих переход в репродуктивное состояние, размеров. Отсюда понятно, что проблему целесообразно рассматривать и на межвидовом (как это делал К. Шмидт-Ниельсен), и на внутривидовом и популяционном уровнях. Именно по этой причине в настоящей статье предпринята попытка рассмотреть наиболее важные и интересные вопросы, связанные с размерами тела, включая корневую систему, у цветковых растений в активном и покоящемся (в форме жизнеспособных семян) состоянии, их изменчивостью и зависимостью от размеров особей их репродуктивных характеристик. В число рассматриваемых вопросов, принимая во внимание сильную изменчивость общих размеров особей у растений, включена и аллометрия, аллометрические показатели.

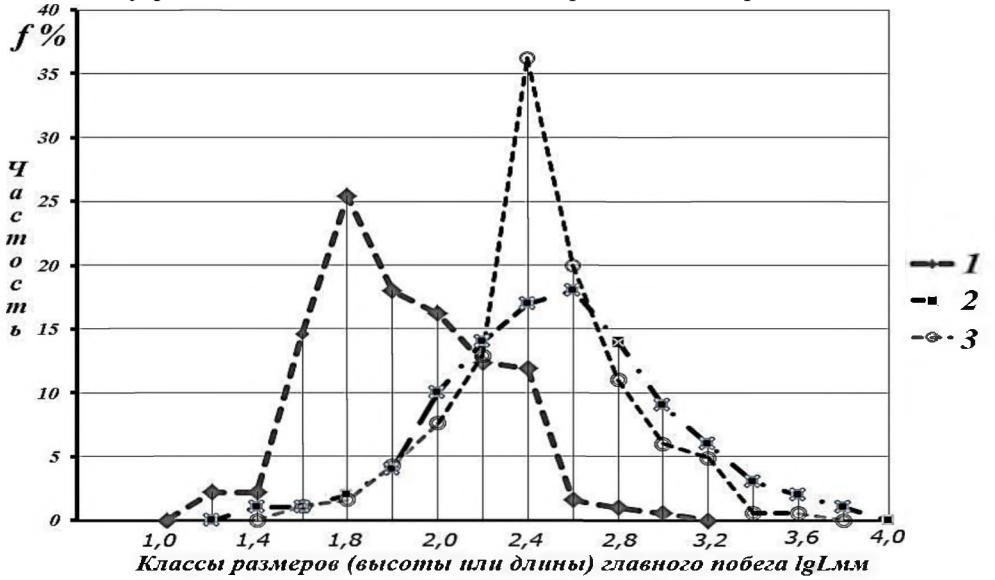

Рис. 1. Кривые распределения по классам максимальной высоты для малолетников Флоры П.Ф. Маевского (1) и всех цветковых (2) и классам минимальной высоты малолетников (3)

Способность к потенциально неограниченному росту реализуется далеко не всегда и не всеми особями. При этом в ходе эволюции цветковых растений, если принимать за иллюстрацию ее главной линии редукционный ряд жизненных форм, она становится даже все более лимитированной. Закономерностям изменчивости размеров тела живых существ на межвидовом уровне посвящена очень интересная, но незаслуженно подзабытая работа Л.Л. Численко (1981). Взяв размеры тела как очень удобный легко измеримый и, вместе с тем, биологически очень важный признак, тесно связанный со многими (морфологическими, физиологическими, экологическими) свойствами организмов признак, известный из справочной литературы для

большинства видов животных и растений, Численко провел их сопоставление. Сравнивали и кривые распределения (вершины которых обозначают положение оптимумов) по классам размеров числа видов и средневидовые характеристики размеров в таксонах. Среди других в монографии представлено распределение по логарифмически трансформированным значениям максимальной длины главного побега (в мм) для 15394 видов цветковых растений флоры СССР разных жизненных форм, которое, как и для других обширных таксонов, имело вид симметричной логнормальной кривой. На рис. 1 приведена эта кривая вместе с кривыми распределения 314 видов малолетних растений Флоры П.Ф. Маевского (2014) по классам значений максимальной и минимальной высоты, фигурирующих в определителе.

Наряду с логнормальностью приведенных кривых в соответствии с законом логнормального распределения А. Геммингсена (Hemmingsen, 1934) налицо удивительное сходство полигона, полученного Численко, с полигоном распределения видов малолетников по классам максимальной высоты. Даже принимая во внимание логарифмическую трансформацию данных, нельзя не отметить этого сходства и близости средних величин (2,65–2,71). Для подобающей оценки значимости этих средних процитируем дословно Леонида Леонидовича. «Средневидовой размер тела таксонов надвидового ранга не есть пустая абстракция. Вместе с тем он и не является персонифицированной характеристикой некоего «среднего вида», не существующего в природе. Средняя есть абстрактная и однозначная характеристика совокупности, и имеет смысл постольку, поскольку имеет смысл реальное существование самой совокупности как целого» (стр. 191). Население определенного биотопа (или таксона, представляющего в данном биотопе определенный диапазон размеров) имеет характер распределения, весьма близкий к модели, предложенной на основании изучения размеров тела как меры индивидуального ареала (Hutchinson, McArthur, 1959). По высказанному в монографии мнению Численко представление об определенных упорядоченных отношениях размеров различных таксонов должно быть учтено, так же как и конструктивно-морфологические ограничения, налагаемые на размеры организмов при их экстремальных значениях. Под упорядоченностью отношения размеров в данном случае понимается расположение кривых или средних на определенных расстояниях друг от друга на логарифмической шкале размеров. Л.Л. Численко показал, что расстояние между средними очень близко к константе 0,50 логарифмических единиц. Эта константа не связана обязательно и исключительно с размерами тела. По словам Л.Л. ее можно выявить и при анализе формы тела (мы добавим, жизненной формы), плодовитости и числа таксонов, т. е. ряд других свойств обнаружит при «биотаксологическом» анализе ту же константу. Численко считал общий анализ относящихся к этой проблеме данных делом будущего, но отметил: что касается числового значения константы, то не исключена возможность, что оно связано с числом π, поскольку величина 0,50 логарифмических единиц равна логарифму числа π с точностью до второго знака. Для нас же будет весьма интересным констатировать, что именно такое значение (0,50) разделяет средние значения максимальной (2,72) и минимальной (2,16) высот для малолетников (см. рис. 1). Выше названная упорядоченность размерных соотношений фигурирует здесь в явной форме, несмотря на вполне понятную приблизительность данных и, особенно, о минимальной высоте.

Теперь коснемся явлений внутривидового уровня. Самое первое из нескольких допущений, фигурирующих в теории эволюции путем естественного отбора Ч. Дарвина, состоит в том, что особи какого-либо вида, образующие популяцию, не тождественны, но отличаются друг от друга, хоть иногда незначительно, по **размерам**, по скорости роста и развития, по реакциям на температуру и действие прочих

экологических факторов (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Таким образом, внутривидовая и внутрипопуляционная изменчивость особей по размерам или размерная дифференциация особей поставлена на первое место в обосновании эволюционной теории. В отечественной популяционной биологии растений в 70-х годах 20 века появилось понятие мультивариантность развития особей в течение онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978), которое было заимствовано из посмертно опубликованной работы Д.А. Сабинина (1963), употребившего термин «многовариантность» и вскоре заменено на термин «поливариантность онтогенеза или развития». Под поливариантностью развития (или поведения) принято понимать реализацию разных вариантов онтогенеза особями популяции (популяций) одного вида. Данный термин полезен для уяснения, что у любого вида (любой популяции) растения с его генофондом (стратегией) всегда имеется некий «набор» разных тактических вариантов, путей онтогенеза, из которых особью реализуется в конкретной ситуации какой-то один. Однако в дальнейшем стали делать неоправданно сильный акцент на этом явлении, распространив на все виды внутрипопуляционной разнородности и, подменяя приоритетный классический термин «изменчивость», создавать иллюзию чего-то нового, теоретически значимого. От того, что мы начнем именовать изменчивость морфологических признаков, включая размеры, особей популяции морфологической поливариантностью и смаковать этот термин, ничего нового и важного не родится. Закономерности возникновения изменчивости размеров под влиянием среды обитания и влиянии одних особей на другие нам понятнее не станут.

Особи в популяции любого вида растения различаются по биомассе, которая выступает как интегрированный показатель размеров особи и ее жизненного состояния. Общая биомасса (или общий вес) складывается из многих других параметров, в той или иной степени коррелятивно связанных с ней (например, биомассы корневой системы), но при характеристике роста и оценке жизненного состояния малолетних растений главенствующее место правомерно оставить именно за биомассой. Как раз на примере таких объектов с характерной для них пластичностью – широчайшим размахом варьирования общих размеров растений в генеративной фазе развития – удобно изучать аллометрию.

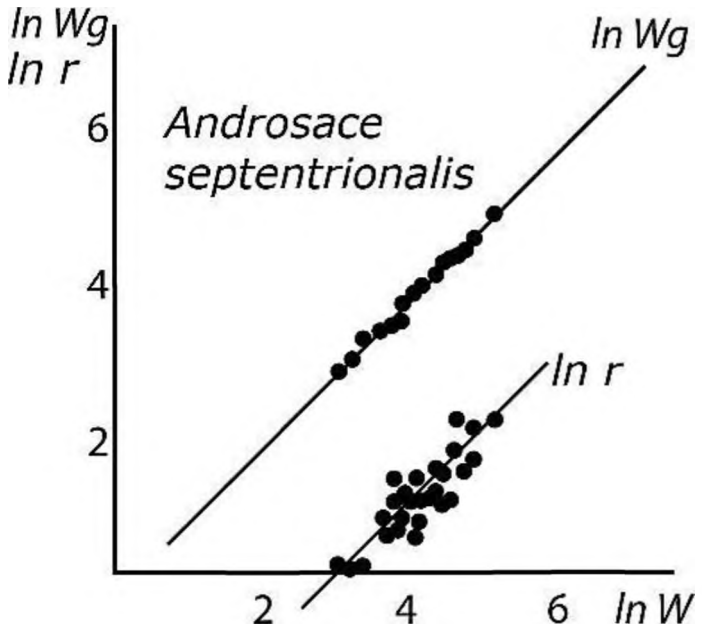

Рис. 2. Линии регрессии биомассы репродуктивных структур (*Wg*) и скелетных корней (*Wr*) в популяции проломника северного

На рис. 2 можно видеть иллюстрацию аллометрических связей, указывающих на изометрию биомассы скелетных корней и генеративных структур в популяции двулетника проломника северного (*lnWr* = 1,0 *lnW*- 3,2).

Ю.А. Злобин (2009), разработавший методику виталитетного анализа популяций, в своей монографии находит нужным привести дословную цитату, из текста которой становится ясно, как оценивает виталитетный анализ Б.М. Миркин: «виталитетный подход... реализуется проще и часто дает не меньше информации, чем онтогенетический подход. При этом он более прагматичен, так как исследователь избавляется от необходимости субъективных домыслов о возрасте растений по их внешнему облику». Обычно для сравнения по размерам используют генеративные особи, поскольку методикой предписано брать в анализ особи одного возрастного состояния, но, как справедливо отмечает сам Ю.А. Злобин, при изучении популяций редких видов генеративные особи часто могут вообще отсутствовать. В этом случае для установления виталитетного состояния популяций, как это было показано на примере *Lilium martagon,* можно использовать вегетирующие особи, но «строго одного онтогенетического состояния» (Злобин, Скляр, Клименко, 2013: стр. 255). Отсюда понятно, что без обоснованного объективным анализом (а не субъективными домыслами!) выделения морфологически различимых онтогенетических (возрастных) состояний все равно никак не обойтись, а возрастной спектр, давно доказавший свою значимость в популяционной биологии растений, нельзя подменить виталитетным. К тому же точности исследованию никак не добавит методика анализа виталитета с разноской особей всего по трем классам и рассмотрением урезанного размерного спектра. Статистический прием – построение гистограммы распределения не случайно предполагает использование определенного числа классов и даже формулу для его вычисления. Главной в анализе (Марков, 2012) внутрипопуляционной дифференциации по размерам была и остается корректно построенная кривая (или гистограмма) изменчивости веса (биомассы). Она является по сути дела детальным спектром жизненных состояний. По ней мы судим об амплитуде вариабельности массы и характере распределения, который совершенно необходимо учитывать при любой статистической обработке.

Список литературы

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир. 1989. Т. 1. 667 с.

Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т.39. № 4. С.555-562.

Злобин Ю.А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Бот. журн., 1980. Т. 65. №3. С. 311-322.

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. Сумы: Университетская книга. 2013. 439 с.

Марков М.В. Популяционная биология растений. М.: Изд-во КМК. 2012. 387 с.

Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ. 1981. 208 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Hemmingsen A. M. A statistical analysis of the differences in body size in related species //Vidensk. Medd. naturf. Foren, 1934. V. 98. P. 125-160.

Hutchinson G.E., McArthur G.E. A theoreticat ecological model of size distributions among species of animals //Amer. Nat., 1959. V. 43. No 869. P. 117-125.