УДК 58.087:574.3:581.9

DOI: 10.21779/2542-0321-2023-38-3-112-121

А.Д. Хабибов

К методике сбора материала для популяционных исследований в горных условиях: факторы пространственного характера

Горный ботанический сад ДФИЦ РАН; Россия, 367030, г. Махачкала, ул. Ярагского, 75a; Gakvari05@mail.ru

Аннотация. На основе многолетней (с 1969 года) практической деятельности и опыта работы с разными природными популяциями и интродуцентами в разновысотных условиях Дагестана на популяционно-видовом уровне сделана попытка поделиться опытом, обобщить некоторые навыки, помочь и предложить рекомендации и наше видение по правильному и грамотному сбору растительного материала при популяционных исследованиях. На конкретных примерах в зависимости от жизненной формы и других особенностей исследуемого объекта указаны некоторые ошибки, погрешности и просчеты по сборам пространственного и временного характера и их роль в получении искажённых результатов. Несоблюдение требований соответствующей методики сбора материала или непродуманность её деталей, промахи и упущения в вычислениях приводят к неверному истолкованию реальной действительности и получению искажённых результатов исследований. В связи с этим нами рекомендованы наиболее оптимальные и грамотные методы сбора растительного материала для популяционных исследований в границах пространственного и временного существования. В данной статье мы ограничились изложением только вопросов, связанных с пространственной структурой популяции.

Ключевые слова: популяция, растение, особь, признак, генеративный побег, выборка, объём, фенофаза, пространство, онтогенез.

Общеизвестно, что материя (в широком смысле слова) или любая материальная частица существуют, прежде всего, в двух категориях или измерениях: в пространстве и во времени [1]. Каждый живой организм, в т. ч. отдельное растение, также представляет материальную частицу и существует в определённые сроки в каком-то конкретном фиксированном пространстве. Пространство и время — это объективные всеобщие формы бытия материи, её важнейшие атрибуты. Если пространство является формой существования материальных объектов и процессов, то время — последовательная смена их состояния. Без учета этих двух моментов, характеризующих вещественную частицу, мы не вправе проводить исследования, особенно на популяционном уровне.

В специальных монографиях, методических биометрических указаниях и расчётах разных авторов мы не нашли особых специальных рекомендаций или подходов к грамотному сбору материала для проведения популяционных исследований в горной местности, хотя общие принципы и методы сбора и сушки гербария давно разработаны и есть для каждого конкретного случая [2]. Однако общими вопросами методики и стратегии исследований — методологией полевых популяционно-генетических исследований, не касаясь частностей, в своё время занимался М.М. Магомедмирзаев, который подчёркивал, что «унификация методов исследования популяций на основе общих принципов является одним из важных средств, которое позволило бы направить иссле-

дования в одно «русло» и сделать сравнимыми их результаты. Это касается прежде всего отбора образцов в популяциях...» [3, с. 9].

Подобная задача перед авторами методик или разработок, возможно, и не стояла, поскольку они работали с культиварами, для проращивания которых при интродукции созданы наиболее одинаковые или сходные и подходящие условия. К тому же в таких условиях у всех особей выборки или сорта более-менее синхронны или одновременно наступают фазы онтогенеза, что в несколько раз облегчает сбор материала данного объекта на определённой фиксированной фазе развития.

Поэтому по одной и той же методике, которая является составной частью каждой научной статьи, можно писать сотни и более работ. Однако доработкой методик, их дополнением занимаются редко, только при необходимости.

При грамотном подходе для оценки популяции, сорта или образца в условиях культуры вполне достаточно подвергнуть анализу небольшое (обычно 10 шт.) число особей исследуемого объекта. В сравнительно одинаковых и сходных условиях проращивания растения будут иметь незначительные различия, которые соответствуют нормам реакции на среду, определяемую генотипом. Кроме того, в условиях культуры все одновозрастные растения находятся на одной и той же фазе онтогенеза, что облегчает сбор материала. Иначе говоря, все факторы пространственного и временного характера на участках интродукционных полей более-менее одинаковы, и на определённой фазе развития спокойно можно собирать материал для популяционных исследований с последующей гербаризацией. На наш взгляд, подобным образом собранная в горах или на равнине выборка является надёжной основой, и, вполне удовлетворяя требованиям методики сбора растительного материала, смело может подвергаться популяционным исследованиям.

Совсем иначе обстоит дело с естественной флорой или с природными популяциями, особенно в условиях гор. Здесь то или иное растение данного вида произрастает в самых разнообразных условиях, занимая самые различные экологические ниши. Кроме того, в пределах своего ареала каждая особь адаптируется по-своему. И чем сильнее в одной и той же популяции различаются условия произрастания особей определённого объекта, тем больше разница в сроках наступления фаз их развития. Всё это должно учитываться при проведении научных исследований путём конкретизизации и усовершенствования методики, которая является обязательным элементом любой научной статьи. И насколько грамотно будет детализирована методика, настолько ближе к истине будут полученные результаты.

В зависимости от условий среды обитания и в пределах нормы реакции в процессе индивидуального развития с учётом лимитирующих факторов и адаптивного ресурса генотип развивается в фенотип [4]. Иначе говоря, в пределах нормы реакции в зависимости от конкретных условий среды и адаптивного потенциала на основе факторов – изменчивости, наследственности и движущих сил эволюции (отбор) – в процессе онтогенеза будет реализовываться программа индивида. В относительно различных условиях в процессе роста и развития каждая особь по-своему изменяется в определённых границах согласно норме. И в пределах совокупности особей не найдутся хотя бы две со всеми одинаковыми показателями учитываемых признаков или свойств. В результате возникают индивидуальные различия между особями внутри одного вида, т. е. изменчивость модификационная или ненаследственная [5].

Благодаря изменчивости популяция становится разнородной, а у вида появляется больше шансов приспособиться к меняющимся условиям окружающей среды, что при селекции увеличивает вероятность отбора особей по тому или иному намеченному признаку или свойству. Подобная изменчивость в природной среде приводит к образо-

ванию пусковых механизмов эволюции, дифференциации, отбору, возникновению адаптаций, видообразованию и, в конечном счёте, к эволюционному процессу [6, с. 21].

В отношении биоразнообразия Дагестан, являясь самым южным составным звеном России, где преобладает (56 %) горная часть, неповторим. Здесь сравнительно богатая и своеобразная флора и растительность, что обусловлено историческим развитием и географией. «От берега Каспийского моря до Главного Кавказского хребта отмечается смена рельефа от равнин, предгорий, межгорий к высокогорьям с множеством микрорайонов, отличающихся чрезвычайным разнообразием ландшафта, а также изрезанностью и труднодоступностью всей поверхности» [7, с. 7]. В то же время Нагорный Дагестан (внутригорная и высокогорная части республики), по утверждению многих специалистов, является одновременно не только одним из первичных центров видообразования на Кавказе [8–10], но и ареной интенсивных микроэволюционных процессов и может стать удобным и узловым пунктом (моделью) для развертывания популяционно-генетических и эволюционных исследований [3]. Поэтому здесь на небольшой территории (50,3 тыс. км²) с высотными отметками от – 26,5 до 4466 м над ур. м. отмечены более 3412 видов цветковых растений.

Какие же методы используются при сборе и обработке материала, и чем они отличаются от других?

Как справедливо отмечал бывший заведующий Лабораторией популяционной генетики растений Отдела биологии Дагестанского филиала АН СССР М.М. Магомедмирзаев: «Первым этапом, предшествующим полевым исследованиям, должен быть обоснованный выбор объектов – видов растений и числа популяций в пределах ареала каждого из них» [3, с. 9]).

Всегда надо помнить, что для сравнительного анализа выборок по какому-то определённому рассматриваемому фактору, по которому разнятся собранные внутривидовые таксоны (популяции или выборки), все остальные условия пространственного и временного характера должны быть одинаковыми, равноценными или аналогичными. Без учёта этих требований нет смысла даже начинать сбор материала для популяционных исследований.

Для того чтобы дать оценку целой популяции нет необходимости в пределах совокупности особей данного вида обследовать каждую из них. Можно ограничиться небольшим количеством материала (растений или генеративных побегов), собранного на определенной стадии развития и без ощутимого ущерба для популяции. Ведь наряду с изменчивостью существует и другой фактор эволюции — наследственность, на основании которой передаются свойственные только этому виду наследственные задатки. Популяционный уровень тем и отличается, что в результате исследования минимального числа особей — выборка даёт возможность для полноценной, истинной и достоверной оценки всей совокупной популяции.

Прежде всего во избежание заблуждений или погрешностей и других возможных просчётов исследователю до выхода в поле необходимо знать, с каким объектом он имеет дело, поинтересоваться его жизненной формой, другими характеристиками и видовыми особенностями. Без учёта этих моментов приступать к сбору гербарного материала нежелательно. К примеру, преимущественно у многолетних трав в выборке каждый генеративный побег должен представлять только отдельное растение, особенно вегетативно подвижных видов, во избежание попадания в одну и ту же выборку двух и более генеративных побегов с одной и той же особи. Для этого необходимо знать жизненную форму вида, площадь, занимаемую одной особью при вегетативном размножении, уточнить ареал изучаемого объекта и другие особенности последнего и с учётом этих моментов проводить сбор для гербаризации материала для научных целей. Выбор-

ка должна быть репрезентативной и рэндомизированной. Репрезентативность выборки достигается соблюдением определенных правил её составления. В зависимости от задач исследования и условий сбора материала различают три основных типа отбора, которым соответствуют три типа выборок: случайный, направленный и смешанный [11]. В то же время Н.А. Плохинский [12] выделяет следующие способы отбора выборки: случайный повторный; случайный бесповторный; механический; типический пропорциональный и серийный. Наиболее распространённый способ организации выборки — случайный бесповторный отбор, при котором объекты изучения отбираются из генеральной совокупности в случайном порядке, и они не возвращаются в генеральную совокупность и не могут повторно попасть в выборку. О типах и правилах составления выборок подробно и убедительно написано в учебном пособии В.М. Шмидта [11].

В данной статье коснёмся только наиболее значимого — случайного бесповторного типа сбора. При случайном сборе материала все особи в момент отбора имеют равные шансы попасть в выборку. По выбранной наугад линии, или, натянув предварительно шнур, в выборку включают каждую пятую или десятую особь. Более строгим способом случайного отбора следует считать использование таблицы случайных чисел или особых рандомизирующих устройств. Вообще об объёме и случайной выборке как о важнейшем этапе полевого популяционного исследования более-менее подробно пишет в своей работе Л.А. Животовский [13].

Основным свойством всякой совокупности является разнообразие входящих в неё особей по тем или иным интересующим признакам и качествам. Знание закономерностей, по которым формируется разнообразие признака в группе, имеет большое практическое и научное значение. В малочисленных группах трудно подметить какуюлибо закономерность в разнообразии показателей. По мере увеличения численности изучаемых групп всё более и более отчетливо выступает закономерность в разнообразии признаков, именно та обоснованность, которая в малочисленных группах была скрыта случайной формой своего проявления. В то же время для оценки характера вариабельности в генеральной совокупности особей по тем или иным признакам или свойствам нет необходимости собирать все индивидуумы данного объединения. Кроме того, как указывает Г.Ф. Лакин, «элементарная логика и практический опыт подсказывают, что неразумно стремиться к неоправданно большому числу испытаний, если убедительный результат можно получить при минимально допустимом объёме выборки» [14, с. 309].

Практика изучения случайных явлений показывает, что хотя результаты отдельных наблюдений, даже проведенных в одинаковых условиях, могут сильно отличаться, в то же время средние результаты для достаточно большого числа наблюдений устойчивы и слабо зависят от результатов отдельных наблюдений.

В пределах популяции Г.Н. Зайцев [15] различал большую ($n_1 > 20$ и $n_2 > 20$) и маленькую ($20 \le n$) выборки. Для сравнения природных популяций, где могут наблюдаться самые разнообразные условия для каждой особи, обычно на уровне почвы берут по 30 генеративных побегов или модулей, где представлены все структурные составляющие растения. В естественных условиях изменчивость по всем направлениям сравнительно высокая и соответственно большой объём выборки оправдан. В режиме же интродукции или у культурных растений, где в результате человеческой деятельности почвенно-климатические условия относительно сходны или однородны, достаточно собрать меньшее число материала (меньше 20). Не зря говорят, что «интродукция — управляемая человеком экология». По шкале, предложенной С.А. Мамаевым [16], обычно в таких выборках в зависимости от объекта и признака уровень изменчивости «очень низкий», коэффициент вариации доходит до 7 %. Поэтому в условиях культуры

или интродукции сотрудники ВИРа обычно в каждой повторности ограничиваются малым объёмом – 10 модулями.

В итоге в пределах ареала данного вида с каждой популяции с учётом интересующих нас факторов с конкретного места произрастания исследователь набирает нужное число генеративных побегов своего объекта. Чем шире ареал вида, тем выше возможности большего охвата популяций. Проблемы в этом отношении могут возникнуть с редкими и эндемичными видами с ограниченным ареалом. В этом случае выборку необходимо собирать очень осторожно с учётом жизненной формы и без ущерба для популяции и вида. На этом организационные вопросы сбора материала, связанные с объёмом выборки, решены, поскольку главным необходимым моментом здесь является охват ареала вида или популяции.

В связи с ограниченным объёмом статьи мы остановились только на принципах пространственного характера.

Экспериментальные и природные условия, как и было отмечено выше, резко отличаются. В условиях эксперимента можно ставить эколого-генетические или популяционно-экологические опыты. Так, для выяснения особенностей эколого-генетической дифференциации вегетативно подвижного вида — клевера сходного (*Trifolium ambiguum* Bieb.) были использованы две популяции: с Гунибского плато в известняковом районе и из окрестностей сел. Хнов (Ахтынского р-на) в сланцевом районе. В каждой из природных популяций брались выборки по 30 живых, откопанных растений. Каждое растение из выборок делилось на две части и выборки переносились «перекрестно» на экспериментальные полуокультуренные участки вблизи указанных пунктов на одних и тех же высотных уровнях. Главное при сравнении заключалось в определении реакции разных популяций на «худшие» и «лучшие» условия выращивания, дополненные соответствующими физико-географическими различиями пунктов пересадки растений. Или же семенной материал одних и тех же популяций клевера среднего (*Trifolium medium* L.) испытывался на разных участках экспериментальных баз Горного ботанического сада в пределах ДФИЦ РАН [17–18].

Совсем другое дело в естественных условиях, где в пределах ареала растения, находясь на разных стадиях развития, занимают самые разные экологические ниши. Ведь в природе условия самые разнообразные и изменчивость сравнительно высокая.

При относительно широком ареале вида или популяции в горных условиях растения данного вида могут расти при различных условиях пространственного характера: на разных высотах, экспозициях и крутизнах склона, режимах использования экосистемы и т. д. При этом каждый фактор по-своему влияет на структуру изменчивости признаков и свойств. Поэтому в пределах популяции сроки наступления фаз развития особей не совпадают. Чтобы судить об изменчивости в пределах естественной популяции на основе выборки и получить реальные результаты, при сборе материала необходимо объём выборки значительно увеличить, поскольку в условиях природы у амплитуды изменчивости имеются более высокие показатели.

Пространственная структура отчётливей проявляется у растений,т. к., в отличие от животных, они малоподвижны и прикреплены к определённому субстрату. Факторы пространственной структуры, на наш взгляд, определяют, прежде всего, ареал вида, и данная структура связана всегда с естественными условиями, которые носят сравнительно устойчивый и стабильный характер. Различают довольно широко распространённые виды и редкие, с ограниченным ареалом — эндемики. Если для первых характерна относительно широкая норма реакции, которая определяется генотипом, позволяющая им охватить большую территорию, то эндемики и редкие объекты для своего произрастания требуют ограниченных и узкоспецифических условий. Поэтому эндеми-

ки произрастают на весьма ограниченной территории и для них характерно небольшое число популяций [19].

Воздействие среды обитания воспринимается всеми организмами непосредственно через экологические факторы. При этом решающим является только изменяющийся элемент окружающей среды, вызывающий у организмов при своем повторном воздействии ответные приспособительные эколого-физиологические реакции, впоследствии наследственно закрепляющиеся в процессе эволюции [20]. В пределах множества абиотических факторов главную и существенную роль играют орографические (структура ландшафта с её рельефом, экспозиция и крутизна склона, перепад высот, высота над уровнем моря), годы и другие показатели. К этим орографическим составляющим также можно добавить и антропогенный фактор — режим использования экосистемы. На наш взгляд, наиболее значимыми и характерными в условиях горного края можно считать четыре фактора: высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склона, режим использования экосистемы. Широко распространённые виды в пределах своего ареала могут расти в самых разнообразных условиях, охватывая несколько взаимосвязанных факторов.

Сама высота над уровнем моря является комплексным топографическим или геоморфологическим фактором и характеризует условия разновысотных отметок, поясов или ярусов. Каждой высотной отметке над ур. м. соответствуют разные показатели давления, влажности, температуры, освещённости, радиации и т. д. Соответственно этим условиям на местности развиваются растения того или иного вида в пределах популяции. И если исследователю необходимо выяснить роль высотного фактора в общей изменчивости тех или иных признаков или свойств вида, то при сборе материала на различных высотных уровнях все остальные показатели пространственной и временной структуры должны быть совершенно одинаковыми. Это значит, что при сборе на определённой стадии развития 20-ти и более генеративных побегов (надземная часть) травянистого растения на разных высотных отметках экспозиция склона должна быть одна и та же. Ибо в противном случае невозможно будет конкретно определить причину изменчивости.

Подобная ситуация в горных условиях наблюдается и с другим сложным фактором — с экспозицией склона (стороны горизонта), которая, как и высота над ур. м., является комплексным топографическим или геоморфологическим фактором и характеризует пространственную ориентацию. Некоторые исследователи не берут во внимание экспозицию склона и не считаются с ней, а ограничиваются лишь крутизной. Однако склоны противоположной экспозиции характеризуются контрастными условиями и резко отличаются разной освещённостью, температурой, влажностью, структурой почв, флорой, растительностью и т. д. Поэтому крутизна склона в пределах одной и той же экспозиции, на наш взгляд, играет не такую значимую роль, как сама экспозиция, которая показывает пространственную направленность склона.

В пределах определённого склона крутизна может колебаться в широких (от 0 до 90°) пределах, а экспозиций склона – всего четыре (север, юг, запад, восток). И на одной и той же крутизне, высоте над ур. м., в пределах того же склона, на одной и той же фазе развития в природных условиях исследователь вряд ли сможет собрать достаточно репрезентативный материал для полноценных популяционных исследований. Все это чётко видно в природных условиях, особенно в среднем горном поясе.

Однако эти геоморфологические факторы (высота над ур. м. и экспозиция склона) некоторые авторы не сравнивают по отдельности. Желательно сравнивать две и более популяции с разных высотных уровней в пределах одной и той же экспозиции

склона, или, наоборот, из двух выборок, расположенных на разных или контрастно расположенных экспозициях склонов, с одной и той же высотой над ур. м.

Для наглядности приведем некоторые примеры из опубликованных работ:

1) Исследователи сравнивают учтённые признаки объекта у трёх неоднородных популяций и оценивают по трём независимым факторам: популяция (салтинская, буртанинская, чародинская); крутизна (склоны – С, СВ, СЗ, 10–40°; СВ, В, ЮВ, 30–75°; ЮЗ, ЮЗ, ЮВ, 25–70°) и высота (900–1100, 1000–1200 и 1400–1500 м над ур. м). (табл. 1) На этом примере видно, что в природе собрали три неоднородные

Популя-	Географический	Высота над	Характеристика местности		
ции	пункт сбора	ур. м.			
Салтин-	Гунибский район,	900–1100 м	С, СВ, СЗ – пологие известняково-		
ская	местечко Анкодал		глинистые склоны; крутизна склона 10–40°		
Буртанин-	Левашинский	1000-1200 м	СВ, В, ЮВ – крутые известняково-		
ская	район		щебнистые склоны; крутизна склона 30-		
	с. Буртани		75°		
Чародин-	Чародинский рай-	1400-1500 м	ЮЗ, Ю, ЮВ – крутые сланцево-глинистые		
ская	он с. Чарода		склоны; крутизна склона 25-70°		

Таблица 1. Краткая характеристика природных популяций

Примечание. Здесь и далее в таблицах приведены только сравниваемые факторы и общая характеристика местности сбора материала исследуемого объекта

и разномастные популяции определённого вида и провели сравнительные анализы по трём независимым факторам. На наш взгляд, сравнивать средние показатели признаков бессмысленно, тем более по t-критерию Стьюдента, поскольку собранные совокупности представляют разнотипные популяции и определить конкретную причину изменчивости не представляется возможным. Конечно, сравнивать можно любые совокупности, но утверждать, каким фактором обусловлено данное различие средних значений никто не может. Выходит, что понапрасну потрачены средства, труд и время, поскольку выборки отобраны неудачно. На наш взгляд, чтобы исследование было нормальным в пределах естественного ареала данного вида необходимо было по заранее намеченным факторам (в отдельности) отобрать выборки и учесть признаки растений сравниваемых популяций. В итоге у пространственной формы, кроме объёма вида, собранного по определённому фактору, других составляющих ареала, на наш взгляд, нет.

Наши исследования, проведённые над выборками *Т. атвідиит* в условиях Гунибского плато Внутреннегорного Дагестана, показали, что выборки с контрастных экспозиций склона намного сильнее отличаются по морфологическим и весовым признакам друг от друга, чем взятые по двум факторам: высоте над ур. м. и режиму использования экосистемы. Для сравниваемых популяций, повторяя сказанное выше, кроме учтённого фактора, все остальные условия произрастания пространственного и временного характера должны быть одинаковыми [11]. Поэтому, на наш взгляд, сравнение, приведённое в таблице 1 — это грубейшая ошибка.

2) Другой пример: при сборе материала определённого объекта на определённой высоте, вообще не учитывая экспозицию склона и конкретные сроки сбора материала, сравнивают три разногодичные выборки по высотному фактору (табл. 2, A). Сравнивать можно две на одной и той же фазе развития разногодичные выборки одной и той же популяции, а не смешивать годы с высотой над ур. м. Даже сроки наступления фаз

развития разногодичного материала с одного и того же места произрастания могут не совпадать.

3) Третий пример: по высотному фактору сравнивают выборки популяционных сборов одного и того же вида, собранные с разных экспозиций, крутизны склона и высот над ур. м. В данном случае эти выборки также невозможно подвергнуть надлежащему сравнению, поскольку из трёх факторов невозможно определить конкретную причину изменчивости того или иного признака (табл. 2, В).

 Таблица 2. Морфометрическая характеристика и пункты сбора

 генеративных побегов

A		В		
	Высота над		Экспозиция и кру-	
Место сбора	ур. м., годы	Место сбора	тизна склона,	
			высота над ур. м., м	
Курахский р-н, окр.	960 м, 2010	Унцукульский р-н,	Ю, 45–50°, 570	
с. Кутум		окр. с. Ирганай		
Цумадинский р-н,	1000 м, 2010	Унцукульский р-н,	B, 40–45°, 830	
окр. с. Агвали		окр. с. Аракани		
Ахтынский р-н, окр.	1250 м, 2011	Гунибский р-н, окр. с.	Ю, 25–30°, 940	
с. Миджах		Н. Кегер		

Примечание. Данные взяты из материала и методики опубликованных работ

Согласно методике для оценки роли какого-то фактора в изменчивости определённого признака остальные условия должны быть сходными, одинаковыми, равноценными или аналогичными. Этого требования авторы не соблюдали: в учтённом ими материале нет хотя бы двух выборок популяции со сходными остальными факторами: популяция, крутизна, годы и высота над ур. м. Первое и главное, не соблюдены элементарные требования методики сбора растительного материала пространственного характера.

Таким образом, на наш взгляд, в природных популяциях невозможно учесть одновременно два или более фактора. Природа не занимается опытами, там идёт жёсткий естественный отбор. Поэтому в подобных исследованиях возможен только однофакторный анализ. В условиях культуры или интродукции — иное дело. Здесь можно ставить и проводить многофакторные эксперименты для сравнительных анализов.

Свои тонкости в исследованиях древесных растений, которые, в отличие от травянистых, имеют сравнительно крупные размеры, на стволе формируют боковые ветви. У них наблюдается более-менее синхронное или одновременное наступление генеративных фаз развития. Для деревьяв характерны существенные различия сроков и места формирования вегетативных составляющих — метамеров в пределах одной и той же особи в зависимости от высоты над поверхностью почвы и от стороны горизонта расположения и т. д. На наш взгляд, для сравниваемых признаков деревьев желательно провести дополнительно сбор, особенно вегетативной сферы, с учётом таких двух факторов: расстояния от поверхности земли (почвы) и стороны горизонта расположения боковых ветвей. У деревьев недетерминированный верхушечный рост и расположенные ниже метамеры раньше закладываются и формируются и, следовательно, крупнее, чем таковые с верхнего яруса. Согласно закону В.Р. Заленского [21], на одном и том же побеге травянистого растения две последовательно расположенные на определённом расстоянии друг от друга листья по 14 анатомо-морфологическим признакам значи-

тельно могут отличаться своей ксероморфностью. На наш взгляд, такие же различия не исключены и на контрастно расположенных листьях одного и того же древесного растения. Обычно в статьях исследователи по древесным объектам ограничиваются общими словами и без указания объёма.

И, наконец, в отношении глазомерной оценки результатов исследования. По данному вопросу широко распространены два противоположных взгляда: одни считают ее достаточной для получения надежных выводов, другие, напротив, совершенно ее отвергают как ненаучную. Мы придерживаемся второго взгляда и считаем ненадёжным и рискованным сравнивать популяции по признакам, определённым глазомерно (общее проективное покрытие, покрытие трав и т. п.), ибо обрабатывать неточные данные конкретными анализами, в результате которых будут сделаны определённые сомнительные выводы, несерьёзно.

В заключение необходимо отметить, что при соблюдении вышеизложенных моментов и пожеланий, а также и других рекомендаций, которые себя оправдали в процессе популяционных исследований, формируется надёжный исходный материал, что послужит гарантом для получения объективных и реальных результатов, на основе которых будут сформулированы вполне обоснованные и достоверные выводы.

Литература

- 1. Горан В.П. Ленинское определение материи в историко-философской ретроспективе // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Философия. 2009. Т. 7, № 2. С. 136–146.
- 2. Методы полевых экологических исследований: учеб. пособие / О.Н. Артаев, Д.И. Башмаков, О.В. Безина и др. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2014. 412 с.
- 3. *Магомедмирзаев М.М.* Генетика и эволюция природных популяций растений (к определению направления исследований) // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 5–16.
- 4. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, $2006.-310~\mathrm{c}.$
- 5. *Тиходеев О.Н.* Классификация изменчивости по факторам, определяющим фенотип: традиционные взгляды и их современная ревизия // Экологическая генетика. 2013. Т. 11, N 3. С. 56–65.
- 6. *Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- 7. Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. и др. Физическая география Дагестана: учебное пособие. М.: Школа, 1996. 383 с.
- 8. *Кузнецов Н.И.* Нагорный Дагестан и значение его в истории флоры Кавказа // Изв. Русск. геогр. общества. СПб., 1910. Т. 46, вып. 6–7. С. 213–263.
 - 9. *Гроссгейм А.А.* Анализ флоры Кавказа. Баку: АзФАН СССР, 1936. 269 с.
- 10. *Еленевский А.Г.* О некоторых замечательных особенностях флоры Внутреннего Дагестана // Бюлл. МОИП. 1966. Т. 21, № 5. С. 107—117.
 - 11. *Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ, 1984. 288 с.
 - 12. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 364 с.
- 13. *Животовский Л.А.* Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2021. 600 с.
 - 14. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
 - 15. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов. М.: Наука, 1983. 256 с.

- 16. *Мамаев С.А.* О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. Свердловск. 1969. С. 3–38.
- 17. *Хабибов А.Д.*, *Хумаева У.Х.*, *Магомедов А.М*. Некоторые популяционно-экологические аспекты адаптивных стратегий Trifolium medium L. при интродукции в условиях Внутреннегорного Дагестана // Вестник ДГУ. 2014. Вып., № 6. С. 81–88.
- 18. *Хумаева У.Х., Хабибов А.Д., Муратчаева П.М.-С.* Оценка структуры изменчивости морфологических признаков клевера среднего при интродукции в условиях Горного Дагестана // Аридные экосистемы. 2016. Т. 22, № 2 (67). С. 78–86.
- 19. *Горчаковский П.Л., Зуева В.Н.* Онтогенез, структура и динамика популяций южноуральского эндемика *Onosma guberlinensis* Dobrocz. Et V. Vinogr. // Экология. 1993, № 6. С. 24–29.
 - 20. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- 21. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Известия Киевского политехнического ин-та. 1904. Т. IV, № 1.-C.1-12.

Поступила в редакцию 15 июня 2023 г. Принята 30 июля 2023 г.

UDC 58.087:574.3:581.9

DOI: 10.21779/2542-0321-2023-38-3-112-121

Revisiting the Methods of Collecting Material for Plant Population Studies in Mountain Conditions: Spatial Factors

A.D. Khabibov

Mountain Botanical garden, Dagestan scientific center RAS; 367030, Russia, Makhachkala, Yaragsky st., 75a; Gakvari05@mail.ru

Abstract. Based on many years of practical activity (since 1969) and experience working with different natural populations and introducers in different altitude conditions of Dagestan at the population-species level, an attempt was made to share experience, summarize some skills, help and offer recommendations and our vision for the correct and competent collection of plant material in population studies. Specific examples, depending on the life form and other features of the object under study, indicate some errors, errors and miscalculations in spatial and temporal collections and their role in obtaining distorted results. Failure to comply with the requirements of the relevant methodology for collecting material or the thoughtlessness of its details, mistakes and omissions in calculations lead to a misinterpretation of reality and distorted research results. In this regard, we have recommended the most optimal and competent methods of collecting plant material for population studies within the boundaries of spatial and temporal existence. In this article, we have limited ourselves to presenting only issues related to the spatial structure of the population.

Keywords: population, plant, individual, trait, generative shoot, samples, volume, phenophase, space, ontogeny.

Received 15 June, 2023 Accepted 30 July, 2023.