

УДК УДК 574:575.8

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ, ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ И СПОСОБАХ ОЦЕНКИ В ЭКОСИСТЕМАХ

Савинов
Александр Борисович

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, sabcor@mail.ru

Никитин
Юрий Дмитриевич

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, yuriy156@rambler.ru

Ключевые слова:
активность растений
фитоценоз
фены
адаптивные стратегии

Аннотация: При изучении активности видов в фитоценозах используется три методологических подхода: статусный, ценотипический и эргонтический. Последний подход предложен впервые и основан на том, что активность растительных организмов данного вида рассматривается как совокупность взаимодействий указанных организмов между собой, с другими видами организмов и абиотическими компонентами экосистем. Это взаимодействие по существу отражает скорость аккумуляции и генерирования вещества, энергии и информации растительными организмами. Для расчета активности видов растений в этом аспекте предложены соответствующие формулы. При сравнении статусного, ценотипического и эргонтического подходов высказано положение о том, что указанные подходы могут взаимно дополнять друг друга.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. В. Саксонов

Получена: 29 декабря 2016 года

Подписана к печати: 8 ноября 2017 года

Введение

На большую роль различных форм активности (реактивности) организмов, их группировок и сообществ в организации, функционировании и развитии экосистем и биосферы указывают современные исследования (Васильев, 2005; Biosphere..., 2008; Чайковский, 2008; Иорданский, 2011; Grime, Pierce, 2012; Левченко, 2012; Проблемы..., 2013; Савинов, 2016б). В том числе показано, что растения как важнейшие продуценты характеризуются специфичными вещественными, энергетическими и информационными взаимодействиями с разнообразными абиотическими и биотическими факторами экосистем (Каратыгин, 1993; Photosynthesis...,

1996; Gurevitch et al., 2002; Тихонович, Проров, 2009; Савинов, 2012). Это многообразие связей и взаимодействий отражается в размерах и географическом положении ареалов растений, обилии их групп, степени и формах внутривидовой дифференциации (Жизнь растений, 1974; Gurevitch et al., 2002). Одни группы растений, биологически прогрессируя, активно распространяются, увеличивают численность и усиливают адаптивную радиацию, представители же других групп, напротив, оказываются менее активными в освоении новых биотопов, поддержании численности, внутривидовой дифференциации, регressируют, нередко оказываясь на грани исчезновения, или вымирают (Мелихова, 2014).

Важную роль таких градаций активности видов растений в формировании фитоценозов исследователи стали осознавать постепенно.

Так, еще в 30-х годах прошлого века Л. Г. Раменский (1971) отметил (тезисно), что виды растений разных семейств активно и конвергентно осуществляют в фитоценозах специализацию, приводящую к формированию трех ценотипов: 1) виоленты (силовики), являющиеся, как правило, эдификаторами в мезофильных биотопах, энергично развивающиеся и захватывающие территорию, подавляющие полнотой использования ресурсов среды другие виды растений; 2) патиенты (выносливцы), успех которых в борьбе за существование достигается не энергией жизнедеятельности, а выносливостью к неблагоприятным условиям биотопов (засолению, закислению почвы, аридности климата и т. п.); 3) эксплеренты (выполняющие), не обладающие качествами виолентов и патиентов, но способные очень быстро временно захватывать появляющиеся (пионерные) биотопы, еще не занятые виолентами или освобожденные от них естественным или искусственным путем. Л. Г. Раменский (1971) отметил, что предложенная им классификация ценотипов растений весьма условна, поскольку большинство растений совмещают признаки разных ценотипов, являются переходными формами или проявляют изменчивость метаболизма в разных биотопах. Впоследствии Т. А. Работнов (1974, с. 208) предложил расширить классификацию ценотипов Л. Г. Раменского и дополнил ее новыми группами (субвиолентами, субпатиентами, флюктуационными и сукцессионными эксплерентами).

Однако в дальнейшем ценотипическая концепция Л. Г. Раменского отечественными фитоценологами мало использовалась и не получила широкого освещения в отечественной и зарубежной литературе. Вследствие этого, независимо от Л. Г. Раменского, английским фитоценологом Дж. Граймом (Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012) в 70-х годах прошлого века была предложена и развивается до сих пор теория адаптивных (экологических) стратегий растений, аналогичная ценотипической концепции Раменского, что отметил и сам Дж. Грайм (Grime, Pierce, 2012). Как и Л. Г. Раменский, Дж. Грайм (Grime, 1974) выделил те же самые функциональные группы растений (в соответствии с их адаптивными стратегиями), хотя неудачно (Ра-

ботнов, 1985) назвал их: 1) конкуренты (C), 2) стресс-толеранты (S) и 3) рудералы (R). В связи с этим зарубежными фитоценологами и рядом отечественных ученых исследования адаптивных стратегий растений ведутся в рамках CSR-теории Грайма (Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Franzaring et al., 2007; Pierce et al., 2007, 2013, 2014, 2017; Kosakivska, 2008; Иванова, Юмагулова, 2009; Бетехтина, Веселкин, 2011; Магомедмирзаев и др., 2013; Сибагатуллина, Валеева, 2013; Магомедмирзаев, Гусейнова, 2015; Li, Shipley, 2017). При этом важно, что и выделяемые ценотические (ценобиотические) типы по Раменскому, и соответствующие им основные типы стратегии по Грайму характеризуют взаимоотношения между видами растений в соответствующих биотопах (Работнов, 1985), и этот подход в фитоценологии можно условно назвать ценотипическим.

В 60-х годах прошлого века Б. А. Юрцевым (1966, 1968) была сформулирована концепция об активности видов растений как мере их преуспевания в соответствующих ландшафтно-климатических условиях, как мере их фитоценотической значимости. Подход, сформировавшийся на основе указанной концепции, можно условно назвать статусным (от лат. *status* – положение, состояние). Статусный подход обусловил спектр исследований, при выполнении которых с помощью ряда сходных методов был получен массив данных по активности видов растений в различных наземных и водных экосистемах (Дидух, 1982; Свириденко, 2000; Налимова, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014; Панкова, 2014). По мнению исследователей, эти данные позволили глубже отразить структуру фитоценозов, оценить их устойчивость к воздействию негативных природных и антропогенных экологических факторов, а также прогнозировать динамику структурно-функциональных параметров сообществ (Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014). Параллельно проводятся исследования ценотической активности кормовых трав в агроэкосистемах (Рыженко, 2012; Минвалиев, Павлова, 2015), развиваются представления о неоднородности (квантованности) растительного покрова (Ипатов, 2016; Лебедева и др., 2016), не связанные со статусным подходом, но близкие к нему.

Иной подход, который условно можно обозначить как эргонтический (от греч. *ergon* – действие, работа), предложен и раз-

вивается нами (Савинов, 2015а, б, 2016а, б; Савинов, Никитин, 2016). Он основан на определении активности прежде всего как интенсивности (скорости) взаимодействия биологической системы с другими внешними биотическими и абиотическими системами в вещественном, энергетическом и информационном аспектах. Формализация этого определения позволила разработать и начать апробировать метод количественной оценки активности групп растений и животных на популяционном уровне (Савинов, 2015а, 2016а, б; Савинов, Никитин, 2016). Представляется, что предложенный метод позволяет вести в новом аспекте теоретические и прикладные исследования, в частности в плане биоиндикации и биомониторинга экосистем (Савинов, Никитин, 2016), а также в области эволюционной экологии (Савинов, 2015б, 2016а, б).

Целью данной статьи является сравнительный анализ ценотипического, статусного и эргонтического подходов к оценке активности растений как особого экологического фактора в фитоценозах и экосистемах.

Аналитический обзор

Теория экологических стратегий растений Раменского – Грайма (ценотипический подход)

Выделенные Л. Г. Раменским (1971) ценотипы (виоленты – силовики, пациенты – выносливцы, эксплеренты – выполняющие) «по существу характеризуют три основных направления приспособления растений, возникших в процессе их сопряженной эволюции при совместном произрастании и в процессе формирования фитоценозов (фитоценогенеза)» (Работнов, 1985, с. 3). При этом Л. Г. Раменский (1971, с. 232) специально отметил, что выделенные им основные ценобиологические типы – результат схематизации, поскольку, во-первых, «в действительности большинство растений имеет характеристику переходную или смешанную, совмещающую черты двух типов», во-вторых, ценотипы видов растений могут меняться в различных биотопах. Поэтому «в большинстве растительных группировок имеются виды, приближающиеся по своим свойствам к трем намеченным типам: силовиков, выносливцев и выполняющих; их соотношение отражает условия среды и внутренний ценобиотический строй группировки» (Раменский, 1971, с. 232).

К аналогичным выводам пришел и Дж. Грайм (Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al.,

1988) и потому, кроме выделенных им типов конкурентов (C), стресс-толерантов (S) и рудералов (R), дополнительно указал возникающие в зависимости от биотических условий промежуточные типы (CR, SC, RS, CSR), неудачно называв их типами вторичной стратегии (Работнов, 1985). В действительности же, как отметил Т. А. Работнов (1985), во-первых, следует говорить о патиентности и виолентности как естественных качествах растений, поскольку, например, патиентность является универсальным свойством растений, в частности, виоленты в градиенте условий произрастания нередко переходят в патиентное состояние, также патиентами они являются в составе сомкнутых фитоценозов в начальный период онтогенеза и иногда в фазе старения. Во-вторых, по мнению Т. А. Работнова (1985, с. 8), «эксплеренты целесообразно трактовать несколько шире, чем это принято Л. Г. Раменским и Граймом, включив в этот тип стратегии растения, способные быстро и положительно реагировать на ослабление конкуренции не только в результате различных форм нарушения растительности». Тогда эксплерентами являются и весенние эфемероиды некоторых типов листопадных лесов в период ослабления конкуренции со стороны деревьев-виолентов (Работнов, 1985). В-третьих, Т. А. Работнов (1985) предположил, что помимо трех основных типов стратегии по Раменскому – Грайму следует выделить четвертый тип пионерных растений, свойственных первым этапам первичных сукцессий, а также пятый тип, отмеченный Р. Уиттекером (1980) в отношении некоторых растений (пустынных однолетников, однолетних луговых и степных вик), развивающихся лишь эпизодически, при наступлении благоприятных условий для них (при прорастании их семян, годами покоящихся в почве, после ее обильного увлажнения атмосферными осадками).

Т. А. Работнов (1974, с. 208) указал, что «в понятие ценотипов следует вкладывать динамическое содержание», поскольку они являются группами видов растений «со сходным изменением их ценотической значимости в зависимости от условий произрастания или особенностей их жизненного цикла». Исходя из этого, Т. А. Работнов (1974, с. 208) предложил расширенную классификацию ценотипов, выделив наряду с виолентами, пациентами и эксплерентами дополнительно новые группы: субвиоленты – «многолетние растения, способные в благоприятных условиях создавать монодоминантные со-

общества, но недостаточно конкурентоспособные»; субпатиенты – виды, сходные с пациентами в отношении биотопов, способные создавать монодоминантные сообщества, но иногда лишь на короткий срок; флюктуационные эксплеренты – многолетние (реже – малолетние) растения, принимающие малое участие в формировании фитоценозов, но способные быстро и резко положительно реагировать на ослабление конкуренции и недолго доминировать при массовом отмирании или ослаблении доминантов; сукцессионные эксплеренты – растения, длительно доминирующие при непрерывном воздействии фактора, вызвавшего нарушение прежнего фитоценоза.

В процессе непрерывного взаимодействия видов растений с биотическими и абиотическими факторами внешней среды происходит фитоценогенез – коадаптация данных видов, в результате чего исторически формируются фитоценозы (Работнов, 1985). В соответствии с этим под «стратегией вида» Т. А. Работнов (1975, 1985) предложил понимать совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность совместно обитать с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозе. Все это позволяет говорить о взаимосвязи между представлениями о ценотипах Раменского – Работнова (Раменский, 1971; Работнов, 1975, 1985) и адаптивными стратегиями Раменского – Грайма (Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012), статусным (Юрцев, 1966, 1968) и эргонтическим (Савинов, 2015а, 2016а, б, 2017) подходами к оценке активности растений в экосистемах.

В теории экологических стратегий не используется понятие «активность растений», но при расчетах по системе Раменского – Грайма (CSR-теории) обычно применяется комплекс показателей, характеризующих энергию жизнедеятельности видов растений разных семейств, степень и скорость освоения ими ресурсов экосистемной среды в сравнении с конкурентами (Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012; Работнов, 1985; Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Усманов и др., 2001; Franzaring et al., 2007; Pierce et al., 2007, 2013, 2014, 2017; Kosakivska, 2008; Иванова, Юмагулова, 2009; Магомедмирзаев и др., 2013; Сибгатуллина, Валеева, 2013; Магомедмирзаев, Гусейнова, 2015; Li, Shipley, 2017); наряду с этим предпринимаются попытки связать типы экологических стратегий со способностью растений

к микоризообразованию и его интенсивностью (Grime et al., 1988; Cornelissen et al., 2001; Бетехтина, Веселкин, 2011).

Дж. Грайм (Grime, 1979; Grime et al., 1988) при выделении типов экологических стратегий использовал известный производственный показатель – относительную скорость роста растений (*RGR*) и морфологический индекс (*M*):

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1), \quad (4)$$

$$M = (a + b + c) / 2, \quad (5)$$

где *RGR* – относительная скорость роста (relative growth rate) (г/г. сут), *W₂*, *W₁* – сухая масса растения (г), *A₁*, *A₂* – площадь листьев (см²) в моменты времени *t₁* и *t₂* соответственно; *a* – максимальная высота растения, *b* – величина горизонтального разрастания растения и *c* – максимальная величина опада (в баллах).

Впоследствии для установления адаптивных стратегий стали использовать отношение суммарной площади листьев к массе растения – *LAR* (leaf area ratio) (см²/г), скорость чистой ассимиляции единицы листовой поверхности – *NAR* (net assimilation rate) (г/см² . сут), а также составляющие *LAR* (Пьянков, Иванов, 2000; Craine, 2005, 2007; Carlyle, Fraser, 2006; Franzaring et al., 2007; Иванова, Юмагулова, 2009; Cerabolini et al., 2010; Pierce et al., 2013, 2014, 2017):

$$RGR = NAR \times LAR, \quad (6)$$

$$LAR = SLA \times LMR, \quad (7)$$

где *SLA* – площадь единицы массы листа (мм²/мг), *LMR* – листовой индекс (отношение биомассы листьев к общей биомассе растения, мг/мг) (Angert et al., 2007).

Однако указанные функциональные показатели не всегда однозначно указывают на принадлежность данного вида растений к группе с той или иной экологической стратегией. Например, у 35 видов дикорастущих растений разных стратегий (C, S, R) в условиях boreальной зоны Среднего Урала не было обнаружено значимых различий по *LAR* и *SLA*, а R-стратеги не имели существенных отличий по *LMR* от C- и S-стратегов (Пьянков, Иванов, 2000). Показано также, что в сообществе верхового болота в условиях западно-сибирской тайги разнонаправленно изменялись функциональные параметры R-, C- и S-стратегов: величины интенсивности транспирации листьев увеличивались в ряду R→C→S, интенсивности фотосинтеза – в ряду S→C→R, интенсивности дыхания – в ряду C→R→S (Иванова, Юмагулова, 2009).

Несомненно, у того или иного вида растения тип основной экологической стратегии генетически запрограммирован, хотя и может меняться в онтогенезе; при этом функциональные и морфологические параметры колеблются в пределах нормы реакции, отражая виолентность, патиентность и эксплерентность, проявляющиеся в соответствующих экологических условиях у всех видов растений, но в разной степени (Работнов, 1985; Пьянков и др., 2001; Усманов и др., 2001). Показано, что тип экологической стратегии связан с направленностью метаболических процессов у растений, особенностями их химического состава (Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001), степенью микоризации (Бетехтина, Веселкин, 2011). Имеющиеся данные (Работнов, 1985; Pierce et al., 2017) позволяют полагать, что тип определенной экологической стратегии конвергентно сформировался в ходе адаптациогенеза у растений разных семейств в пределах соответствующих природно-климатических зон, экосистем и биомов. Несомненно, благодаря разным типам экологических стратегий (C, S, R, CR, SC, RS, CSR) наземных и водных растений формируются адекватные биотопам биоценозы, происходят сукцессии экосистем.

Можно согласиться с мнениями о том, что хотя теория Раменского – Грайма подвергается критике (Craine, 2005, 2007; Grime, 2007; Tilman, 2007), предельно обобщенно характеризует направления адаптациогенеза растений и способы этой адаптации, но указанная теория открыта для дополнения новыми положениями и данными, вследствие чего обладает операциональной и прогностической ценностью (Работнов, 1985; Миркин и др., 1999; Бетехтина, Веселкин, 2011). В отличие от статусного (Юрцев, 1966, 1968) и эргонтического подходов (Савинов, 2015а, б, 2016а, б, 2017), теория экологических стратегий Раменского – Грайма не оперирует понятием «активность» и не ставит задачи количественного определения активности растений, но вопросы адаптации, разрабатываемые в теории экологических стратегий, напрямую связаны с аспектами активности ценопопуляций и видов.

Статусный подход к оценке активности растений в экосистемах

Основоположник статусного подхода Б. А. Юрцев (1966, с. 5) предложил активными видами растений считать «преуспевающий

элемент флоры, противостоящий реликтовым ее элементам»; при этом Б. А. Юрцев полагал, что «эколого-биологические свойства активных видов соответствуют общей ландшафтно-климатической обстановке данной территории, и это находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, более равномерном распределении их по территории, – то есть в более интенсивном освоении этими видами данного ландшафта». Впоследствии Б. А. Юрцев (1968) увеличил число критериев активных видов и конкретизировал высказанные положения. В частности, исследуя фитоценозы высокогорий северо-востока Сибири (Юрцев, 1968), он учитывал, что активность вида в пределах ландшафта тем выше, во-первых, чем больше экологическая амплитуда вида (т. е. чем больше разнообразие заселенных им экотопов); во-вторых, чем равномернее вид распределен по территории и, в-третьих, чем выше общий уровень численности вида в занимаемых им экотопах. На основании соотношений этих показателей Б. А. Юрцев в фитоценозах выделял 5 ступеней активности видов растений: 1) особо активные (I ступень активности), 2) высокоактивные (II ступень), 3) среднеактивные (III ступень), 4) малоактивные (IV ступень), 5) неактивные (V ступень). Но поскольку у видов одной и той же ступени активности соотношение широты экологической амплитуды, равномерности распределения по территории и уровня численности может быть неодинаковым, то виды каждой ступени, в свою очередь, были подразделены на подгруппы (табл. 1). Наряду с этими критериями Б. А. Юрцев (1968) предлагал по возможности определять дополнительные важные характеристики активности вида: его жизненность в основных экотопах, фенотипический (в том числе возрастной) и генотипический составы ценопопуляций; но полагал, что эти характеристики можно оценить только при длительных стационарных исследованиях.

В отношении растений наземных экосистем в настоящее время используются различные модификации метода Б. А. Юрцева в форме степенных (балльных) измерений внутристранштной (парциальной) активности видов (Налимова, 2003, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014). Одна из модификаций метода представлена в табл. 2.

Таблица 1. Критерии выделения ступеней (степеней) активности видов растений (по Юрцеву, 1968)

Группы видов по характерному для них уровню численности	Виды									
						стенотопные				
	ЭТ		ГЭТ		ГСТ		обычных экотопов		редких экотопов	
	ПМ	СП	ПМ	СП	ПМ	СП	П	М	П	М
Массовые	Ia	Iб	IIa	IIб	IIIa	IVa	IIIб	IVб	IVb	Va
Малочисленные	IIb	IIг	IIIb	IIIг	IIIд	IVг	IIIе	Vб	Vb	Vг
Единично встречающиеся	IIIж	IVд	IVe	Vд	IVж	Ve	IVз	Vж	Vз	Vi

Примечание. ЭТ – эвритопные, ГЭТ – гемиэвритопные, ГСТ – гемистенотопные, ПМ – повсеместные, СП – спорадические, П – постоянные, М – малопостоянные, I – особо активные, II – высокоактивные, III – среднеактивные, IV – малоактивные, V – неактивные.

Таблица 2. Количественные критерии степеней активности видов растений (по Налимовой, 2003, 2006, с коррекциями)

Степени активности	Показатели активности, в долях		
	амплитуда экологи- ческого простран- ства	встречаемость	обилие
Высокая (I)	>0.4	>0.4	0.3–1.0
Средняя (II)	0.2–0.4	0.2–0.4	0.04
Низкая (III)	0.1–0.2	0.1–0.2	0.03
Очень низкая (IV)	<0.1	<0.1	0.01

С помощью этой и аналогичных методик (Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014) были получены данные, показывающие сходство в соотношении долей активных и неактивных видов растений для фитоценозов разных типов наземных и водных экосистем. В частности, в луговых фитоценозах заповедника «Присурский» (Чувашская Республика) 68.2–97.1 % видов растений характеризовались низкой активностью, из них до 60 % видов – очень низкой активностью; средней активностью обладали 2.9–31.8 % видов и только 6 % – высокой активностью (Налимова, 2006). В лесных питомниках южнотаежной зоны Вологодской области сорные растения также представлены преимущественно неактивными и стенотопными (56.8 %) и малоактивными гемиэвритопными, гемистенотопными и стенотопными (30.9 %) видами, а среднеактивные, высокоактивные и особоактивные виды составляют 5.6, 4.2 и 2.5 % соответственно (Бабич, Ушакова, 2012). При этом видами, проявляющими наибольшую ценотическую активность на полях питомников, являются типичные убиквисты: *Achillea millefolium* L., *Chenopodium album* L., *Elytrigia repens* L., *Rumex acetosella* L., *Taraxacum officinale* Wigg. Сходная ситуация

отмечена и в фитоценозах лесных питомников Архангельской области (Коновалова и др., 2014). При этом соотношение групп видов с разной активностью рассматривается как отражение структуры фитоценозов.

Развивая идеи Б. А. Юрцева (1966, 1968), Я. П. Дидух (1982) предложил рассматривать активность вида в нескольких аспектах: 1) региональном, 2) временном, 3) фитоценотическом и 4) локальном. Этот подход был апробирован при изучении фитоценозов Ялтинского заповедника (Дидух, 1982). В частности, при изучении активности видов в первом аспекте выявлялись видовые оптимумы и тенденции (прогнозы) изменения видовых ареалов. При этом были выделены категории экспансивных, преуспевающих, угасающих и реликтовых видов растений. Изучение активности видов во временном аспекте позволило определить период оптимума (максимума, минимума) активности, изменений ее в различные исторические периоды, что помогает изучению активности в первом, региональном аспекте. Исследованиями активности видов в фитоценотическом аспекте выявлялась, во-первых, приуроченность оптимума активности к определенному синтаксону (или фитоценотическому ком-

плексу) и, во-вторых, изменения активности в других синтаксонах (или флороценотических комплексах) данного региона. Изучение активности видов в локальном аспекте позволило определить степень активности видов на небольших (меньше площади элементарной флоры) территориях, включающих только те ценозы, в которых встречался данный вид.

Наряду с расширением спектра показателей активности видов растений на базе методологии Б. А. Юрцева предлагались и упрощенные методики. Например, Л. И. Малышев (1973) считал, что для оценки активности (A) вида растения достаточно интегрального выражения лишь его встречаемости (F) и обилия (D):

$$A = (F \cdot D)^{1/2} \quad (1)$$

Б. Ф. Свириденко (2000) парциальную активность (ПА) в отношении видов гидромакрофитов также по существу рассматривает как функцию двух переменных величин – встречаемости и обилия в пределах одного класса экотопов и определяет активность так:

$$\text{ПА} = (\text{ПП} / 100\%) \cdot (B / 100\%), \quad (2)$$

где ПП – среднее проективное покрытие вида в популяциях (в %), B – экотопическая встречаемость популяций (%). При этом максимальная величина парциальной активности может быть равна 1 (при ПП = 100 %, B = 100 %), но ее реальные значения всегда ниже.

По предложению Б. Ф. Свириденко (2000), виды растений, у которых $\text{ПА} < 0.01$, следует считать неактивными, с величинами $\text{ПА} > 0.01$ – активными с подразделением на высокоактивные ($\text{ПА} > 0.10$), среднеактивные ($0.05 < \text{ПА} < 0.10$) и низкоактивные ($0.01 < \text{ПА} < 0.05$) виды.

В соответствии с этой методикой, например, в водоемах Северного Казахстана высокоактивными ($\text{ПА} > 0.10$) являются виды-убикисты: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. ($\text{ПА} = 0.46–0.54$), *Potamogeton pectinatus* L. ($\text{ПА} = 0.18–0.35$), *Typha angustifolia* L. ($\text{ПА} = 0.15–0.20$); низкоактивными ($0.01 < \text{ПА} < 0.05$) – *Potamogeton pusillus* L. ($\text{ПА} = 0.01–0.04$), *Eleocharis palustris* (L.) R. Br ($\text{ПА} = 0.01–0.04$); неактивными ($\text{ПА} < 0.01$) – *Chara kirghisorum* Lessing emend. Hollerbach (вид редкий и типичный олиготрофный, олигосапробный представитель), *Elodea canadensis* Michx. (инвазионный вид, но еще относительно слабо распространившийся по водоемам Казахстана); при этом

доля активных видов в экосистемах невелика – 18–28 % (Свириденко, 2000; Свириденко и др., 2013). Аналогичное распределение активных и неактивных видов гидромакрофитов наблюдается и в водоемах европейской части России: здесь во флоре доля активных видов составляет всего 4–7 %, а неактивных – 56–66% (Панкова, 2014), хотя в группу активных входят другие виды растений: *Carex acuta* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton natans* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L. (Панкова, 2014). Активные виды как убикисты нередко создают до 95 % общей биомассы макрофитов в лимносистемах (Грищенкова, Власов, 2008).

Проводятся методологически сходные исследования прикладного характера (но не связанные с теорией Б. А. Юрцева) в отношении ценотической активности кормовых трав в агроэкосистемах (Рыженко, 2012; Минвалиев, Павлова, 2015). В частности, изучаются конкурентные взаимоотношения (ценотическая активность) злаковых и бобовых трав в составе различных травосмесей и при разных уровнях минерального питания (с целью разработки технологий повышения урожайности травосмесей и качества их биомассы). При этом установлено, что ценотическая активность изучаемых видов многолетних злаковых и бобовых трав (доля каждого вида в составе агрофитоценозов) нестабильна и зависит от влияния многих экологических факторов: 1) фона минерального питания, 2) стадии вегетации, 3) видового состава травосмесей, 4) климатических условий года, 5) долголетия, темпа развития и отставности компонентов травосмеси (Минвалиев, Павлова, 2015).

Ко всем рассмотренным работам (с термином «активность») примыкают исследования неоднородности растительного покрова (Ипатов, 2016; Лебедева и др., 2016), не основанные на концепции статусного подхода, но методологически близкие к нему. В данном случае изучается многолетняя динамика видовой неоднородности (квантованности) фитоценозов с использованием коэффициента участия вида (КУ). Этот коэффициент определяется либо по массе вида в процентах от общей массы растений на учетной площади, либо по доле проективного покрытия вида ($\text{ПП}_{\text{вида}}$) в общем проективном покрытии видов ($\text{ПП}_{\text{видов}}$) фитоценоза:

$$КУ = (\text{ПП}_{\text{вида}} / \sum \text{ПП}_{\text{видов}}) \cdot 100\%. \quad (3)$$

Исследования с вычислением коэффи-

циента участия (КУ) показали, что в одних фитоценозах сохраняется многолетнее доминирование некоторых видов растений на фоне большинства слабо представленных видов; в других же сообществах в отдельные годы или под влиянием микрорельефной неоднородности виды-доминанты значительно снижают КУ (Ипатов, 2016; Лебедева и др., 2016).

Эргонтический подход к оценке активности растений в экосистемах

Этот подход основан на предложенном нами определении: активность материальной системы, в том числе живой, есть характер и интенсивность ее взаимодействия с окружающей средой (т. е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и разнообразнее взаимодействует система с окружающей средой (другими системами), тем она активнее (Савинов, 2015а, 2016а, б). В отношении адаптирующихся, живых систем, это взаимодействие, т. е. активность (A), по существу отражает скорость аккумуляции или генерирования вещества, энергии и информации адаптирующейся системой, например биосистемой организменного, популяционного или биоценотического уровней (Савинов, 2015а):

$$A = M/t \quad (8), \quad A = Q/t \quad (9), \quad A = H/t \quad (10),$$

где М – масса потребленного и/или синтезированного вещества (г), Q – количество потребленной и/или выделенной энергии (Дж), H – количество информации (бит), экзогенно полученное или эндогенно созданное биосистемой (ее структурно-функциональным матриксом) за единицу времени t (например, в секунду).

В физиологическом и экологическом аспектах жизнедеятельность растений традиционно характеризуется скоростью аккумуляции или продукции вещества или энергии (Angert et al., 2007; Susiluoto, Berninger, 2007). Таковыми «скоростными» показателями являются, например, 1) интенсивность фотосинтеза, выражаемая в мг поглощенного CO₂, отнесенного к единице площади (дм²) листьев растения в единицу времени (мин, час); 2) продуктивность растений, определяемая количеством произведенного ими вещества (энергии) на единицу площади листьев в единицу времени (г/м² · сутки, ккал/м² · сутки). Очевидно, эти и подобные показатели характеризуют активность растений, однако в силу специфики они не будут сопоставимы с характеристиками активности других членов биоценоза – консументов

и редуцентов, что затруднит исследования экосистем в новом аспекте. Если же попытаться выражать активность, в частности, как скорость информационного взаимодействия биосистем с окружающей средой, то указанных выше ограничений не возникает, и можно использовать универсальные единицы информации (бит, байт).

В предложенной формуле (10) величина H определяется известной формулой Шеннона, ей принято выражать количество информации, накопленное или генерируемое биосистемами организменного и надорганизменного уровней (Емельянов, 1994; Алимов и др., 2013):

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i \quad (11)$$

В формуле (11) p_i есть частота какого-либо события; например, для исследований активности растений мы использовали: а) частоту проявления (доли) в ценопопуляции дискретных фенотипических признаков – фенов, б) доли (частоты) химических элементов, аккумулированных в растениях разных видов, в) частоты посещения насекомыми- опылителями видов энтомофильных растений. При перечисленных формализациях для растительных организмов будут определены разные формы (составляющие) активности: условно 1) морфогенетической активности (при использовании частот параметров фенотипической изменчивости), 2) аккумулятивной активности (например, на основе соотношения величин долей аккумуляции разных металлов), 3) консортивной (в частности, энтомофильной активности, при учете частот взаимодействия видов растений с видами антофильных насекомых) и т. п. При возможности определения нескольких подобных форм активности для одного и того же вида растения эти формы можно интегрировать в показатель обобщенной активности (A_d) по формуле (Савинов, 2017):

$$A_d = (A_1 \cdot A_2 \cdot \dots \cdot A_n)^{1/n} \quad (12)$$

Очевидно, приоритет в определении той или иной формы активности будет обусловлен, например, задачами, объектами экологического исследования и возможностями исследователя.

Важно отметить, что, с одной стороны, известна взаимосвязь энергетических и массовых характеристик биосистем организменного и популяционного уровней (Большаков и др., 1998). С другой стороны, потоки энергии через указанные системы взаимосвязаны с потоками информации через них (Алимов и др., 2013). Количество этой информации

является мерой организованности систем (Винер, 1958; Камшилов, 1970; Емельянов, 1994): выше организованные системы содержат больше информации, и наоборот. В свою очередь количество заключенной в системе информации адекватно разнообразию (неоднородности) элементов системы (Камшилов, 1970). Информационно значимые исследования фенотипического разнообразия на популяционном уровне актуальны и перспективны (Емельянов, 1994; Васильев, 2005). Учитывая это, мы в своих работах (Савинов, 2016а, б; Савинов, Никитин, 2016) использовали формулу (10), выражающую скорость информационного взаимодействия биосистемы популяционного уровня со средой обитания (Савинов, 2015а, 2016а, б).

Примеры использования эргонтического подхода

Апробирование эргонтического подхода проведено нами с использованием формулы (10) на основе собственных и литературных данных.

Определение морфогенетической активности растений

Были использованы многолетние данные о частотах встречаемости (долях) фенов листьев в ценопопуляциях сныти *Aegopodium*

podagraria L. и подорожника *Plantago major* L. (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016) из городских парковых зон, служащих полигонами для наших регулярных биоиндикационных исследований (Савинов и др., 2007; Савинов и др., 2015) (рис.). Указанные ценопопуляции произрастали в 4 биотопах с разными уровнями токсической нагрузки (Безель и др., 1998) на почвы, загрязняемые тяжелыми металлами (ТМ): свинцом, цинком, медью и хромом. В частности, для биотопов № 1–4 (табл. 3) токсическая нагрузка составляла 3.42; 2.16; 1.94; 1.00 (условный контроль) относительных единиц соответственно. Время от начала вегетации растений до сбора листьев для выявления их фенов (рисунок) составляло 25–40 суток. По частотам встречаемости фенов листьев в ценопопуляциях сныти и подорожника (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016) нами рассчитаны величины Н ценопопуляций этих растений по формуле (11) для каждого сезона исследований. По величинам Н и учтенного времени вегетации с помощью формулы (10) были определены ежегодные величины морфогенетической активности растений и средняя величина этой активности за 5 сезонов исследований (Савинов, Никитин, 2016).

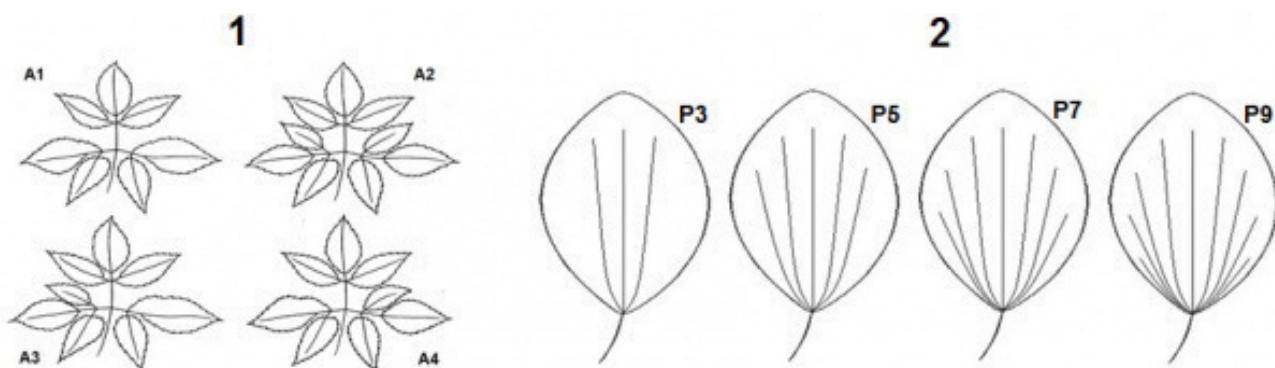


Рис. Фены листьев сныти (1) и подорожника (2) (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016)

Fig. Phens of leaves of goutweed (1) and plantain (2) (Savinov et al., 2015; Savinov, Nikitin, 2016)

Расчеты показали, что морфогенетическая активность сныти и подорожника в их ценопопуляциях уменьшается с повышением токсической нагрузки ТМ на почвы, и эти различия сохраняются в течение нескольких лет (см. табл. 3). Эти результаты согласуются с данными о том, что наличие в почве комплекса ТМ (Pb, Zn, Cu, Cd) в дозах 1–5 ПДК ухудшает биометрические параметры растений, площадь фотосинтезирующей поверхности и может многократно снижать первичную продукцию (Щелчкова и др., 2010). С

усищением загрязнения почв ТМ тормозятся морфогенетические процессы и снижается жизнеспособность аборигенных видов растений (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Дуля и др., 2013).

Определение аккумулятивной активности растений

В отечественной и зарубежной литературе имеются многочисленные данные о количестве (концентрациях) химических элементов, в частности металлов, накопленных различными видами растений за определен-

Таблица 3. Динамика морфогенетической активности (10^{-7} бит/сек) ценопопуляций сныти и подорожника в биотопах по градиенту загрязнения ТМ (Савинов, Никитин, 2016)

Ценопопуляции/ биотопы	Годы					Средняя активность в течение 5 сезонов
	2011	2012	2013	2014	2015	
1	5.13	2.15	5.9	4.91	5.13	$4.64 \pm 0.58^{**}$
	4.05	4.42	3.6	4.17	3.19	$3.89 \pm 0.49^{**}$
2	6.26	2.23	6.71	4.85	5.41	$5.09 \pm 0.70^{**}$
	4.33	4.74	4.17	4.72	3.07	$4.21 \pm 0.68^{**}$
3	6.9	2.87	7.11	5.68	5.97	$5.71 \pm 0.68^*$
	5.32	5.41	4.91	5.53	3.84	$5.00 \pm 0.69^*$
4 (контроль)	7.73	4.92	7.89	6.03	6.98	6.71 ± 0.50
	6.98	6.19	5.32	5.85	4.18	5.70 ± 0.42

Примечание. Над чертой – величины активности ценопопуляций сныти, под чертой – то же для подорожника (пояснения в тексте); * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

ные периоды вегетации. Аккумуляционную активность видов мы определяли (Савинов, 2016а, б) на основе таких литературных данных (Kozanecka et al., 2002; Кулагина, 2009; Шубина, Юрьев, 2009; Копылова, 2011; Великанова и др., 2012) о концентрациях металлов (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Cr) в листьях споровых (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Lycopodium clavatum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), покрытосеменных растений (*Convallaria majalis* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Polygonum aviculare* L., *Plantago major* L., *Populus balsamifera* L., *Ulmus pumila* L., *Malus baccata* (L.) Borkh.) и хвои *Pinus sylvestris* L., сформировавшихся за время их вегетации (до сбора растительного материала). По концентрациям металлов в листьях мы рассчитывали доли каждого элемента в их пульпе для каждого вида растений. Данные о долях металлов позволили рассчитать величины Н по формуле (11) для указанных видов растений. По величине Н и времени, за которое были накоплены металлы, по формуле (10) определены величины аккумулятивной активности растений.

Наши расчеты показали, что в экосистемах минимальную аккумуляционную активность в отношении металлов проявляют вечноzelенные растения (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium myrtillus*) – $0.08\text{--}0.11 \cdot 10^{-7}$ бит/сек, наибольшую – покрытосеменные с непродолжительным периодом вегетации (*Convallaria majalis*, *Polygonum aviculare*, *Plantago major*, *Populus balsamifera*, *Ulmus pumila*, *Malus baccata*) – $0.41\text{--}0.81 \cdot 10^{-7}$ бит/сек, а споровые (*Pleurozium schreberi*, *Lycopodium clavatum*, *Dryopteris filix-mas*, *Pteridium aquilinum*) за-

нимают промежуточное положение – $0.28\text{--}0.61 \cdot 10^{-7}$ бит/сек (Савинов, 2016а, б).

Полученные данные согласуются с мнением Б. А. Юрцева (1966) о том, что вечноzelеность является архаичным признаком, эволюционным приспособлением, возникшим у предков вечноzelеных растений в связи с историческим развитием их в экосистемах с пониженными летними температурами и бедными почвами (с дефицитом элементов питания). Вечноzelеные растения (в отличие от летнезеленых) обладают пониженной интенсивностью многих физиологических процессов, малым приростом и длительностью функционирования осевых органов; поэтому развитие вечноzelеных растений в условиях дефицита элементов питания (нитратов, фосфатов, микроэлементов) происходит лишь благодаря активному симбиозу с микоризными грибами, обеспечивающими растения необходимыми минеральными соединениями (Юрцев, 1966; Suzuki et al., 2001; Smith, Read, 2008).

Определение энтомофильной активности растений

Известно, что взаимодействие цветковых растений и антофильных насекомых обуславливает их коэволюцию, при этом для насекомых привлекательность цветков растений обусловлена многими их признаками: цветом, запахом, количеством нектара, морфологическими особенностями и др. (Гринфельд, 1978).

Для оценки энтомофильной активности нами были использованы данные многочасовых учетов посещения антофильными насекомыми цветковых растений разных

семейств в условиях Южного Зауралья (Сорокина, 2003). По долям (частотам встречаемости) особей каждого вида насекомых в учетах на 4 видах растений нами рассчитаны величины H для этих растений по формуле (11). По величинам H и времени пребывания насекомых на растениях с помощью формулы (10) были определены величины энтомофильной активности растений.

По нашим расчетам, энтомофильная активность *Sisymbrium loeselii* L. (сем. *Brassicaceae*), *Heracleum sibiricum* L. (сем. *Umbelliferae*), *Taraxacum officinale* Wigg. (сем. *Asteraceae*), *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V.N. Tichom. (сем. *Umbelliferae*) составила $5.8 \cdot 10^{-4}$; $1.5 \cdot 10^{-4}$; $1.1 \cdot 10^{-4}$; $0.5 \cdot 10^{-4}$ бит/сек соответственно. Эти величины энтомофильной активности, по-видимому, соответствуют сформировавшимся биоэкологическим особенностям видов (в жизнедеятельности которых энтомофилия занимает разное место и проявляется специфично): *S. loeselii* –ruderalnyy, эврибионтный вид, активный энтомофил и очень продуктивный нектаронос, размножающийся семенами (Никитин, 1983; Denisow, 2005); *H. sibiricum* – R-эксплерент, инвазивный вид с перекрестным, энтомофильным опылением и семенным размножением, широко распространившийся на территории Средней России, а также Западной Сибири и Центральной Европы (Демьянова и др., 2007; Дозорова, Опарина, 2016); *T. officinale* – широко распространенный эврибионт, сочетающий перекрестное энтомофильное опыление с сильно выраженной способностью к самоопылению (автогамия, гейтеногамия) и апомиксису, способный размножаться вегетативно (Ермакова, 1990; Демьянова, 2010); *K. dubia* входит в российские и западно-европейские Красные книги, в фитоценозах встречается изредка и в небольшом обилии (Еленевский, Буланый, 2008; Ершова, 2012).

Заключение

Впервые предпринятый нами анализ позволяет заключить, что активность видов растений играет важную роль в организации, функционировании и развитии фитоценозов и экосистем, хотя понимается по-разному и потому в настоящее время изучается на основе независимо возникших подходов; их можно условно подразделить на ценотипический, статусный и эргонтический.

При ценотипическом подходе, т. е. в теории адаптивных (экологических) стратегий растений Раменского – Грайма (Раменский,

1971; Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012; Работнов, 1985; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Pierce et al., 2007, 2013, 2014, 2017; Бетехтина, Веселкин, 2011), не используется понятие «активность растений», но при разграничении ценотипов (растений с разными стратегиями) обычно используется комплекс показателей, характеризующих энергию жизнедеятельности видов растений разных семейств, степень и скорость освоения ими ресурсов экосистемной среды в сравнении с конкурентами.

Статусный подход основан на положении о том, что активность вида растения есть мера его преуспевания в соответствующих ландшафтно-климатических условиях, т. е. выражается в результатах освоения видами экосистем, что адекватно степени экологической амплитуды, площади и характеру распространения (повсеместности и равномерности) основных типов местообитания вида внутри ландшафта, общего уровня численности вида (постоянства присутствия) в основных экотопах (Юрцев, 1966, 1968). Вследствие этого при статусном подходе активность каждого вида растений определяется ценотической значимостью, «местом», которое данный вид занимает среди других в системе сложившихся связей и отношений в растительном сообществе (Коновалова и др., 2014), т. е. по существу его экологической нишой.

Эргонтический подход (Савинов, 2015а, 2016а б, 2017), в отличие от статусного, позволяет оценивать величины разных форм происходящей, наблюдаемой активности видов (ценопопуляций), в частности морфогенетической, аккумуляционной, энтомофильной и других форм активности видов (ценопопуляций) растений. Величины таких форм активности могут быть интегрированы в обобщенном показателе активности. Таким образом, эргонтический подход, во-первых, дает возможность оценить вклад различных форм активности видов (ценопопуляций) в их наблюдаемое жизненное состояние в экосистеме, во-вторых, такой подход позволяет количественно обобщать данные о разных формах активности видов растений в едином показателе.

Есть основания полагать, что ценотипический, статусный и эргонтический подходы имеют точки соприкосновения, могут взаимно дополнять друг друга. На это определено указывают следующие факты. Во-первых, под «стратегией вида» предложено пони-

мать совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность совместно обитать с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозе (Работнов, 1975, 1985). Во-вторых, определено, что «экологическая стратегия» выражается в непрерывном адаптационезе растений в пределах соответствующей экосистемы, т. е. в их приспособительном взаимодействии с разнообразными биотическими и абиотическими факторами и объектами внешней среды (Работнов, 1985; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012). В-третьих, еще родоначальник статусного подхода Б. А. Юрцев (1968) предлагал по возможности определять дополнительные важные характеристики активности вида, в частности фенотипический и генотипический составы ценопопуляций. Наши исследования подтверждают это, в частности, показывают закономерное снижение морфогенетической активности ценопопуляций (определенной с использованием фенов) в градиенте загрязнения тяжелыми метал-

лами почв урбоэкосистем (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016). В-четвертых, исследования взаимосвязи типов экологических стратегий растений с их способностью к микоризообразованию и его интенсивностью (Grime et al., 1988; Cornelissen et al., 2001; Бетехтина, Веселкин, 2011) по существу характеризуют симбиотическую активность организмов (Савинов, 2016в).

Таким образом, проблема активности растений как фактора их развития в соответствующих экосистемах позволяет интегрировать данные из различных областей биологии и экологии и в новых, перспективных аспектах рассматривать вопросы организации и развития фитоценозов в экосистемах (Савинов, 2015б, 2016а, б, 2017). Наряду с этим нам представляется, что предпринятый анализ в отношении продуцентов укрепляет теоретическую базу и для исследований роли активности консументов и редуцентов в организации и функционировании различных типов экосистем и биосферы в целом.

Библиография

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология . СПб.: Наука, 2013. 343 с.
- Бабич Н. А., Ушакова С. Н. Активность видов сегетальной флоры питомников южнотаежной подзоны Вологодской области // Вестн. Северн. (Арктич.) федеральн. ун-та. Сер. Естественные науки. 2012. Вып. 2. С. 5–10.
- Безель В. С., Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.
- Большаков В. Н., Корытин Н. С., Кряжимский Ф. В., Шишмарев В. М. Новый подход к оценке стоимости биотических компонентов экосистем // Экология. 1998. № 5. С. 339–348.
- Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности . М.: Медицина, 1966. 349 с.
- Бетехтина А. А., Веселкин Д. В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–183.
- Биологический энциклопедический словарь . М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии . Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Великанова Н. А., Гапонов С. П., Сливкин А. И. Оценка экологического состояния почв и лекарственного сырья (травы горца птичьего и листьев подорожника большого) по содержанию тяжелых металлов в городе Воронеже и его окрестностях // Вестник ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2012. № 2. С. 238–244.
- Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине . М.: Советское радио, 1958. 215 с.
- Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза – эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.
- Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых . Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 208 с.
- Грищенкова Н. Д., Власов Б. П. Антропогенное воздействие на видовой состав и количественное развитие высшей водной растительности Беларуси // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Все-рос. конф. Вологда, 2008. С. 43–45.
- Демьянова Е. И. Антэкология . Пермь: Перм. гос. ун-т, 2010. 116 с.

- Демьянова Е. И., Квиткина А. К., Лыков В. А. Особенности опыления *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch (Apiales) в Приуралье // Вестн. Перм. ун-та. 2007. Вып. 5. С. 6–13.
- Дидух Я. П. Проблемы активности видов растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 925–935.
- Дозорова С. В., Опарина С. Н. Изучение особенностей репродуктивной биологии *Heracleum sibiricum* L. и возможные причины его уязвимости // Молодежный научный форум: Естественные и медицинские науки. № 6 (34). М.: МЦНО, 2016. С. 13–18 . URL: [http://nauchforum.ru/archive/MNF_nature/6\(34\).pdf](http://nauchforum.ru/archive/MNF_nature/6(34).pdf).
- Дуля О. В., Миркюков В. С., Воробейчик Е. Л. Стратегии адаптации *Deschampsia caespitosa* и *Lychnis flos-cuculi* к обитанию в условиях промышленного загрязнения: анализ с использованием зависимостей доза – эффект // Экология. 2013. № 4. С. 243–253.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И. Зонтичные (Apiales, Umbelliferae) Саратовской области // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2008. Вып. 7. С. 35–44.
- Емельянов И. Г. Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114. Вып. 3. С. 304–318.
- Ермакова И. М. Одуванчик лекарственный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 210–229.
- Ершова Э. А. Антропогенная трансформация в пригородных сообществах с участием в травостое папоротника орляка (*Pteridium pinetorum*) // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 132–138.
- Жизнь растений . Т. 1. М.: Просвещение, 1974. 487 с.
- Иванова Н. А., Юмагулова Э. Р. Эколо-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии сосудистых растений верховых болот . Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2009. 186 с.
- Иорданский Н. Н. Организмы, виды и эволюция . М.: ЛИБРОКОМ, 2011. 176 с.
- Ипатов В. С. Организованность динамических рядов растительных сообществ // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 4. С. 345–357.
- Камшилов М. М. Организованность и эволюция // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31. № 2. С. 157–178.
- Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений . СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 118 с.
- Коновалова И. С., Бабич Н. А., Марич С. Н. Фитоценотическая значимость сорных растений лесных питомников // Известия вузов. Лесной журн. 2014. № 1. С. 37–43.
- Копылова Л. В. Особенности поглощения некоторых тяжелых металлов древесными растениями в условиях городской среды // Вестник ИрГСХА. 2011. Вып. 44. С. 91–99.
- Кулагина Л. С. Оценка роли сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в оптимизации техногенной среды Башкирского Зауралья // Современные проблемы контроля качества природной и техногенной сред. Тамбов: Изд. дом ТГУ, 2009. С. 33–38.
- Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 4. С. 358–376.
- Левченко В. Ф. Биосфера: этапы жизни (эволюция частей и целого) . СПб.: Свое издательство, 2012. 264 с.
- Магомедмирзаев М. М., Гусейнова З. А., Алибегова А. Н., Магомедова С. М. Проблема адаптивных стратегий растений . Махачкала: Наука–Дагестан, 2013. 300 с.
- Магомедмирзаев М. М., Гусейнова З. А. Репродуктивные адаптивные стратегии в эволюционно-морфологических преобразованиях семенных растений // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 199–203.
- Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581–1588.
- Мелихова Г. И. Красная книга. Растения мира . М.: Эксмо, 2014. 96 с.
- Минвалиев С. В., Павлова О. В. Ценотическая активность многолетних трав в условиях Приморского края // Вестн. Алтайского ГАУ. 2015. № 9 (131). С. 26–30.
- Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 6. С. 581–595.
- Налимова Н. В. Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких

- видов растений ГПЗ «Присурский»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . Сыктывкар, 2003. 23 с.
- Налимова Н. В. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 118–123.
- Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР . Л.: Наука, 1983. 454 с.
- Панкова Н. Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника / Тр. Окского гос. прир. биосф. заповедника. Вып. 31. Рязань: НП «Голос губернии», 2014. 166 с.
- Проблемы эволюции биосферы / Ред. С. В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2013. 340 с.
- Пьянков В. И., Иванов Л. А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Пьянков В. И., Иванов Л. А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.
- Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова . Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Работнов Т. А. Луговедение . М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с.
- Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 2. С. 5–17.
- Работнов Т. А. О типах стратегий растений // Экология. 1985. № 3. С. 3–12.
- Рыженко О. В. Ценотическая активность многолетних трав на второй год жизни в зависимости от нормы азотных удобрений в условиях Приморского края // Вестн. КрасГАУ. 2012. Вып. 8. С. 48–51.
- Савинов А. Б., Курганова Л. Н., Шекунов Ю. И. Интенсивность перекисного окисления липидов у *Taraxacum officinale* Wigg. и *Vicia cracca* L. в биотопах с разными уровнями загрязнения почв тяжелыми металлами // Экология. 2007. № 3. С. 191–197.
- Савинов А. Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 4. 2012. С. 284–301.
- Савинов А. Б. Активность материальных систем, ее информационно-эволюционная роль, количественная и качественная оценка // XXIX Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2015а. С. 104–111.
- Савинов А. Б. Активность растений как фактор их эволюции в древней и современной биосфере // Палеоботанический временник. Вып. 2. М.: ГЕОС, 2015б. С. 155–160.
- Савинов А. Б., Никитин Ю. Д., Тарасова М. П. Особенности изменчивости листьев растений в городских фитоценозах разного состава (информационный аспект активности сообществ) // XXIX Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2015. С. 479–484.
- Савинов А. Б. Эволюционная теория активности систем // XXX Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2016а. С. 44–51.
- Савинов А. Б. Теория активности систем и познание эволюции глобальных процессов // Эволюция: срезы, правила, прогнозы. Волгоград: Учитель, 2016б. С. 138–154.
- Савинов А. Б. Активность компонентных сообществ паразитов наземных и водных животных // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. 49: Фауна и экология паразитов. М.: КМК, 2016в. С. 145–147.
- Савинов А. Б. Активность живых организмов как фактор их онтогенеза и эволюции // XXXI Любичевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. Ульяновск: УлГПУ, 2017. С. 66–73.
- Савинов А. Б., Никитин Ю. Д. Фенотипическая изменчивость как проявление активности растений в сообществах (на примере урбоценозов) // XXX Любичевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2016. С. 104–110.
- Свириденко Б. Ф., Евженко К. С., Ефремов А. Н. Фитоценотическое значение зигнемовых водорослей (*Zygnematales*) на западно-сибирской равнине // Вестн. ТГПУ. 2013. № 8. С. 35–42.
- Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана . Омск: Изд-во Омского ГПУ, 2000. 196 с.
- Сибгатуллина М. Ш., Валеева Г. Р. Металлы в травянистых растениях с разными типами адап-

- тивных стратегий // Юг России: экология, развитие. 2013. № 1. С. 72–81.
- Сорокина В. С. Кормовые преференции имаго мух-журчалок (*Diptera, Syrphidae*) в условиях Южного Зауралья // Евразиатский энтомол. журн. 2003. Т. 2. Вып. 3. С. 197–214.
- Тихонович И. А., Проворов Н. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего . СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2009. 210 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы . М.: Прогресс, 1980. 326 с.
- Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений . М.: Логос, 2001. 224 с.
- Чайковский Ю. В. Активный связанный мир. Опыт теории эволюции жизни . М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 726 с.
- Чепинога В. В., Росбах С. А. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природные ресурсы. 2008. № 1. С. 97–104.
- Шубина Н. В., Юрьев Ю. Л. Влияние выбросов металлургического производства на микрэлементный состав хвои сосны // Химия растит. сырья. 2009. № 3. С. 173–176.
- Щелчкова М. В., Стручкова Л. К., Федоров И. А. Комплексное влияние тяжелых металлов на ферментативную активность и эффективное плодородие мерзлотной лугово-черноземной почвы // Вестн. СВФУ. 2010. Т. 7. № 4. С. 16–21.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры . М.; Л.: Наука, 1966. 95 с.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири . Л.: Наука, 1968. 235 с.
- Angert A. L., Huxman T. E., Barron-Gafford G. A., Gerst K. L., Venable D. L. Linking growth strategies to long-term population dynamics in a guild of desert annuals // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 321–331.
- Biosphere Origin and Evolution / Dobretsov N. et al. (Eds.). Berlin: Springer, 2008. 427 p.
- Carlyle C. N., Fraser L. H. A test of three juvenile plant competitive response strategies // J. Veg. Sci. 2006. Volk. 17. № 1. P. 11–18.
- Cerabolini B., Brusa G., Ceriani R. M., De Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? // Plant Ecol. 2010. Vol. 210. № 2. P. 253–261.
- Cornelissen J. H. C., Aerts R., Cerabolini B. et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // Oecologia. 2001. Vol. 129. № 4. P. 611–619.
- Craine J. M. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman // J. Ecol. 2005. Vol. 93. № 6. P. 1041–1052.
- Craine J. M. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 235–240.
- Denisow B. Nectar secretion of *Sisymbrium loeselii* L. in some ruderal phytocenoses in the city of Lublin area // J. Apic. Sci. 2005. Vol. 49. № 2. P. 51–58.
- Franzaring J., Fangmeier A., Hunt R. On the consistencies between CSR plant strategies and Ellenberg ecological indicator values // J. Appl. Bot. Food Qual. 2007. Vol. 81. № 1. P. 86–94.
- Grime J. P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. 1974. Vol. 250. P. 26–31.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. № 982. P. 1169–1194.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Grime J. P. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005) // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 227–230.
- Grime J. P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. 240 p.
- Gurevitch J., Scheiner S. M., Gordon A. F. The ecology of plants. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 464 p.
- Kosakivska I. V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies // Gen. Appl. Plant Physiol. 2008. Vol. 34. № 1/2. P. 113–126.
- Kozanecka T., Chojnicki J., Kwasowski W. Content of heavy metals in plant from pollution-free regions // Pol. J. Environ. Studies. 2002. Vol. 11. № 4. P. 395–399.
- Li Y., Shipley B. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method

- // PLOS. 2017. April 7. P. 1–17. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175404>.
- Photosynthesis and the Environment / N. R. Baker (Ed.). Kluwer: Academic Publishers, 1996. 574 p.
- Pierce S., Luzzaro A., Caccianiga M., Ceriani, R. M., Cerabolini B. Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 4. P. 698–706.
- Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B. E. L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // Funct. Ecol. 2013. Vol. 27. № 4. P. 1002–1010.
- Pierce S., Vagge I., Brusa G., Cerabolini B. E. L. The intimacy between sexual traits and Grime's CSR strategies for orchids coexisting in semi-natural calcareous grassland at the Olive Lawn // Plant. Ecol. 2014. Vol. 215. P. 495–505.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B. E. L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // Funct. Ecol. 2017. Vol. 31. № 2. P. 444–457.
- Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. Oxford: Elsevier, 2008. 804 p.
- Susiluoto S., Berninger F. Interactions between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca* // Silva Fennica. 2007. Vol. 41. № 2. P. 221–233.
- Suzuki H., Kumagai H., Oohashi K., Sakamoto K., Inubushi K., Enomoto S. Transport of trace elements through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus into marigold determined by the multitracer technique // Soil Sci. Plant Nutr. 2001. Vol. 47. № 1. P. 131–137.
- Tilman D. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005 // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 231–234.

Благодарности

Авторы благодарны рецензентам, а также А. А. Протасову, Ч. М. Нигматуллину, А. А. Махрову за полезное обсуждение выдвинутых положений, что позволило дополнить статью важными литературными сведениями, расширить круг обсуждаемых вопросов; выражаем также признательность В. П. Воротникову за помощь в вопросах таксономии растений.

DEVELOPMENT OF CONCEPTS OF PLANTS ACTIVITY, ITS ECOLOGICAL ROLE AND METHODS OF ITS ASSESSMENT IN ECOSYSTEMS

SAVINOV

Alexander Borisovich

Lobachevsky Nizhny Novgorod State University, sabcor@mail.ru

NIKITIN

Yuriy Dmitrievich

Lobachevsky Nizhny Novgorod State University, yuriy156@rambler.ru

Key words:

plants activity
phytocenosis
phenes
adaptive strategies

Summary: When studying the species activity in the phytocoenoses, three methodological approaches are used: coenotopic, status and ergontic. The latter is proposed for the first time and based on the fact that the activity of plant organisms of a given species is considered as a set of interactions of these organisms with each other, with other organisms and abiotic components of ecosystems. This interaction essentially reflects the rate of accumulation and generation of substances, energy and information by plant organisms. To calculate the activity of the plant species in this aspect, the appropriate formulas were proposed. When comparing the coenotopic, status and ergontic approaches, it was stated that these approaches can complement each other.

Reviewer: S. V Saksonov

Received on: 29 December 2016

Published on: 08 November 2017

References

- Alimov A. F. Bogatov V. V. Golubkov S. M. Productive hydrobiolgy. SPb.: Nauka, 2013. 343 p.
- Angert A. L., Huxman T. E., Barron-Gafford G. A., Gerst K. L., Venable D. L. Linking growth strategies to long-term population dynamics in a guild of desert annuals, *J. Ecol.* 2007. Vol. 95. No. 2. P. 321–331.
- Babich H. A. Ushakova S. N. Activity of segetal species in forest nurseries of the southern taiga subzone of the Vologda region, *Vestn. Severn. (Arktich.) federal'n. un-ta. Ser. Estestvennye nauki.* 2012. Vyp. 2. P. 5–10.
- Bernshteyn N. A. Essays on the physiology of movements and physiology of activity. M.: Medicina, 1966. 349 p.
- Betehtina A. A. Veselkin D. V. Prevalence and intensity of mycorrhiza formation in herbaceous plants with different types of ecological strategies in the Middle Urals, *Ekologiya.* 2011. No. 3. P. 176–183.
- Bezel' V. S. Zhuykova T. V. Pozolotina V. N. Structure of dandelion cenopopulations and specific features of heavy metal accumulation, *Ekologiya.* 1998. No. 5. P. 376–382.
- Biological encyclopedic dictionary. M.: Sov. enciklopediya, 1986. 831 p.
- Biosphere Origin and Evolution, Dobretsov N. et al. (Eds.). Berlin: Springer, 2008. 427 r.
- Bol'shakov V. N. Korytin N. S. Kryazhimskiy F. V. Shishmarev V. M. A new approach to assessing the value of biotic components in ecosystems, *Ekologiya.* 1998. No. 5. P. 339–348.
- Carlyle C. N., Fraser L. H. A test of three juvenile plant competitive response strategies, *J. Veg. Sci.* 2006. Volk. 17. No. 1. R. 11–18.
- Cerabolini B., Brusa G., Ceriani R. M., De Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain?, *Plant Ecol.* 2010. Vol. 210. No. 2. P. 253–261.
- Chaykovskiy Yu. V. The active coherent world. The experience of the evolution theory of life. M.: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2008. 726 p.
- Chepinoga V. V. Rosbah S. A. The activity of different species in aquatic flora of the Irkutsk-Cheremkhovo Plain, *Geografiya i prirodnye resursy.* 2008. No. 1. P. 97–104.
- Cornelissen J. H. C., Aerts R., Cerabolini B. et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy, *Oecologia.* 2001. Vol. 129. No.. 4. P. 611–619.
- Craine J. M. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman, *J. Ecol.* 2007. Vol. 95. No. 2. P. 235–240.
- Craine J. M. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman, *J. Ecol.* 2005. Vol. 93. No. 6. R.

1041–1052.

- Dem'yanova E. I. Kvirkina A. K. Lykov V. A. Features of pollination of *Heracleum sibiricum* L. and *Seseli libanotis* (L.) Koch (Apiaceae) in the Cisuralian area, *Vestn. Perm. un-ta*. 2007. Vyp. 5. P. 6–13.
- Dem'yanova E. I. Antecology. *Perm': Perm. gop. un-t*, 2010. 116 p.
- Denisow B. Nectar secretion of *Sisymbrium loeselii* L. in some ruderal rhytrocenoses in the city of Lublin area, *J. Apic. Sci.* 2005. Vol. 49. No. 2. R. 51–58.
- Diduh Ya. P. Problems of plant species activity, *Bot. zhurn.* 1982. T. 67. No. 7. C. 925–935.
- Dozorova S. V. Oparina S. N. The study of reproductive biology features of *Heracleum sibiricum* L. and possible causes of its vulnerability, *Molodezhny nauchny forum: Estestvennye i medicinskie nauki*. No. 6 (34). M.: MCNO, 2016. P. 13–18 . URL: [http://nauchforum.ru/archive/MNF_nature/6\(34\).pdf](http://nauchforum.ru/archive/MNF_nature/6(34).pdf).
- Dulya O. V. Mikryukov V. S. Vorobeychik E. L. Adaptation strategies of *Deschampsia caespitosa* and *Lychnis flos-cuculi* to habitation under conditions of industrial pollution: analysis using dose-effect dependencies, *Ekologiya*. 2013. No. 4. P. 243–253.
- Elenevskiy A. G. Bulany Yu. I. Umbrella plants (Apiaceae, Umbelliferae) of the Saratov region, *Byul. Bot. sada Saratov. gop. un-ta*. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 2008. Vyp. 7. P. 35–44.
- Emel'yanov I. G. Diversity and stability of biosystems, *Uspehi sovrem. biologii*. 1994. T. 114. Vyp. 3. P. 304–318.
- Ermakova I. M. Dandelion officinalis, *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti*. M.: Izd-vo MGU, 1990. P. 210–229.
- Ershova E. A. Anthropogenic transformation in suburban communities containing brakes (*Pteridium pinetorum*) in the grass stand, *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2012. No. 2 (10). P. 132–138.
- Franzaring J., Fangmeier A., Hunt R. On the consistencies between CSR plant strategies and Ellenberg ecological indicator values, *J. Appl. Bot. Food Qual.* 2007. Vol. 81. No. 1. P. 86–94.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory, *Amer. Natur.* 1977. Vol. 111. No. 982. P. 1169–1194.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.
- Grime J. P. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005), *J. Ecol.* 2007. Vol. 95. No. 2. R. 227–230.
- Grime J. P. Vegetation classification by reference to strategies, *Nature*. 1974. Vol. 250. P. 26–31.
- Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Grime J. P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. 240 r.
- Grinfel'd E. K. The origin and development of anthophilia in insects. L.: Izd-vo LGU, 1978. 208 p.
- Grischenkova N. D. Vlasov B. P. Anthropogenic impact on species composition and quantitative development of the highest aquatic vegetation of Belarus, *Vodnye ekosistemy: troficheskie urovni i problemy podderzhaniya bioraznoobraziya: Materialy Vserop. konf.* Vologda, 2008. P. 43–45.
- Gurevitch J., Scheiner S. M., Gordon A. F. The ecology of plants. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 464 p.
- Iordanskiy N. N. Organisms, species and evolution. M.: LIBROKOM, 2011. 176 p.
- Ipatov V. S. Quantization of dynamic series of plant communities, *Bot. zhurn.* 2016. T. 101. No. 4. P. 345–357.
- Ivanova N. A. Yumagulova E. R. Ecologo-physiological mechanisms of adaptation and strategy types of vascular plants in raised bogs. Nizhnevartovsk: Izd-vo Nizhnevart. gumanit. un-ta, 2009. 186 p.
- Kamshilov M. M. Organization and Evolution, *Zhurn. obsch. biologii*. 1970. T. 31. No. 2. P. 157–178.
- Karatygin I. V. Co-evolution of fungi and plants. SPb.: Gidrometeoizdat, 1993. 118 p.
- Konovalova I. S. Babich N. A. Marich S. N. Phytocenotic importance of weed plants in forest nurseries, *Izvestiya vuzov. Lesnoy zhurn.* 2014. No. 1. P. 37–43.
- Kopylova L. V. Peculiarities of some heavy metals absorption by woody plants in conditions of urban environment, *Vestnik IrGSHA*. 2011. Vyp. 44. P. 91–99.
- Kosakivska I. V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies, *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2008. Vol. 34. No. 1/2. P. 113–126.
- Kozanecka T., Chojnicki J., Kwasowski W. Content of heavy metals in plant from pollution-free regions, *Pol. J. Environ. Studies*. 2002. Vol. 11. No. 4. R. 395–399.
- Kulagina L. S. Assessing the role of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in optimization of man-made environment of the Bashkir Trans-Urals, *Sovremennye problemy kontrolya kachestva prirodnoy i tehnogennoy sredy*. Tambov: Izd. dom TGU, 2009. P. 33–38.
- Lebedeva V. H. Tihodeeva M. Yu. Ipatov V. S. On the inhomogeneity in vegetation cover of meadows and forests, *Bot. zhurn.* 2016. T. 101. No. 4. P. 358–376.
- Levchenko V. F. Biosphere: stages of life (evolution of parts and the whole). SPb.: Svoe izdatel'stvo, 2012. 264 p.
- Li Y., Shipley B. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method, *PLOS*.

2017. April 7. P. 1–17. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175404>.
- Life of plants. T. 1. M.: Prosveschenie, 1974. 487 p.
- Magomedmirzaev M. M. Guseynova Z. A. Alibegova A. N. Magomedova S. M. The problem of adaptive strategies of plants. Mahachkala: Nauka–Dagestan, 2013. 300 p.
- Magomedmirzaev M. M. Guseynova Z. A. Adaptive reproductive strategy in evolutionary-morphological transformation of seed plants, Teoreticheskie problemy ekologii i evolyucii. Tol'yatti: Kassandra, 2015. P. 199–203.
- Malyshov L. I. Floristic regionalization on the basis of quantitative traits, Bot. zhurn. 1973. T. 58. No. 11. P. 1581–1588.
- Melihova G. I. The red book. World plants. M.: Eksmo, 2014. 96 p.
- Minvaliev S. V. Pavlova O. V. Coenotic activity of perennial grasses under the conditions of the Primorskiy region, Vestn. Altayskogo GAU. 2015. No. 9 (131). P. 26–30.
- Mirkin B. M. Usmanov I. Yu. Naumova L. G. Types of plant strategies: the place in the systems of species classifications and tendencies of development, Zhurn. obsch. biologii. 1999. T. 60. No. 6. P. 581–595.
- Nalimova N. V. Evaluation of inland landscape activity of plant populations, Polivariantnost' razvitiya organizmov, populyaciyi i soobschestv. Yoshkar-Ola: Mar. gop. un-t. 2006. P. 118–123.
- Nalimova N. V. Floristic diversity and problems of preservation of rare plants populations in state natural reserve «Prisursky». Syktyvkar, 2003. 23 p.
- Nikitin V. V. Weed plants of the USSR flora. L.: Nauka, 1983. 454 p.
- P'yankov V. I. Ivanov L. A. Lambers H. Characterization of chemical composition of plants leaves of the boreal zone with different types of ecological strategies, Ekologiya. 2001. No. 4. P. 243–251.
- P'yankov V. I. Ivanov L. A. The structure of the biomass in plants of the boreal zone with different types of ecological strategies, Ekologiya. 2000. No. 1. P. 3–10.
- Pankova N. L. Structure and dynamics of vegetation cover in water bodies of the Oka Reserve, Tr. Okskogo gop. prir. biosf. zapovednika. Vyp. 31. Ryazan': NP «Golos gubernii», 2014. 166 p.
- Photosynthesis and the Environment, N. R. Baker (Ed.). Kluwer: Academic Publishers, 1996. 574 p.
- Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B. E. L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants, Funct. Ecol. 2013. Vol. 27. No. 4. P. 1002–1010.
- Pierce S., Luzzaro A., Caccianiga M., Ceriani, R. M., Cerabolini B. Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community, J. Ecol. 2007. Vol. 95. No. 4. P. 698–706.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B. E. L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide, Funct. Ecol. 2017. Vol. 31. No. 2. P. 444–457.
- Pierce S., Vagge I., Brusa G., Cerabolini B. E. L. The intimacy between sexual traits and Grime's CSR strategies for orchids coexisting in semi-natural calcareous grassland at the Olive Lawn, Plant. Ecol. 2014. Vol. 215. P. 495–505.
- Problems of evolution of the biosphere, Red. P. V. Rozhnov. M.: PIN RAN, 2013. 340 c.
- Rabotnov T. A. About the types of plants strategies, Ekologiya. 1985. No. 3. P. 3–12.
- Rabotnov T. A. Research of meadows. M.: Izd-vo MGU, 1974. 384 p.
- Rabotnov T. A. Studying coenotic populations to ascertain the «strategy of life» of plants types, Byull. MOIP. Otd. biol. 1975. T. 80. No. 2. P. 5–17.
- Ramenskiy L. G. Selected works. Problems and methods of studying vegetation. L.: Nauka, 1971. 334 p.
- Ryzhenko O. V. Perennial grasses cenotic activity in the second year of growth depending on the nitrogenous fertilizer norm in the Primorsky region conditions, Vestn. KrasGAU. 2012. Vyp. 8. P. 48–51.
- Savinov A. B. The activity of living organisms as a factor of their ontogeny and evolution, HXH Lyubischevskie chteniya. Sovremennye problemy ekologii i evolyucii. Ul'yanovsk: UIGPU, 2017. P. 66–73.
- Savinov A. B. Kurganova L. N. Shekunov Yu. I. Intensity of lipid peroxidation in Taraxacum officinale Wigg. and Vicia cracca L. in biotopes with different levels of heavy metals pollution in soil, Ekologiya. 2007. No. 3. P. 191–197.
- Savinov A. B. Nikitin Yu. D. Tarasova M. P. Features of the plant leaves variability in urban phytocenoses of different composition (information aspect of plants activity), HHIX Lyubischevskie chteniya. Sovremennye problemy evolyucii i ekologii. Ul'yanovsk: UIGPU, 2015. C. 479–484.
- Savinov A. B. Nikitin Yu. D. Phenotypic variability as a manifestation of plant activity in communities (on the example of urbocenoses), HXH Lyubischevskie chteniya. Sovremennye problemy evolyucii i ekologii. Ul'yanovsk: UIGPU, 2016. P. 104–110.
- Savinov A. B. Autocenosis and democenosis as symbiotic systems and biological notions, Zhurn. obsch. biologii. T. 73. No. 4. 2012. P. 284–301.
- Savinov A. B. Evolutionary theory of system activity, HXH Lyubischevskie chteniya. Sovremennye problemy evolyucii i ekologii. Ul'yanovsk: UIGPU, 2016a. P. 44–51.

- Savinov A. B. Plant activity as a factor of their evolution in the ancient and modern biosphere, Paleobotanicheskiy vremennik. Vyp. 2. M.: GEOS, 2015b. P. 155–160.
- Savinov A. B. The activity of component communities of parasites of terrestrial and water animals, Tr. Centra parazitologii IPEE RAN. T. 49: Fauna i ekologiya parazitov. M.: KMK, 2016v. P. 145–147.
- Savinov A. B. The activity of material systems, its information-evolutionary role, quantitative and qualitative assessment, HXIH Lyubischevskie chteniya. Sovremennye problemy evolyucii i ekologii. Ul'yanovsk: UIGPU, 2015a. P. 104–111.
- Savinov A. B. The theory of systems activity and the knowledge of the evolution of global processes, Evolyuciya: srezy, pravila, prognozy. Volgograd: Uchitel', 2016b. P. 138–154.
- Schelchkova M. V. Struchkova L. K. Fedorov I. A. Heavy metals complex influence on enzymatic activity and effective fertility of the cryosolic meadow-chernozem soil, Vestn. SVFU. 2010. T. 7. No. 4. P. 16–21.
- Shubina N. V. Yur'ev Yu. L. Effect of emissions from metallurgical production on the microelement composition of pine needles, Himiya rastit. syr'ya. 2009. No. 3. P. 173–176.
- Sibgatullina M. Sh. Valeeva G. R. Metals in herbaceous plants with different types of adaptive strategies, Yug Rossii: ekologiya, razvitiye. 2013. No. 1. P. 72–81.
- Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. Oxford: Elsevier, 2008. 804 p.
- Sorokina V. S. Fodder preferences of imago hover-flies (Diptera, Syrphidae) in conditions of Southern Trans-Urals, Evraziatskiy entomol. zhurn. 2003. T. 2. Vyp. 3. P. 197–214.
- Susiluoto S., Berninger F. Interactions between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca*, Silva Fennica. 2007. Vol. 41. No. 2. P. 221–233.
- Suzuki H., Kumagai H., Oohashi K., Sakamoto K., Inubushi K., Enomoto S. Transport of trace elements through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus into marigold determined by the multitracer technique, Soil Sci. Plant Nutr. 2001. Vol. 47. No. 1. R. 131–137.
- Sviridenko B. F. Evzhenko K. S. Efremov A. N. Phytocoenotic role of Zygynematales in the West Siberian Plain, Vestn. TGPU. 2013. No. 8. P. 35–42.
- Sviridenko B. F. Flora and vegetation of reservoirs in Northern Kazakhstan. Omsk: Izd-vo Omskogo GPU, 2000. 196 p.
- Tihonovich I. A. Provorov N. A. Symbiosis of plants and microorganisms: molecular genetics of future agricultural systems. SPb.: Izd-vo S, Peterb. un-ta, 2009. 210 p.
- Tilman D. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005, J. Ecol. 2007. Vol. 95. No. 2. P. 231–234.
- Uitteker R. Communities and ecosystems. M.: Progress, 1980. 326 p.
- Usmanov I. Yu. Rahmankulova Z. F. Kulagin A. Yu. Ecological physiology of plants. M.: Logos, 2001. 224 p.
- Vasil'ev A. G. Epigenetic fundamentals of phenetics: on the way to population meronomy. Ekaterinburg: Akademkniga, 2005. 640 p.
- Velikanova N. A. Gaponov S. P. Slivkin A. I. Assessment of the ecological state of soils and medicinal plants (herb of knotweed and plantain large) according to the content of heavy metals in Voronezh city and its environs, Vestnik VGU. Ser. Himiya. Biologiya. Farmaciya. 2012. No. 2. P. 238–244.
- Viner N. Cybernetics, or control and communication in the animal and machine. M.: Sovetskoe radio, 1958. 215 p.
- Vorobeychik E. L. Hantemirova E. V. Reaction of forest phytocenoses to technogenic pollution: dose-effect dependencies, Ekologiya. 1994. No. 3. P. 31–43.
- Yurcev B. A. Flora Suntar-Hayat. Historical problems of high-mountainous landscapes in the North-East of Siberia. L.: Nauka, 1968. 235 p.
- Yurcev B. A. Hypoarctic botanical-geographical zone and the origin of its flora. M.; L.: Nauka, 1966. 95 p.