

БИОЛОГИЯ

УДК 58.087:574.3:581.9

DOI: 10.21779/2542-0321-2023-38-4-98–110

А.Д. Хабибов

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

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

Аннотация. В статье речь идёт о соблюдении требований соответствующей методики сбора растительного материала по факторам временного характера. Приведены различные формулировки термина «популяция» и использование его в качестве разных единиц в некоторых направлениях биологической науки. При популяционных исследованиях травянистых растений выяснена роль генеративного побега в качестве “модуля” – элементарной и минимальной структурной составляющей растения, где сосредоточены его основные органы вегетативной и генеративной сферы. На примере трёх видов клевера с разными жизненными формами и типами роста обоснованы наиболее оптимальные сроки сбора ботанического материала – начало наступления определённой фиксированной генеративной фазы. Подчеркнута необходимость знания фенологии изучаемого объекта и ее значения для получения объективной информации. Выяснена роль бюджета времени при определении репродуктивного усилия – доли ресурсов, выделяемой организмом на репродукцию.

Ключевые слова: популяция, растение, генеративный побег, модуль, признак, метамер, типы роста, жизненная форма, выборки, фенофаза, сроки, онтогенез.

Общеизвестно, что каждое отдельное растение, как и всякая материальная частица, существует в двух объективных формах бытия материи – в пространстве и во времени [1]. Если пространство определяет конкретную площадь (ареал), занимаемую растением, то время – это определённые сроки существования той же особи в пределах фиксированного пространства. При полевых исследованиях на популяционном уровне необходимо учитывать эти две важнейшие категории.

В связи с общим прогрессом определёнными темпами развивалась и биологическая наука, для каждого направления которой одновременно вырабатывались свои специфические методики. На начальных этапах становления этой области исследователи, преимущественно, занимались культурными растениями и в популяционной ботанике вначале разработали принципы и методические указания для растительного сбора только равнинной зоны, где при интродукции создаются наиболее одинаковые подходящие условия. Даже в популярной монографии «Методика биометрических расчётов» Зайцева Г.Н. (1973), переизданной в 1984 году под названием «Математическая статистика в экспериментальной ботанике», вся область расчётов приведена для интродукционных исследований [2; 3]. С расширением и углублением популяционных исследований в горах давно назрела необходимость выработки единой и оптимальной методики по работе с растительным материалом и его сбору. Тем более что, в отличие от низменной части, в горных условиях у растений наблюдается сравнительно высокая из-

менчивость, которую необходимо учитывать. Об особенностях создания такой методики нами было сообщено ранее [4].

Само слово «популяция» («populus») в переводе с латинского означает народ, жители или население. Данный термин для обозначения неоднородности в генетическом отношении группы особей, в отличие от чистой линии, впервые употребил в 1903 г датский генетик Вильгельм Людвиг Иогансен [5]. «Поскольку все виды живых организмов представлены в природе конкретными популяциями, понятие «популяция» является одним из центральных в биологии, а генетические, экологические, эволюционные подходы к изучению популяции часто объединяются в особое направление – популяционную биологию» [5, с. 500].

В популяционной биологии растений большое значение придается возрастному состоянию особей (определенный этап онтогенеза растения, характеризующийся рядом индикаторных морфологических и биологических признаков).

Для наглядности продемонстрируем данное свойство на людях, в популяциях которых неслучайно и даже обоснованно при проведении определённых общественных мероприятий выработаны свои конкретные условия (требования). Ведь не зря, в садик, школу, армию берут по достижении определённого возраста. Свои возрастные ограничения установлены для пенсионеров. Неспроста и закономерно для штангистов, боксёров, борцов и других спортсменов установлены весовые категории и перед проведением соревнований их взвешивают. Даже поединки, турниры и другие спортивные мероприятия устраивают в отдельности – мужские и женские. Иными словами, разные состояния накладывают серьёзный отпечаток на биологические возможности и свойства организма, что необходимо учитывать.

Подобное наблюдается и у растений. В процессе онтогенеза каждая растительная особь проходит определенные этапы (фазы, стадии) роста и развития. При этом для каждого растения в пределах популяции характерны свои особенности, темпы роста и развития согласно генетической программе.

К примеру, если для одних видов – дву- и многолетников цветковых растений индивидуальное развитие длится сравнительно долго и для оставления семенного материала потребуется минимум два года (а то и больше), то для однолетних травянистых растений с высоким темпом роста и развития, например, хлебных злаков, онтогенез длится недолго. И они, а тем более дикорастущие растения высокогорий, успевают образовать семена и завершить вегетационный цикл в течение нескольких летних месяцев. Кроме того, даже для разных видов растений с одного и того же местообитания наблюдаются неодинаковые и несовпадающие сроки наступления фенологических фаз роста и развития в процессе онтогенеза. То есть возможности получения семян для исследовательских целей совершенно разные, поскольку каждое растение через изменение признаков и свойств составных частей адаптируется по-своему, и отбор направлен на оставление вполне плодовитого потомства – семенного материала.

На наш взгляд, эти примеры лишней раз убеждают в необходимости учёта фактора временного характера при проведении сравнительных популяционных исследований со всеми живыми объектами, включая и растения. Следовательно, при сборах растительного материала для целей популяционных исследований наряду с пространственными факторами обязательно должны учитываться особенности временного характера. При этом весьма важно и обязательно соблюдение того же принципа и в факторах временного характера: сравниваемые выборки должны быть одного и того же возраста или на одной и той же фенологической фазе развития.

Один из ведущих и наиболее грамотных специалистов по популяционной генетике в Дагестане и РФ М.М. Магомедмирзаев справедливо отмечает: «Популяционная биология как общее направление исследования популяций, должна иметь своим предметом организацию популяции и факторы её становления, поддержания и преобразования» [6, с. 5]. В то же время К. Мазер [7] указывал, что, хотя растения и менее пригодны для трактовки генетики популяций, но благодаря разнообразию и подвижности систем размножения, они представляют гораздо более обширное поле для исследований, чем животные, особенно для изучения наследственной изменчивости в природных популяциях [7].

Таким образом, в популяционных исследованиях для учёта признаков или свойств, а также для проведения анализов собранный материал должен быть подобран по одной и той же методике, с соблюдением условия пространственного и временного характера, чтобы материал был сравнимым. Иначе говоря, если сравниваешь две или более выборки или популяции по какому-то определённом фактору, то исходные данные этих совокупностей должны различаться только по фактору, влияние и роль которого вы хотите определить, а все остальные изначальные данные пространственного и временного характера стартового материала должны быть абсолютно одинаковыми [8].

О важности объективного и всеобщего фактора пространственного характера для методики сбора растительного материала в целях популяционных исследований (конкретно в горных условиях) мы сообщили ранее [4]. А данное сообщение посвящено второй всеохватывающей форме бытия материи – временной. Речь идёт о соблюдении временной составляющей методики при сборе и подготовке сравниваемого материала, т. е. об учёте определённых фаз индивидуального роста и развития той же особи в пределах фиксированного пространства. Ибо при игнорировании этих двух составляющих нет смысла в проведении сравнительного анализа по варибельности определённого признака, поскольку мы реально и точно не сможем определить конкретную причину, вызвавшую данную изменчивость. Ведь изменчивость, как было отмечено, присуща каждой особи, которая адаптируется по-своему через изменения признаков и свойств, что находит подтверждение в области химии или физики принципом исключения или запрета Паули [9].

В свое время М.М. Магомедмирзаев под популяцией понимал как раз совокупность особей одного вида, в конечном итоге взаимодействующих между собой [6]. А согласно мнению Н.В. Глотова: «Самым общим образом популяцию можно определить как совокупность особей одного вида, обладающую единым генофондом» [10, с. 18]. В общих чертах краткие формулировки упомянутых авторов, на наш взгляд, вполне отражают суть понятия популяции. А наиболее всеобъемлющую и подробную формулировку популяции дали специалисты высшего класса во главе с Н.В. Тимофеевым-Ресовским: «Под популяцией понимается совокупность особей определённого вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определённое пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции» [11, с. 40–41]. Уже давно создано и вошло в науку общее учение о популяции как об особом уровне организации жизни и реальной естественно-исторической единице. Именно популяциями существует вид и на популяционно-видовом уровне организации жизни на Земле в ряду поколений протекает исторический процесс изменения форм организмов. Вообще, популяционный подход в последнее

время нашёл широкое применение и в других областях биологии, особенно в исследованиях процессов морфогенеза [12].

Популяция сейчас рассматривается как элементарная эволюирующая единица, уровень организации жизни, элементарная биологическая макросистема, надорганизменная генетическая управляющая система, элементарная форма существования вида, структурная единица биоценоза («ценопопуляция»), форма элементарного фитоценоза, биохорологическая единица и естественно–историческая структура [10; 13–24].

Многие специалисты [25–27] считают, что при изучении популяционной изменчивости у травянистых растений в методическом плане наиболее рациональным и целесообразным является использование части модулярного организма – генеративного побега в качестве “модуля” (структурной элементарной единицы особи), поскольку эти побеги проходят полный цикл развития от инициации в почках до генеративного состояния. Генеративный побег – элементарная и минимальная структурная составляющая травянистого растения, где сосредоточены основные органы растения вегетативной (стебель, лист) и генеративной (соцветие или цветок) сферы. При таком рациональном отборе одного генеративного побега с растения мы можем получить полную необходимую информацию и сохранить все остальные составляющие данной особи. Особенно подобный подход важен при изучении популяционной изменчивости редких, исчезающих и эндемичных видов флоры как в пределах, республики, так и страны в целом.

Однако необходимая и достаточная численность выборки, отвечающая точности, с какой намечено получить результат, зависит от величины ошибки выборочной средней. Согласно закону больших чисел, частоты ожидаемых случайных событий приближаются к их вероятности по мере увеличения числа испытаний. Для этого достаточно ограничиться небольшим материалом – выборкой, для которой генеративные побеги собирают не выборочно, а случайно, то есть рандомизированно. Выборка представляет собой часть генеральной совокупности, определённым образом отобранную и исследуемую с целью характеристики всей генеральной совокупности. Для того чтобы по выборке можно было получить правильную характеристику всей генеральной совокупности, необходимо организовать именно правильный отбор объектов. Разработано несколько систем отбора особей. Общим для всех этих систем является стремление обеспечить максимальную возможность выбора любого растения. Тенденциозность и предвзятость при отборе объектов препятствуют получению правильных общих выводов, делают результаты выборочного исследования непоказательными и непрезентативными для всей генеральной совокупности.

Проблемы с соблюдением методических требований по сбору растительного материала для популяционных исследований в горных условиях с учетом факторов временного характера схожи с той ситуацией, что была указана нами при разборе пространственных принципов [4]. К тому же вопросы временного характера, которые связаны с наступлением фенофаз или ростом и развитием, являются, на наш взгляд, более сложными. В отличие от факторов пространственного характера, которые сравнительно стабильны, временная структура предопределена онтогенезом (индивидуальным развитием) растения в динамике по годам и вызвана онтогенетическими факторами, которые являются относительно пластичными, переходными и ориентированными в одном направлении. И то, и другое определяется нормой реакции генотипа на окружающую среду.

Значимость учета фактора временного характера, на наш взгляд, косвенно подтверждается и возможностями использования бюджета времени, энергии и ресурсов по

главному показателю адаптивной стратегии – репродуктивному усилию, на основе чего специалисты различают К- и г-стратегии воспроизводства [28; 29]. У деревьев, которые в эволюционном отношении произошли раньше трав, в этом плане особые проблемы отсутствуют, поскольку срок наступления той или иной генеративной фазы развития в пределах популяции одновременный и продолжается недолго, с небольшим размахом. У травянистых растений, в отличие от деревьев, сроки генеративных фаз развития в пределах популяции, особи и даже генеративного побега некоторых видов сравнительно продолжительные за счёт вновь и вновь последовательно формирующихся генеративных составляющих.

Кроме того, необходимо отметить недопустимость однократного проведения фенологических наблюдений как в условиях природы, так и на экспериментальных базах, с получением недостоверных цифр, особенно для однолетников с коротким вегетационным циклом, и последующими сомнительными выводами для всей генеральной совокупности особей.

Для сбора материала исследователь, прежде всего, должен знать общую фенологию и специфические особенности своего объекта. Под предметом общей фенологии, как известно, подразумевается получение информации, дающей представление об особенностях сезонного развития природы в различных естественных зонах и районах [28]. Иными словами, главный предмет изучения фенологии составляют закономерности и изменчивость сроков наступления сезонных явлений. Фенолога интересует конкретное время, требуемое для развития того или иного состояния объекта исследования, с точной привязкой к календарным датам. В результате мера времени в фенологии становится предметом специального изучения. Занимаясь фенологией растений с легко заметными и распознаваемыми фазами развития, в конечном счёте мы исследуем одну из присущих всему живому форму их адаптации к среде обитания.

При этом каждое из сезонных явлений может считаться изученным в фенологическом плане, если известно, в каких пределах изменяются сроки его наступления по годам и датам и чем обусловлена изменчивость этих сроков. Для получения таких сведений необходимы многолетние наблюдения, поэтому неоднократная повторяемость наблюдений и составляет основу метода фенологических наблюдений. Для получения ясной картины сезонного развития природы в широком географическом плане, необходимо проведение многолетних параллельных или одновременных наблюдений в большом числе пунктов или в разных экспериментальных базах, стационарах, опытных хозяйствах и других учреждениях соответствующего профиля. Сезонные явления, служащие индикаторами естественных фенологических периодов, вместе с тем приобретают значение синхронизаторов наступления времени проведения связанных с тем или иным периодом сезонных работ. Более надежные способы фенологического прогнозирования дает изучение прямой зависимости хода развития объекта исследований от экологических факторов: температуры окружающей среды, влажности, солнечной радиации и т. д. Известно, что активные процессы роста и развития растения начинаются лишь при достижении определенного порога положительных температур. В зависимости от того, как распределяется тепло во времени, развитие может ускоряться или замедляться.

О несовпадении и изменчивости сроков сезонного развития как по временным факторам (годы и сроки наступления фенофаз), так и по пространственным (высотный уровень, экспозиции склонов и т. д.), свидетельствуют следующие факты. Наблюдениями установлено, что основные фазы развития конкретного вида растений на небольших высотах одного и того же склона и на южной экспозиции склона одной и той же

высотной отметки наступают раньше, чем таковые на больших высотах и северных склонах, что на наш взгляд, связано с температурным режимом. Кроме того, на охраняемых территориях одной и той высоты над ур. м. и экспозиции склона фазы развития наступают сравнительно позже, чем в условиях природы. Это обоснованно тем, что в сравнительно жёстких природных условиях каждое растение для завершения вегетационного цикла семеношением оставляет только необходимое и достаточное. В режиме же охраняемых территорий с более благоприятными условиями каждая особь прежде чем оставлять потомство сравнительно долго набирает вегетативную массу.

Поскольку изменчивость во времени главным образом связана с онтогенезом, то, здесь необходимо (в зависимости от целей и задач) уловить момент возраста, фазы или стадии развития особи и другие особенности. И материал для сравнительного анализа необходимо собирать на одной и той же фазе развития по одному генеративному побегу с отдельно взятой особи в пределах каждой популяции. Иногда для добора материала, особенно в условиях высокогорья, приходится по 2–3 раза посещать популяцию, поскольку каждая особь развивается по собственной программе, заложенной в генотипе, а «не останавливается на определённой фазе». В этом отношении вегетативно подвижные травянистые многолетники имеют преимущество, поскольку вегетационный цикл у них продолжительный и на одной и той же особи одновременно могут находиться и развиваться генеративные побеги на разных фазах развития. Надземная часть многих однолетников обычно представляет генеративный побег. Однако и на генеративном побеге, особенно у сенокосных форм травянистых растений, одновременно могут находиться генеративные органы (бутоны, цветки или соцветия, плоды) на разных стадиях развития. И лишь с учетом всех нюансов, на основе анализа реально собранных выборок, которые представляют популяции можно судить о самих популяциях и о генеральной совокупности в целом.

Желательно производить сборы генеративных побегов для популяционных исследований на одной и той же фиксированной стадии. Показателен пример двух представленных ниже выборок одной и той же популяции дагестанского высокогорного эндемика – клевера Радде (*Trifolium raddeanum* Trautv.), сборы которых были проведены в разные сроки (15.06.2018 и 08.09.2018 г.) (рис. 1 А, В). В данном случае единицей учёта является не популяция, и не особь, а генеративный побег. Они (генеративные побеги) собраны в одинаковых условиях пространственного и временного характера. То есть выборки различаются только по срокам сбора, но проведены сборы на одной и той фазе роста и развития генеративных побегов – на фазе формирования на главной оси первого соцветия (головки), хотя сама популяция находится на разных фазах – массового и конца цветения. В итоге по результатам, полученным на основе обработки в разные сроки собранных генеративных побегов, мы и оцениваем вклад, вносимый в изменчивость признаков учтёнными фазами развития самой генеральной совокупности. Сборы модулей на фазе формирования на главной оси генеративного побега первого цветущего соцветия (головки) намного легче, эффективнее. Во-первых, стадию формирования первой генеративной составляющей проходит каждый генеративный побег. Во-вторых, в жёстких условиях среды (особенно у эндемиков) число модулей может ограничиться формированием только одного соцветия, которое одновременно может быть и первой, и единственной, и последней генеративной составляющей на модуле. И, в-третьих, провести сбор достаточного числа растительного материала с первым сформировавшимся цветком или соцветием гораздо быстрее и легче, чем или с последующей генеративной составляющей. Конечно, можно набирать 30 побегов и с десятком цветущим соцветием, но их количество будет ограничено, что вряд ли позволит собрать материал

за один день. И к тому же, по мере роста и развития генеративной особи, процесс идёт к усложнению таких модулей, что является дополнительным фактором влияния.



Рис. 1. Две выборки популяции эндемика *Trifolium raddeanum* (A и B)

Более тридцати генеративных побегов в состоянии начала цветения первого соцветия (головки). Фазы массового (15.06.2018) и конца (08.09.2018) цветения популяции.

С – генеративные побеги вида на разных фазах роста и развития [слева – генеративный побег с детерминированным типом роста в состоянии начала цветения первого соцветия (головки); последующие три модуля с начатым формированием очередного второго соцветия на нижерасположенных боковых ветвях или фитомерах].

Кроме того, у стеблей и корней растений наблюдается верхушечный, или апикальный рост, при котором меристема (точка роста) расположена на верхнем конце органа. При этом различают растения с детерминированным (ограниченным) и недетерминированным, или индетерминированным, типом роста и развития, который проявляется на стадиях органогенеза [5]. При детерминированном типе ограничение роста верхушки центральной оси, как у *T. raddeanum*, происходит соцветием (рис. 1, С). На конце побега образуется завязь с плодами, и дальнейший его рост прекращается. Дальнейшее продолжение роста происходит за счет нижерасположенных боковых ветвей или фитомеров. При индетерминированном типе роста генеративные побеги такого ограничения не имеют и рост их центральной верхушки продолжается без ограничения генеративной составляющей.

В то же время в ходе эволюции растительные таксоны обособились не только по типам роста, но и по жизненным формам. Так, например, в пределах рода клевер – *Trifolium* L. у трех разных жизненных форм: однолетника – клевера подземного (*Trifolium subterraneum* L.), малолетника – к. красного (*T. pratense* L.) и вегетативно подвижного многолетника – к. сходного (*T. ambiguum* M. Bieb.) на одном и том же гене-

ративном побеге одновременно могут находиться соцветия всех трёх генеративных стадий развития (бутонизация, цветение и плодоношение) (рис. 2). Однако эти виды, кроме прочего, чётко различаются и по типам роста. Например, генеративный побег *T. subterraneum* (рис. 2, А) имеет недетерминированный тип роста и растёт без ограничения генеративной составляющей, а увеличение интервала времени цветения происходит за счёт последовательно образующихся новых соцветий. То есть ограничение верхушки центральной оси стебля соцветием отсутствует, и по направлению снизу-вверх в пазухах листьев стебля поочередно закладываются генеративные органы (цветки или соцветия в зависимости от объекта исследования). При этом, для двух других видов этого рода (*T. pratense* и *T. ambiguum*) характерен детерминированный тип, и ограничение роста верхушки стеблевой оси происходит соцветием или началом закладывания первого цветка в пределах соцветий (рис. 2, В и С).

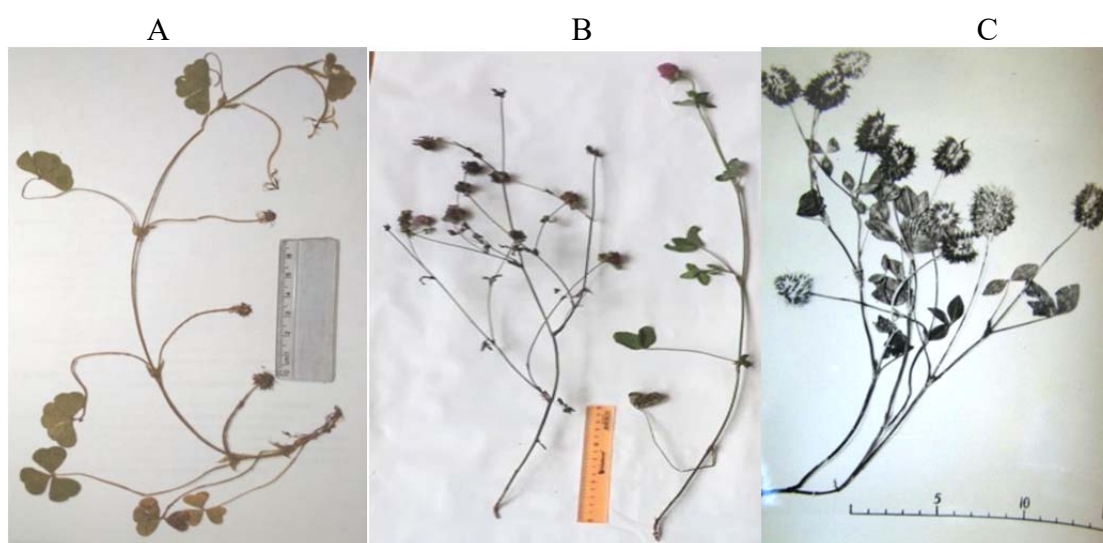


Рис. 2. Недетерминированный (А – *Trifolium subterraneum*) и детерминированный (В – *T. pratense*, С – *T. ambiguum*) типы роста генеративных побегов у видов клевера

Здесь генеративный побег этих видов, в отличие от деревьев, выступает в качестве отдельного индивида, где развитие идёт по индивидуальному плану. И вряд ли в пределах одной особи найдётся два модуля со сходными фазами развития, поскольку генеративные побеги находятся на разных стадиях онтогенеза.

Опыт показывает, что материал в нужном количестве необходимо собирать с разных растений каждой популяции только на начальном этапе наступления той или иной фиксированной фазы развития. Исходя из нашего многолетнего опыта, другие варианты очень трудоёмки, или практически невозможны. Ведь сравнивать между собой первые, вторые или третьи цветущие побеги, например, у эндемика Кавказа – шалфея седоватого – *Salvia canescens* С.А. Меу, нереально, поскольку они находятся на разных стадиях развития (рис. 3), во всех сферах произошли определённые и неучтённые изменения, связанные с набором сырой массы, с увеличением морфологических (размерных и числовых) признаков и т. д. Подобное также можно наблюдать и на примере *Trifolium pratense* (21.09.2023), чьи сборы производились на Гунибской экспериментальной базе (ГЭБ) с особей, имеющих по два генеративных побега каждая (рис. 2, В). Наличие на этих обоих побегах по одной цветущей головке не означает, что они находятся на одной и той же фенологической фазе развития, и мы не имеем никакого права их сравни-

вать на популяционном уровне. К тому же эти побеги относятся к одному и тому же генотипу – растению, и их, на наш взгляд, с учётом других показателей и свойств можно сравнивать только на организменном или других уровнях.



Рис. 3. Разновозрастные генеративные побеги у *Salvia canescens*

При детерминированном росте размер части или целого организма увеличивается только до определенного размера, после которого рост прекращается. Напротив, при неопределенном росте размер организма постоянно увеличивается в течение всей его жизни.

Подобных примеров достаточно и у видов растений с недетерминированным ростом и одиночными цветками как культурной, так и дикорастущей флоры. Так, у кормовых бобов – *Vicia faba* L. (рис. 4 А), колокольчика рапунцелейвидного – *Campanula rapunculoides* L. (рис. 4 В), к. сарматского – *C. sarmatica* Ker Gaw. (рис. 4, С, D), и других видов травянистых растений на модулярном организме поочередно начинают цвести одиночные цветки или соцветия. Здесь один за другим последовательно по направлению снизу-вверх идет закладка генеративных органов, и когда нижние уже плодоносят, то верхние цветут или бутонизируют, продолжая неограниченно расти и дальше, так же, как и ось стебля. Наличие первого и десятого распускающегося цветка или соцветия на генеративных побегах не означает, что они находятся на одной и той же фазе роста и развития.

Ведь от начала цветения первого цветка или соцветия до начала формирования и цветения второго или третьего проходит достаточно времени, в течение которого происходят неучтённые и непредусмотренные нами изменения в росте и развитии, в наборе размеров и сырой массы составляющих частей генеративного побега. Подобное происходит даже в пределах одного и того же соцветия (кисти), когда верхние цветки еще не успевают полностью раскрыться, как, например, у дагестанского эндемика – копеечника дагестанского *Hedysarum daghestanicum* Rupr. Ex Boiss., тогда как нижние уже отцвели, пожелтели и начинают опадать (рис. 5). Однако некоторые исследователи допускают серьезную ошибку, не принимая в расчет число распустившихся цветков на модуле, а вполне удовлетворившись лишь их наличием (даже одного) на данной фазе на генеративном побеге. Другие же вообще не учитывают фазы развития растительного объекта. В то же время, не говоря об изменчивости признаков и свойств разных особей в одной и той же популяции, даже вышерасположенный лист, в пределах одного и того

же генеративного побега, согласно закону В.Р. Заленского, по 14-ти изученным анатомо-морфологическим признакам значительно отличается своей ксероморфностью [29].

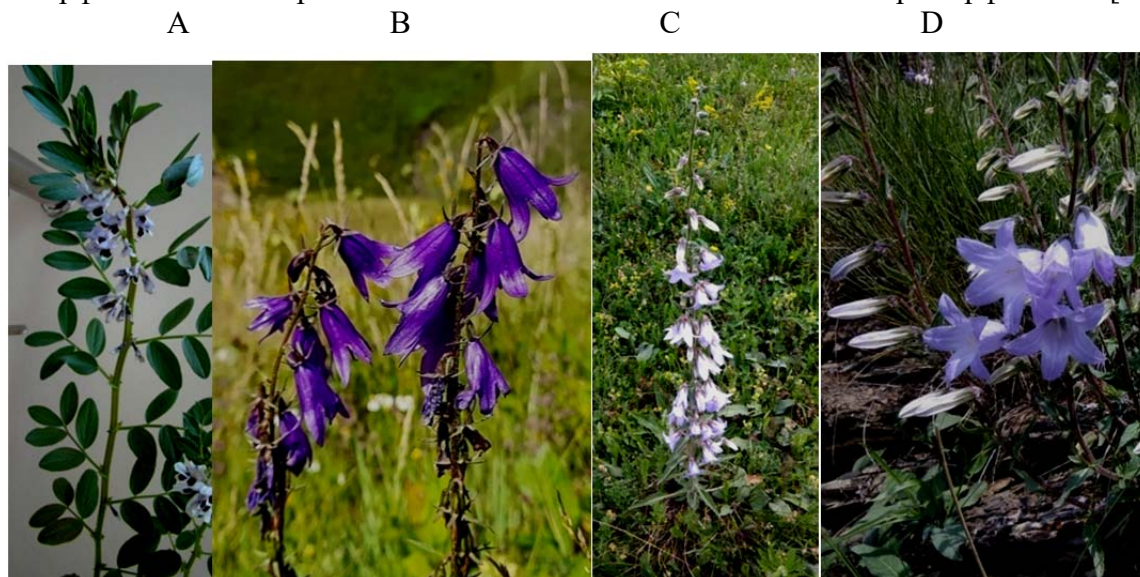


Рис. 4. Порядок цветения у видов растений А – *Vicia faba* L.; В – *Campanula rapunculoides* L.; С и D – *C. sarmatica* Ker Gaw



Рис. 5. Порядок цветения цветков на соцветии *Hedysarum daghestanicum* Rupr. Ex Boiss

Таким образом, в целях популяционных исследований при проведении сборов растительного материала – генеративных побегов травянистых растений обязательно выбрать оптимальные моменты времени, которые позволят получить реальную и максимальную информацию о генеральной совокупности особей. Лучшими сроками, на наш взгляд, являются начало наступления определённой фиксированной начальной генеративной фазы – цветения и бутонизации первого цветка или соцветия в пределах генеративного побега, а также (при отсутствии осыпания семян) – после завершения вегетационного цикла.

При учете и сборе растительного материала для популяционных исследований необходимо не только соблюдать методические требования, но и иметь в виду вышеотмеченные тонкости методики. Только грамотно собранный растительный материал будет надёжной и верной основой для получения реальных результатов, по которым будет дана высококвалифицированная оценка изменчивости признаков и свойств вегетативной и генеративной сфер исследуемой популяции не только по факторам пространственного характера, но и по показателям временной ориентации.

Литература

1. Горан В.П. Ленинское определение материи в историко-философской ретроспективе // Вестник Новосибирского государственного университета. Сер.: Философия. 2009. Т. 7, № 2. – С. 136–146.
2. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
3. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
4. Хабибов А.Д. К методике сбора материала для популяционных исследований в горных условиях: факторы пространственного характера // Вестник ДГУ. 2023. Вып. 3. – С. 114–123.
5. Биология. Большой энциклопедический словарь / под ред. М.С. Гилярова. – М.: Большая Российская энциклопедия, 2001. – С. 175.
6. Магомедмирзаев М.М. Генетика и эволюция природных популяций растений (к определению направления исследований) // Генетика и эволюция природных популяций растений. – Махачкала, 1975. – С. 5–16.
7. Mather K. Population genetics: genetical diversity // Synthesis. Genet. Today. 1965. no. 3. – Pp. 562–566.
8. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. – Л.: ЛГУ, 1984. – 288 с.
9. Трофимова Т.И. Курс физики: учеб. пособие для вузов. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Высшая школа, 1990. – 478 с.
10. Глотов Н.В. Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. – Махачкала, 1975. – С. 17–25.
11. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 277 с.
12. Онинченко В.Г., Гужова Г.А., Семёнова Г.В., Работнова М.В. Популяционные стратегии альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экология популяций: сб. научн. статей. – М.: Наука, 1991. – С. 165–180.
13. Гиляров М.С. Проблемы современной экологии и теория естественного отбора // Успехи совр. биол. 1959. Т. 48, вып. 3 (6). – С. 267–278.
14. Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. – М.: Атомиздат, 1966. – 743 с.
15. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. III. – М.–Л.: Наука, 1964. – С. 63–131.
16. Наумов Н.П. Проблемы и задачи популяционной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. – М.: Наука, 1972. – С. 322–331.
17. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Вып. 1. – М.–Л., 1950. – С. 465–483.
18. Ратнер В.А. Генетические управляющие системы. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1966. – 181 с.

19. Синская Е.Н. Динамика вида. – М.–Л.: Сельхозгиз, 1948. – 527 с.
20. Синская Е.Н. Проблемы популяций у высших растений // Труды Всес. ин-та растениеводства. – Л., 1961. Вып. 1. – 152 с.
21. Тимофеев-Ресовский Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Бот. ж. 1958. Т. 34, № 3. – С. 317–336.
22. Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. ж. 1967. Т. 46, № 10. – С. 1456–1469.
23. Шмальгаузен Р.М. Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
24. Яблоко А.В. Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 358 с.
25. Bryant W.G. The problem of plant introduction for alpine and subalpine revegetation Smky Mountains, New South Wales // J. Soil conser. W. S. W. 1971. Vol. 27, no. 4. – Pp. 209–226.
26. Hallé F.R., Oldeman A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. – B.: Springer, 1978. – 441 p.
27. Harper J.L. Population biology of plants. – L. Acad. press, 1977. – 892 p.
28. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
29. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Введение в современную науку о растительности. – М.: ГЕОС, 2017. – 280 с.
30. Общая фенология и методы фенологических исследований: учебное пособие для студентов геогр.-биол. фак / авторы-сост.: О.В. Янцер, Е.Ю. Терентьева. – Екатеринбург: Изд-во УрГПУ, 2013. – 218 с.
31. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевского политехнического ин-та. 1904. Т. IV, № 1. – С. 1–12.

Поступила в редакцию 1 декабря 2023 г.

Принята 10 декабря 2023 г.

UDC 58.087:574.3:581.9

DOI: 10.21779/2542-0321-2023-38-4-98–110

To the Method of Collecting Material for Population Studies in Mountain Conditions: Temporary Factors

A.D. Khabibov

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

Abstract. Based on long-term and more than half a century of scientific activity at the population-specific level of work with different populations of species of natural and cultural flora under various conditions of Dagestan, the author summarizes his relatively rich accumulated experience and some of his skills in collecting plant material for population studies. On the basis of a very sufficient work experience, mainly only with populations, I decided to help, as well as recommend my vision for the skillful and qualified collection of floristic material for the purposes of population studies. In this report, mainly, we are only talking about compliance with the requirements of the appropriate methodology for collecting plant material for factors of a temporary nature. The formulations of the population of different specialists and its use as different units in some areas of biological science are given. During population studies of herbaceous plants, the role of the generative shoot as a “module”, an el-

elementary and minimal structural component of a plant, where the main plant organs of the vegetative and generative sphere are concentrated, has been clarified. On the example of three types of clover with different life forms and types of growth, the most optimal terms for collecting the botanical material of the generative shoot are proposed – the beginning of the onset of a certain fixed generative phase. The necessity of knowing the phenology of one's object and its role in obtaining objective information is emphasized. The role of the time budget in determining the reproductive effort – the share of resources allocated by the body for reproduction – has been clarified.

Keywords: population, plant, generative shoot, module, trait, metamere, growth types, life form, samples, phenophase, terms, ontogeny.

Received 1 December, 2023

Accepted 10 December, 2023