

ExOS: Excel-пакет для анализа онтогенетических спектров популяций растений

Л. А. ЖИВОТОВСКИЙ

Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
119991, Москва, ул. Губкина, 3
E-mail: levazh@gmail.com

Статья поступила 24.02.2023

После доработки 20.03.2023

Принята к печати 21.03.2023

АННОТАЦИЯ

Согласно схеме возрастной периодизации онтогенеза растений, предложенной Т. А. Работновым и А. А. Урановым, выделяют более десятка основных возрастных (онтогенетических) состояний. Каждая популяционная выборка представляет собой упорядоченный ряд частот встречаемости растений в этих состояниях – так называемый онтогенетический спектр (ОС). Соответственно форме ОС, отражающей большую или меньшую представленность в популяции молодых, зрелых и старых растений и позволяющей представить временную динамику популяции, имеются различные статистики ОС. Представленный пакет ExOS (Excel Ontogenetic Spectrum) позволяет автоматически вычислять и анализировать их. Входной информацией являются численность или частота онтогенетических состояний в выборке. Выходные данные: классификация ОС и типы ценопопуляции по различным критериям, популяционно-онтогенетические индексы; для множественных выборок – сходство (дистанция) между ними и их ординация по осям “дельта – омега”; в автоматическом режиме дается соответствующая графика.

Ключевые слова: периоды развития растения, возрастное состояние, онтогенетический спектр, популяционно-онтогенетические индексы, показатель сходства, классификация типов ценопопуляций.

ВВЕДЕНИЕ

В данной статье описывается пакет ExOS (Excel Ontogenetic Spectrum). В нем даны различные популяционные статистики и критерии по возрастным (онтогенетическим) спектрам и соответствующие графики, анализируемые в автоматическом режиме в среде Excel. Для всех популяционных показателей даются общие сведения и определения. Каждый приведенный метод анализа данных сопровождается ссылкой на оригинальные публикации. В самих Excel-листах приведены многочисленные подсказки, помогающие сориентироваться в особенностях представления данных и в ин-

терпретации результатов. Материал методологически следует обзорам [Животовский, Османова, 2019; Османова, Животовский, 2020; Животовский, 2023].

ОПИСАНИЕ ПАКЕТА

ЛИСТ 1. ОС: ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ СПЕКТР

Входные данные: онтогенетический (возрастной) спектр, т. е. число растений (или их доля или процент) всех онтогенетических состояний в исследуемой выборке (или в сумме выборок при оценке базового спектра по Л. Б. Заугольновой [1976]).

Выходные данные: ОС в процентах (как полный спектр, так и без учета латентного периода и некоторых других онтогенетических состояний), диаграммы онтогенетического спектра, тип и подтип ценопопуляции [Работнов, 1950; Рысин, Казанцева, 1975; Жукова и др., 1976], тип спектра по классификации Л. Б. Заугольной [1976], тип развития ценопопуляции по Л. А. Жуковой, И. М. Ермаковой [1967] и А. А. Уранову, О. В. Смирновой [1969].

Общие сведения по этому листу. Различают 11 основных онтогенетических состояний, представляющих собой схему дискретного описания жизненного цикла многолетних семенных растений [Работнов, 1950; Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976]: *se* – семя, *p* – проросток, *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – средневозрастное генеративное, *g₃* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное, *sc* – отмирающее растение.

Следуя Т. А. Работнову [1950] и А. А. Уранову [1975], жизненный цикл растений подразделяют на четыре возрастных периода (рис. 1): *латентный* (*se*), *прегенеративный*, или *виргинильный* (*p*, *j*, *im*, *v*), *генеративный* (*g₁*, *g₂*, *g₃*), *постгенеративный*, или *сенильный* (*ss*, *s*, *sc*).

Выделяют четыре основных типа ценопопуляций: *инвазионные*, *регрессивные*, *инвазионно-регрессивные* и *нормальные* [Работнов, 1950, 1992; Рысин, Казанцева, 1975]. Следуя обзору [Животовский, 2023], даем следующие определения этих типов по характеристикам их онтогенетических спектров. Ценопопуляция данного вида: *инвазионная*, если она состоит только из жизнеспособных семян и/или растений одного или нескольких прегенеративных состояний; *регрессивная*, если состоит только из растений одного или нескольких постгенеративных состояний; *инвазионно-регрессивная*, если в ней отсутствуют генеративные особи, но обязательно присутствуют растения хотя бы одного прегенеративного (не исключая латентного) и хотя бы одного постгенеративного состояния; *нормальная*, если в ней обязательно представлены растения одного или нескольких генеративных состояний, при этом не исключены особи любых других онтогенетических фракций.

Указанные типы ценопопуляций подразделяют на подтипы [Рысин, Казанцева, 1975;

Жукова и др., 1976; Жукова, 1995]. Перечислим их с небольшими модификациями. Среди инвазионных популяций выделяют подтипы: *I₁* (состоят только из жизнеспособных семян и покоящихся вегетативных диаспор), *I₂* (включают проростки), *I₃* (содержат также ювенильные и/или более взрослые состояния прегенеративного периода). Регрессивные популяции классифицируются на подтипы: *R₄* (в наличии только отмирающие растения), *R₃* (имеются также сенильные особи), *R₂* (старые растения, начиная с субсенильных).

Особо следует коснуться учета старых генеративных растений (*g₃*). А. А. Уранов [1975, с. 11] определил *g₃* как этап онтогенеза, в котором “при сохранении генеративной функции” усиливается дезинтеграция целостного состояния особи. Поэтому в определении базового спектра по Л. Б. Заугольной [1976] граница между “левой” и “правой” частями спектра проходит между *g₂* и *g₃*, объединяя последнюю фракцию с субсенильными и сенильными. Аналогично Л. П. Рысин и Т. Н. Казанцева [1975] причисляют к регрессивным также и такие популяции, в которых имеются *g₃*, но нет более молодых фракций (подтип *R₁*). Принимая такой статус старых генеративных растений, мы выделяем два пограничных подтипа нормальных ценопопуляций [Животовский, 2023]: *квазинормальная*, если в ней из генеративных присутствуют только растения *g₃*, но есть жизнеспособные семена и/или особи одного или нескольких прегенеративных состояний, и *нормально-регрессивная*, если в ней присутствуют только растения *g₃* и, возможно, более старые фракции, но отсутствуют более молодые растения (ее преж-

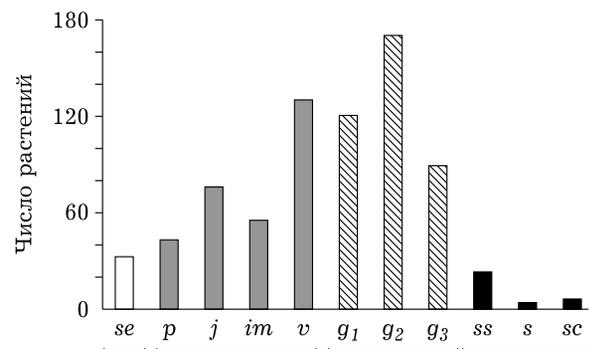


Рис. 1. Онтогенетический спектр.

Периоды развития выделены фигурными скобками (см. текст). Высота столбика – число особей данного онтогенетического состояния

нее обозначение – R_1 , указывающее на отношение ее к регрессивному типу).

Нормальные ценопопуляции, в свою очередь, также подразделяют на четыре основных типа соответственно относительной представленности в них растений разных периодов. В листе 1 пакета ExOS определяются тип онтогенетического спектра нормальных ценопопуляций по Л. Б. Заугольной [1976] и тип зрелости [Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969; см. также: Жукова, 1995]. Мы вносим в их определения небольшие уточнения, связанные с отношениями “равенства /неравенства”. А именно, согласно Л. Б. Заугольной [1976], сопоставляются численности молодых (U) (начиная с виргинильных) и старых (D) растений: $U = v + g_1 + g_2$, $D = g_3 + ss + s$, но не учитывается возможность их равенства: $U = D$. Такое совпадение бывает редко, но программа действует по логическому алгоритму, и в ней нужно учесть все возможности. Этот случай регистрируется программой как “неопределенность”. Кроме того, при доминировании старых растений, т. е. $U < D$, тип 4 определялся Л. Б. Заугольной при максимуме субсенильной фракции; в программе мы определяем этот тип в случае максимума субсенильного или сенильного состояния. Что касается типа зрелости, то он основан на исходном сравнении численности подроста ($Z' = j + im + v$) и старых вегетативных растений ($Z'' = ss + s$), их равенство также регистрируется программой как “неопределенность”.

Следует отметить, что в обеих классификациях есть логические “дыры”. Например, при $U > D$ или $Z' > Z''$ и максимальной численности старого генеративного состояния оба этих критерия не работают. Такие ситуации отмечены как “?”. И, наконец, в оценке типа спектра по указанным критериям также могут возникать логические неопределенности, если численности двух или более генеративных (или смежных) фракций одинаковы – из-за того, что в эти критерии входит условие максимальной того или иного онтогенетического состояния.

ЛИСТ 2. БК:

БИНАРНАЯ ИЕРАРХИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ НОРМАЛЬНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Входные данные: онтогенетический спектр, начиная с проростков. По умолчанию он копи-

руется автоматически с листа 1 “ОС”. Кроме того, в качестве дополнительных опций предусмотрено отключать учет онтогенетических состояний p , j , im и sc , а также включать / отключать расчеты, учитывающие неравномерную шкалу (см. ниже).

Выходные данные: бинарная (двухуровневая) иерархическая классификация онтогенетических спектров нормальных ценопопуляций (у этой классификации нет логических “дыр” [Животовский, 2023]).

Общие сведения по этому листу. На рис. 2 представлен вид основных онтогенетических спектров нормальных ценопопуляций на трехпериодной шкале развития. Ввиду неопределенности относительно присутствия и массовости жизнеспособных семян в почве латентный период на диаграммах онтогенетического спектра отдельно далее не рассматриваем и, если особо не оговорено, условно включаем в прегенеративный период.

Для нормальных популяций на трехпериодной шкале развития имеются только четыре возможных соотношения численностей смежных периодов (см. рис. 2), выделяемых согласно следующим критериям [Животовский, 2023]:

$$\begin{aligned} & \text{левосторонний} (N_V > N_G, N_G \geq N_S), \\ & \text{правосторонний} (N_V \leq N_G, N_G < N_S); \\ & \text{центрированный} (N_V < N_G, N_G > N_S), \\ & \text{бимодальный} (N_V > N_G, N_G < N_S), \end{aligned} \quad (1)$$

где N_V , N_G , N_S – число растений прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов. Вместо абсолютных численностей N можно взять их проценты – результат критериев (1) и вид рисунков от этого не изменятся.

Помимо этого бимодальный и центрированный типы из (1) подразделяются каждый на *левосмещенный* и *правосмещенный* подтипы – соответственно преваляированию прегенеративных или постгенеративных растений по отношению друг к другу [Животовский, 2023]. Принимая их во внимание, обозначаем типы (и подтипы) спектров по шкале периодов следующим образом: L (левосторонний), R (правосторонний), B_L (бимодальный левосмещенный), B_R (бимодальный правосмещенный), C_L (центрированный левосмещенный), C_R (центрированный правосмещенный). Например, на рис. 2 (внизу слева) бимодальный спектр имеет подтип B_L , а центрированный спектр (внизу справа) записывается как C_R .

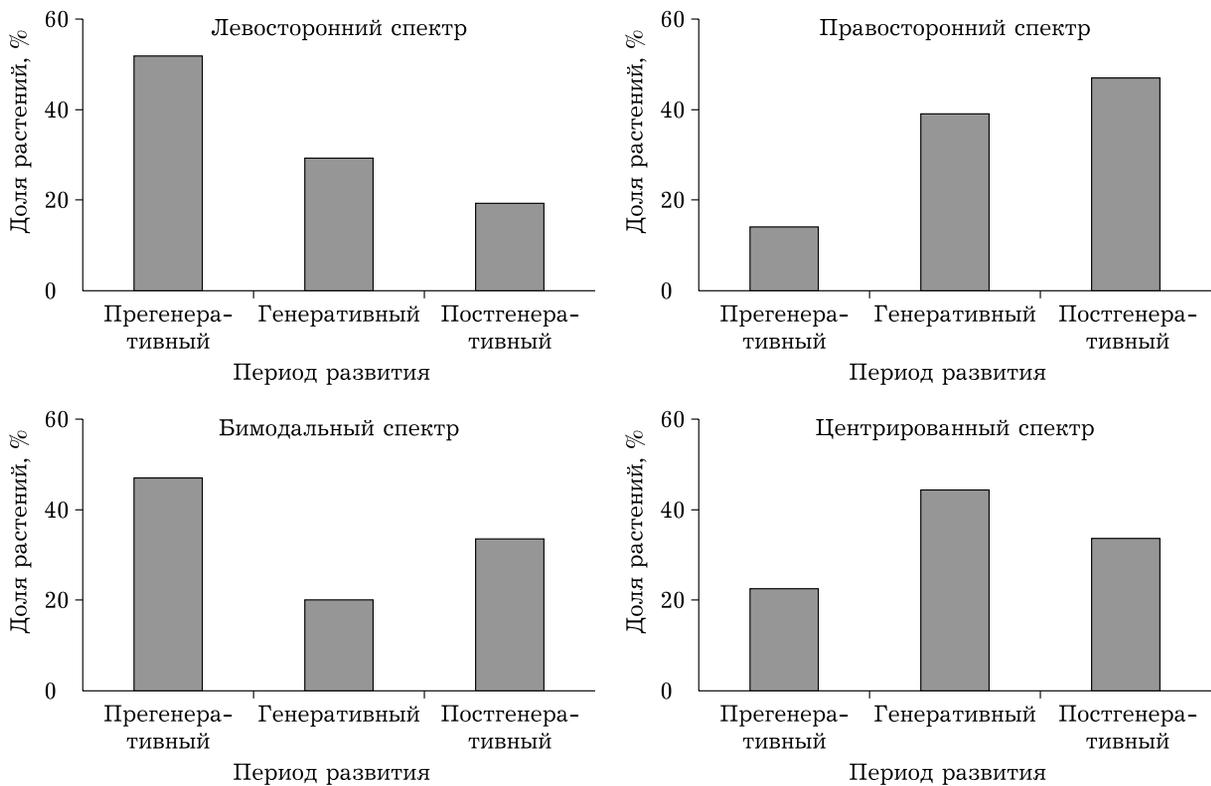


Рис. 2. Типы онтогенетических спектров нормальных популяций на трехпериодной шкале развития [по: Животовский, 2023].

Бимодальный и центрированный типы каждый подразделяется на лево- и правосмещённый (см. текст)

(При нарушении указанных выше строгих неравенств также возникают неопределенности.)

Для дальнейшей детализации классификации спектра добавим его характеристики на втором уровне иерархии, т. е. в пределах периодов, приходя к *бинарной иерархической классификации*. Для этого примем двойное обозначение: первым номером следует обозначение спектра на первом уровне иерархии – по типам (1) и их подтипам, а за ним (через дефис) – название онтогенетического состояния с максимальной встречаемостью в пределах данного периода. Например, центрированный правосмещенный спектр (см. рис. 2), для которого максимальной среди генеративных растений являлась бы фракция g_1 , обозначался бы как C_R-g_1 . Соответственно, левосторонний спектр с максимальной фракцией имматурных растений обозначается как $L-im$, правосторонний спектр с максимумом на s – как $R-s$. Бимодальные спектры требуют двойного обозначения второго уровня – соответственно пре- и постгенеративному периодам. Например, B_L-j,ss означает це-

нопопуляцию с бимодальным левосмещенным спектром (т. е. с большей долей молодых вегетативных растений), с локальными максимумами на фракциях j и ss .

В пакете предусмотрена возможность бинарной классификации не только для равномерных, но и для неравномерных шкал периодов развития [Животовский, 2023]. Равномерная шкала включает ровно по три онтогенетических состояния в каждом периоде: (j, im, v) , (g_1, g_2, g_3) и (ss, s, sc) . Неравномерная шкала может включать большее или меньшее число состояний в каждом из периодов. Например, в прегенеративном периоде можно учитывать только два состояния – имматурные и виргинильные растения (im, v) или же, напротив, увеличить этот период до четырех состояний: p, j, im, v . Аналогично в постгенеративном периоде можно не учитывать отмирающие растения, сокращая его до двух состояний – субсенильного и сенильного (ss, s) , или, напротив, даже включить старое генеративное состояние, рассматривая этот период как группу старых растений – (g_3, ss, s, sc) .

Так возникают *неравномерные шкалы*, для которых периоды развития содержат неравное число онтогенетических состояний. В таком случае критерии (1) можно формально использовать, но они окажутся статистически не обоснованными.

Для большей статистической корректности, можно вместо абсолютных численностей N использовать их средние значения, нормированные к заранее выбранному исследователем составу периодов [Животовский, 2023]:

$$O_V = \frac{N_V}{k_V}, \quad O_G = \frac{N_G}{k_G}, \quad O_S = \frac{N_S}{k_S}, \quad (2)$$

где k_V, k_G, k_S – это число учитываемых исследователем онтогенетических состояний в прегенеративном, генеративном и постгенеративном периодах соответственно. Затем можно классифицировать нормальные ценопопуляции по критериям (1) с учетом подтипов, заменяя все N на O [Животовский, 2023].

ЛИСТ 3. ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИНДЕКСЫ

Входные данные: онтогенетический спектр копируется автоматически с листа 1 “ОС”. Как и на листе 2, возможно включить / отключить учет онтогенетических состояний p, j и sc и соответствующие расчеты, учитывающие неравномерность шкалы онтогенетических периодов.

Выходные данные: индексы, оценивающие относительные представленности растений разных периодов развития.

Общие сведения по этому листу. Для равномерной шкалы периодов были предложены индексы восстановления (I_B)^{*} и замещения (I_3), которые оценивают число молодых вегетативных растений, приходящихся на одну генеративную и одну взрослую особь соответственно [Жукова, 1987]; индексы молодости (I_V) и зрелости (I_G) [Животовский, Османова, 2019, с. 104], определяемые, соответственно,

* Модифицированный индекс восстановления I_1 [Глотов, 1998] алгебраически повторяет индекс восстановления I_B [Жукова, 1987]. Действительно, их обратные величины всегда отличаются на одну и ту же константу (на 1) при любых соотношениях численностей прегенеративного и генеративного периодов (при этом индекс I_B имеет более ясный биологический смысл как характеристика самоподдержания ценопопуляции) [Животовский, Османова, 2019].

как доли растений прегенеративного и генеративного периодов ко всей выборке растений; индекс старения (I_S) как доля особей постгенеративного периода [Глотов, 1998] (оригинальное обозначение I_2). Их первоначальное определение базировалось на равномерной шкале:

$$I_B = \frac{N_V}{N_G}, \quad I_3 = \frac{N_V}{N_G + N_S}, \quad I_V = \frac{N_V}{N_V + N_G + N_S}, \quad (3)$$

$$I_G = \frac{N_G}{N_V + N_G + N_S}, \quad I_S = \frac{N_S}{N_V + N_G + N_S}.$$

Здесь N_V, N_G, N_S – это численности растений по соответствующим периодам.

В случае неравномерной шкалы эти численности можно подставить в формулы (3) и получить формальные оценки индексов. Однако такие оценки окажутся некорректными из-за разного размера периодов. Поэтому правильной будет использовать средние численности по формуле (2) и оценивать указанные индексы для неравномерной шкалы следующим образом [Животовский, 2023]:

$$I_B = \frac{O_V}{O_G}, \quad I_3 = \frac{O_V}{O_G + O_S}, \quad I_V = \frac{O_V}{O_V + O_G + O_S}, \quad (4)$$

$$I_G = \frac{O_G}{O_V + O_G + O_S}, \quad I_S = \frac{O_S}{O_V + O_G + O_S}.$$

Интерпретация их в точности такая же, как и оригинальных индексов (см.: [Жукова, 1995; Животовский, Османова, 2019; Османова, Животовский, 2020]). В случае равномерной шкалы система индексов (4) идентична системе (3).

ЛИСТ 4. Δ - ω : КЛАССИФИКАЦИЯ “ДЕЛЬТА-ОМЕГА”

Входные данные: онтогенетические спектры ценопопуляций (однократных и/или объединенных выборок).

Выходные данные: таблица значений Δ и ω для всех ценопопуляций и двумерная диаграмма с очерченными областями классификации, на которую в автоматическом режиме наносятся проекции ценопопуляций на плоскость Δ - ω (рис. 3).

Общие сведения по этому листу. Классификация Δ - ω [Животовский, 2001] основана на показателе возрастности ценопопуляции Δ [Уранов, 1975] и показателе эффективности

сти ω [Животовский, 2001]. Она определяется как частотами, так и энергетическими “веса-ми” онтогенетических состояний. Пределы на рис. 3 очерчивают местоположение шести типов ценопопуляций: молодых, зреющих, зрелых, переходных, стареющих, старых. Особое положение среди них занимает переходный тип, граничащий со всеми остальными типами ценопопуляций.

ЛИСТ 5. ПОКАЗАТЕЛЬ СХОДСТВА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ

Входные данные: онтогенетические спектры однократных или суммарных выборок из ценопопуляций.

Выходные данные: матрицы значений r между всеми онтогенетическими спектрами, их уровней значимости и статистических (выборочных) ошибок.

Общие сведения по этому листу. Для оценки того, сколь сильно отличаются выборки (ценопопуляции) друг от друга по онтогенетическим спектрам, можно использовать различные меры сходства или расстояния. Удобным в этих целях является показатель сходства r [Животовский, 1979, 1982], который оценивает частоту общих морф (в данном случае – онтогенетических состояний) в сравниваемых ценопопуляциях:

$$r = \sqrt{p_1q_1} + \sqrt{p_2q_2} + \dots + \sqrt{p_kq_k},$$

где p_1, p_2, \dots, p_k – частоты особей состояний 1, 2, ..., k в одной выборке (объема N); q_1, q_2, \dots, q_k – частоты в другой выборке (объема M); k – общий размах спектров сравниваемых ценопопуляций. Для статистического тестирования отличия спектров друг от друга можно применить известные критерии, в частности критерий идентичности [Животовский, 1979]:

$$I = \frac{8NM}{N+M}(1-r),$$

который при нуль-гипотезе идентичности спектров распределен как “хи-квадрат” с $k-1$ степенями свободы.

Минимально возможное значение показателя сходства r равно 0 (общие онтогенетические состояния отсутствуют), максимальное – 1 (спектры частот онтогенетических состояний идентичны в сравниваемых выборках). Его стандартная выборочная ошибка:

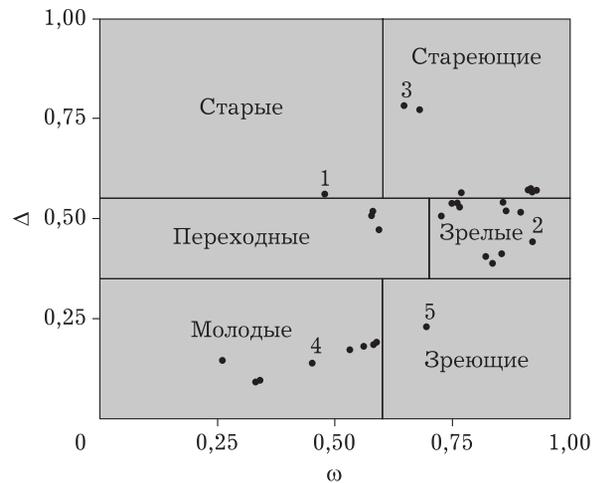


Рис. 3. Пример диаграммы по классификации “дельта – омега”.

Точки – популяционные выборки, рядом с некоторыми – их номера.

$$s_r = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{1-q_0-r^2}{N} + \frac{1-p_0-r^2}{M}},$$

где p_0 – это сумма частот тех онтогенетических состояний в первой выборке, которые не представлены во второй выборке; соответственно, q_0 – это сумма частот тех онтогенетических состояний во второй выборке, которые не представлены в первой выборке.

Иногда удобно иметь дело с реципрокной (дополнительной до 1) величиной – дистанцией (расстоянием) между спектрами: $d = 1 - r$. Она равна 0 для идентичных спектров и 1 – для спектров, не имеющих ни одного общего состояния. Для дистанции d стандартная ошибка s_d остается такой же по величине, что и для показателя сходства, и не нуждается в пересчете.

Данная работа поддержана государственным заданием ИОГен РАН.

Автор признателен Гюльнаре Орудж кызы Османовой (каф. экологии МарГУ, Йошкар-Ола) за обсуждение статьи.

Пакет ExOS можно получить по запросу: <levazh@gmail.com>.

ЛИТЕРАТУРА

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. № 4. С. 587–602.

- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций / ред. А. В. Яблоков. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. Т. 32, № 1. С. 3–7. [Zhivotovsky L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations // *Rus. J. Ecol.* 2001. Vol. 32. P. 1–5].
- Животовский Л. А. О типизации ценопопуляций растений по онтогенетическим спектрам // Сиб. экол. журн. 2023. Т. 30, № 3. С. 227–237. [Zhivotovsky L. A. Typification of plant populations on the basis of their ontogenetic spectra // *Contemporary Problems of Ecology*. 2023. Vol. 16, N 3. P. 265–273.
- Животовский Л. А., Османова Г. О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”. 2019. 128 с.
- Жукова Л. А. Динамика популяций луговых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1987. 32 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Жукова Л. А., Ермакова И. М. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* P.B.) на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / ред. А. А. Уранов. М.: Наука, 1967. С. 114–131.
- Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Введение // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. С. 5–12.
- Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) (ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова). М.: Наука, 1976. С. 81–92.
- Османова Г. О., Животовский Л. А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 2. С. 144–152. [Osmanova G. O., Zhivotovsky L. A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations // *Biol. Bull.* 2020. Vol. 47. P. 141–148].
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 351 с.
- Рысин Л. П., Казанцева Т. Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 199–209.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Феликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. С. 14–43.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV. С. 119–134.

ExOS: Excel package for the analysis of ontogenetic spectra of plant populations

L. A. ZHIVOTOVSKY

*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences
119991, Moscow, Gubkina str., 3
E-mail: levazh@gmail.com*

According to the scheme of age periodization of plant ontogenesis proposed by T. A. Rabotnov and A. A. Uranov, about a dozen of main age (ontogenetic) states are distinguished. Each population sample represents an ordered series of frequencies of occurrence of plants at these states – the so-called ontogenetic spectrum (OS). Various OS statistics are available according to the form of the OS, reflecting a greater or lesser representation of young, mature or old plants in the population and allowing to represent the temporal dynamics of the population. The Excel Ontogenetic Spectrum (ExOS) package presented allows their automatic computation and analysis. The input data are the numbers or frequencies of ontogenetic states in the sample. Output data: classifications of OS and cenopopulation types according to various criteria, population-ontogenetic indices; for multiple population samples – similarity (distances) between them and their ordination on “delta-omega” axes; the corresponding diagrams are captured automatically.

Key words: plant development periods, age state, ontogenetic spectrum, population-ontogenetic indices, similarity index, classification, cenopopulation.