

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ОХРАНА ПРИРОДЫ

УДК 001:574.3(470.343)

ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ШКОЛА МАРИЙСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА И ЕЕ РОЛЬ В ИЗУЧЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Л.А. Жукова¹, Г.О. Османова¹, И.В. Шивцова², О.П. Ведерникова¹

¹Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

²Департамент проектного управления Министерства связи
и массовых коммуникаций России, Москва

Освещены итоги деятельности популяционно-онтогенетической школы и популяционно-онтогенетического музея, созданных в 1991 г. в Марийском государственном университете по инициативе д.б.н., профессора Л.А. Жуковой. Описаны основные этапы развития популяционно-онтогенетического направления, структура музея и научные исследования, проводимые коллективом популяционно-онтогенетической школы МарГУ. Результатом многолетней работы школы стало описание онтогенезов более 500 видов цветковых и высших споровых растений, выделение морфо-физиологических признаков-маркеров онтогенетических состояний, описание внутрипопуляционного биоразнообразия, поливариантности онтогенеза растений разных жизненных форм, изучение онтогенетической, виталитетной и пространственной структуры более 1500 ценопопуляций растений.

Ключевые слова: популяционно-онтогенетического направление, биоразнообразие, онтогенез, поливариантность онтогенеза, структура ценопопуляций, Марийский государственный университет.

В документе «Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России», принятом в 2001 г. в рамках Конвенции ЮНЕСКО о биологическом разнообразии, среди принципов его сохранения одним из главных признан популяционный. В нем в качестве основных задач выделяются: 1) сохранение и восстановление численности и ареалов природных популяций; 2) сохранение разнообразия структуры популяций (половой, возрастной, виталитетной, пространственной). Именно эти вопросы рассматривает современная популяционная экология.

Становление приоритетного для России популяционно-онтогенетического направления, началось в 40-е гг. XX в. Его основоположниками были выдающиеся московские фитоценологи Т.А. Работнов – ученик Л.Г. Раменского и А.А. Уранов – ученик В.В. Алехина. В работе А.П. Пошкурлат [31], аспирантки А.А. Уранова,

была предложена первая схема периодизации онтогенеза травянистых растений. В ней были реализованы идеи А.А. Уранова. Одновременно в 1945–1950 гг. появляются статьи Т.А. Работнова, изучавшего индивидуальное развитие растений высокогорных лугов Кавказа. В 1950 г. выходит его монография «Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах». В ней были обобщены первые итоги популяционных исследований. Позднее написаны диссертационные работы аспирантов А.А. Уранова 50-х гг. А.М. Быловой, Н.В. Кожевниковой, А.Е. Сергеева, М.П. Соловьевой, Н.В. Трулевич и Ю.А. Злобина. Они были посвящены изучению онтогенеза растений в разных регионах России. В результате этих исследований были получены точные данные о значительной длительности онтогенеза многолетних трав, полукустарничков и кустарничков.

В 1964 г. в Московском государственном педагогическом институте им. В.И. Ленина (далее МГПУ) была открыта Проблемная биологическая лаборатория (ПБЛ). Научным руководителем ее Ботанического отдела стал профессор А.А. Уранов. Ее появление свидетельствовало о завершении процесса формирования Урановской школы, главной целью которой было изучение онтогенеза травянистых и древесных растений, с учетом биологического возраста. Расширение круга объектов исследований привело к созданию более детальной, по сравнению с ранее предложенной Т.А. Работновым, схеме периодизации онтогенеза и подразделению генеративного периода на онтогенетические состояния. В нём были выделены молодые, средневозрастные и старые генеративные растения [12; 23; 24; 40; 42; 44]. Таким образом, была сформулирована концепция дискретного описания онтогенеза, предложены признаки-маркеры онтогенетических состояний растений разных жизненных форм [16; 39; 45–47; 54; 55].

Несомненно, фундаментальным обобщением второго этапа развития популяционно-онтогенетического направления явилась концепция волнового развития популяций А.А. Уранова, предложившего рассматривать «повторяющийся из поколения в поколение онтогенез как элемент правильного волнового процесса, связанного с переносом энергии». Тогда периодизация онтогенеза или «шкала возрастных состояний» является «особой формой учета онтогенетического времени», а каждый этап – онтогенетическое состояние – имеет свою энергетическую «цену», или возрастность, определяемую как; «доля энергии, как часть жизненного потенциала, которая освоена особью к середине данного возрастного состояния» [43].

В 80–90-е гг. у некоторых видов степных, луговых и лесных растений (*Artemisia lerchiana* Web. ex Stechn., *Galium ruthenicum* Willd., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Medicago falcata* L., *Phleum pratense* L.,

Tilia cordata Mill. и др.) были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний [4; 26; 49]. Это явление получило название многовариантности, мультивариантности или поливариантности развития растений [38; 45; 47]. В 1986 г. Л.А. Жуковой была предложена первая классификация разных проявлений поливариантности онтогенеза. В дальнейшем были выделены 2 надтипа и 5 ее типов [15; 19; 20]. В 2010 г. эта классификация была дополнена 3-м функциональным надтипом, включающим физиологический и биохимический типы поливариантности и 4-м надтипом – экологическим, демонстрирующим разные экологические потенции популяций вида в разных частях ареала.

На следующих этапах развития популяционно-онтогенетического направления в разных регионах России были достаточно подробно описаны онтогенезы и структура ценопопуляций (ЦП) видов, входящих в состав наиболее распространенных фитоценозов: 1) широколиственных лесов; 2) хвойно-широколиственных и хвойных лесов; 3) пойменных и материковых лугов; 4) степей и полупустынь; 5) горных фитоценозов, 6) сорных и рудеральных растений.

В настоящее время популяционно-онтогенетическое направление, насчитывающее сотни последователей Т.А. Работнова и А.А. Уранова, продолжает интенсивно расширяться. Более чем в 70-ти городах России, Азербайджана, Беларуси, Казахстана, Китая, Украины проводятся исследования онтогенеза, его поливариантности, структуры ЦП семенных и споровых растений (рис. 1).

Наиболее крупными центрами этих исследований являются: МГПУ (д.б.н. Н.И. Шорина, д.б.н. Е.И. Курченко, д.б.н. М.В. Марков, к.б.н. И.М. Ермакова, к.б.н. Н.М. Сугоркина, к.б.н. Н.М. Ключникова), МГУ им М.В. Ломоносова (д.б.н. В.Г. Олимпченко), ЦЭПЛ РАН (д.б.н. Л.Б. Заугольнова, д.б.н. О.В. Смирнова), ГОУ СШО № 1253 (Заслуженный учитель РФ В.А. Русов), ВятГУ (д.б.н. Н.П. Савиных и её ученики), ЦСБС РАН (д.б.н. В.А. Черемушкина и её ученики), Брянский государственный заповедник «Брянский лес» (д.б.н. О.И. Евстигнеев), КГУ им. Н.А. Некрасова (д.б.н. В.П. Лебедев, к.б.н. И.Г. Криницын), ИФХ и БПП РАН (д.б.н. А.С. Комаров и Е.В. Зубкова), Институт математических проблем биологии (к.б.н. Л.Г. Ханина, к.ф.-м.н. Т.И. Грохлина), Биолого-почвенный институт ДВО РАН (к.б.н. Т.А. Безделева, к.б.н. А.Б. Безделев), ЧелГУ (д.б.н. И.А. Гетманец), ИБВВ РАН (к.б.н. А.Г. Лапиров), ИБ Коми НЦ УрО РАН (д.б.н. Т.К. Головкин, к.б.н. Л.В. Тетерюк и др.), УрГПУ (д.б.н. Г.И. Таршис, д.б.н. Л.Г. Таршис), КазГУ (к.б.н. М.Б. Фардеева, д.б.н. Е.Л. Любарский и его ученики), СамГУ (д.б.н. Н.М. Матвеев), Филиал РГСУ в г. Чебоксарах (к.б.н. Н.В. Налимова), СНАУ г. Сумы (д.б.н. Ю.А. Злобин).

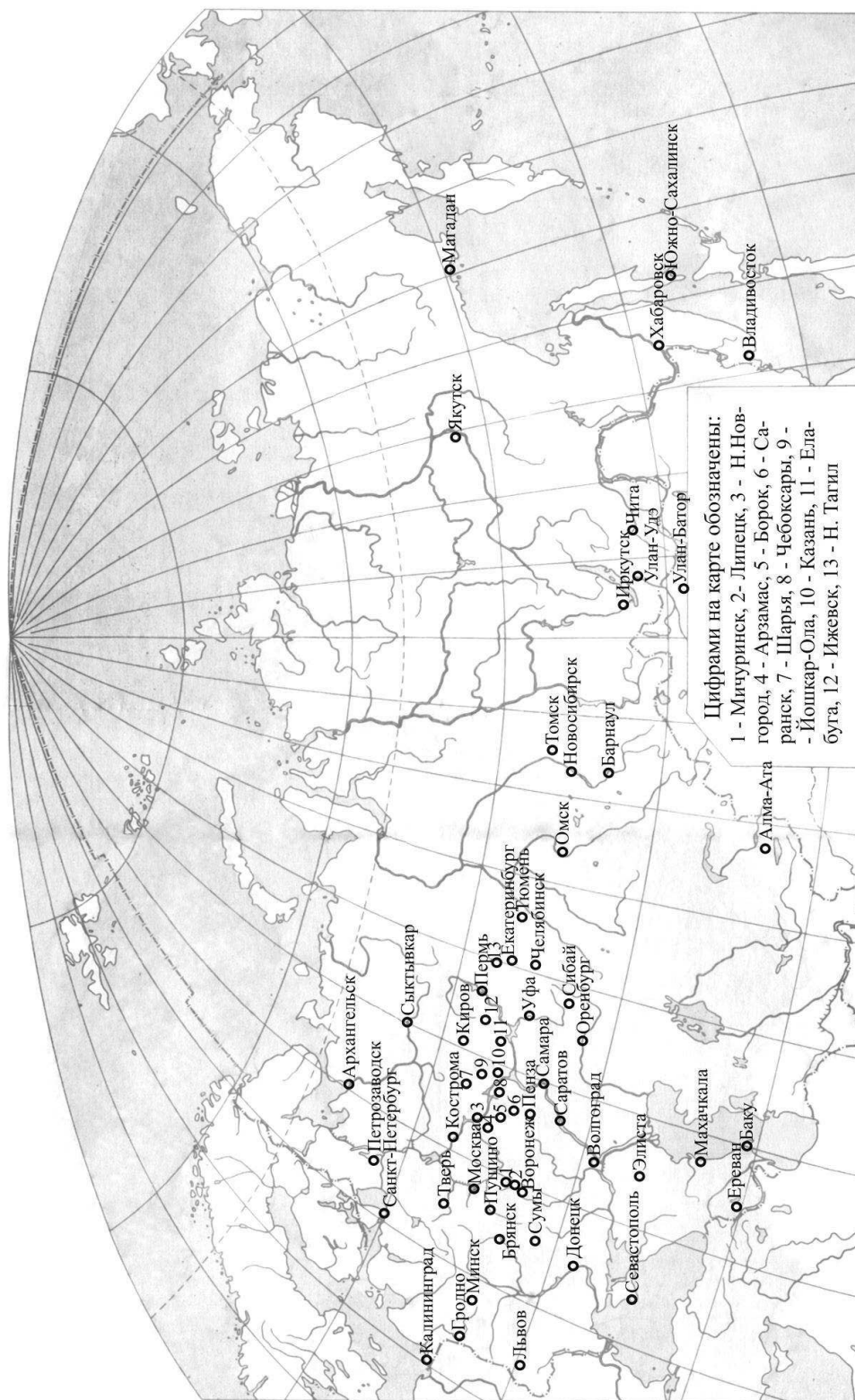


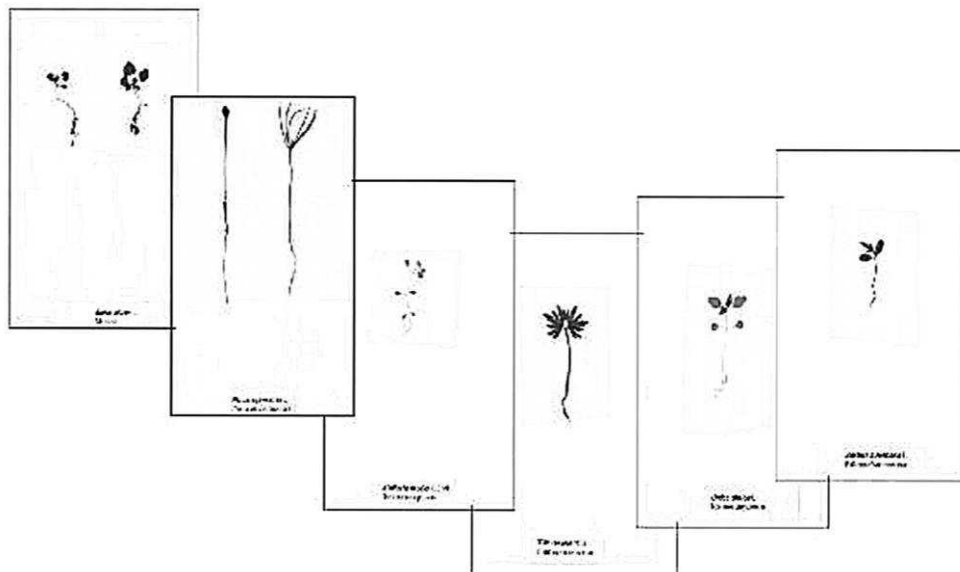
Рис. 1. Научные центры, в которых представлено популяционно-онтогенетическое направление

Престиж любого университета, в первую очередь, поддерживается его научными школами, их научными достижениями, в том числе научными трудами работающих в них ученых, их авторитетом в научном мире. С 1990 г. на биолого-химическом факультете ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет» (МарГУ) благодаря усилиям зав. кафедрой ботаники, экологии и физиологии и растений д.б.н. профессора Л.А. Жуковой стало возможным формирование новой научной школы популяционной экологии растений, которая стала одним из крупных центров популяционно-онтогенетического направления.

Обширные гербарные коллекции, собранные в экспедициях учениками А.А. Уранова, многочисленные фотографии онтогенетических состояний растений и публикации послужили основой для реализации идеи создания Популяционно-онтогенетического музея в МарГУ на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений (ныне кафедра экологии) в 1991 г. В настоящее время этот музей, не имеющий мировых аналогов, представлен 6 отделами, включающими онтогенетический гербарий и экспозиции (научный руководитель д.б.н., профессор Л.А. Жукова, зав. музеем С.В. Козырева).

Общий отдел Популяционно-онтогенетического музея включает Онтогенетический гербарий, состоящий из научной и учебной частей. В фонды Онтогенетического гербария преимущественно входят гербарные образцы растений флоры Республики Марий Эл, растений, привезенных из различных районов СССР и ближнего зарубежья: Л.А. Жуковой – из заповедников Кандалакский и Кивач, с пойменных лугов Оки и Северной Двины, Соловецких островов и высокогорных лугов Карпат; Л.Б. Заугольной, Л.М. Шафрановой, А.М. Быловой – из Наурзумского заповедника; И.М. Ермаковой – с пойменных лугов р. Угры (Калужская обл.); Л.А. Жуковой, О.П. Ведерниковой – из Карадагского заповедника; О.П. Ведерниковой, Г.И. Арнаутовой, Н.В. Ившиным, С.С. Лисициным, А.А. Пчелинцевым, О.Е. Максименко – из Грузии, Краснодарского края и Дагестана; О.П. Ведерниковой и С.В. Козыревой – из Республик Горный Алтай и Татарстан; Т.А. Полянской – из Национального парка «Марий Чодра» и Полярно-Альпийского Ботанического Сада; Е.В. Акшенцевым – из Челябинской и Оренбургской областей; Т.М. Быченко – из Иркутской обл.; В.А. Черемушкиной, Г.Р. Нозировой, Е.А. Басаргиным, В.Н. Годиным, Ю.С. Отмаховым – из Новосибирской обл.; Д.А. Дурникиным – из Алтайского края.

Отдел Начальных этапов онтогенеза растений представлен альбомами с гербарием проростков и ювенильных растений (рис. 2).



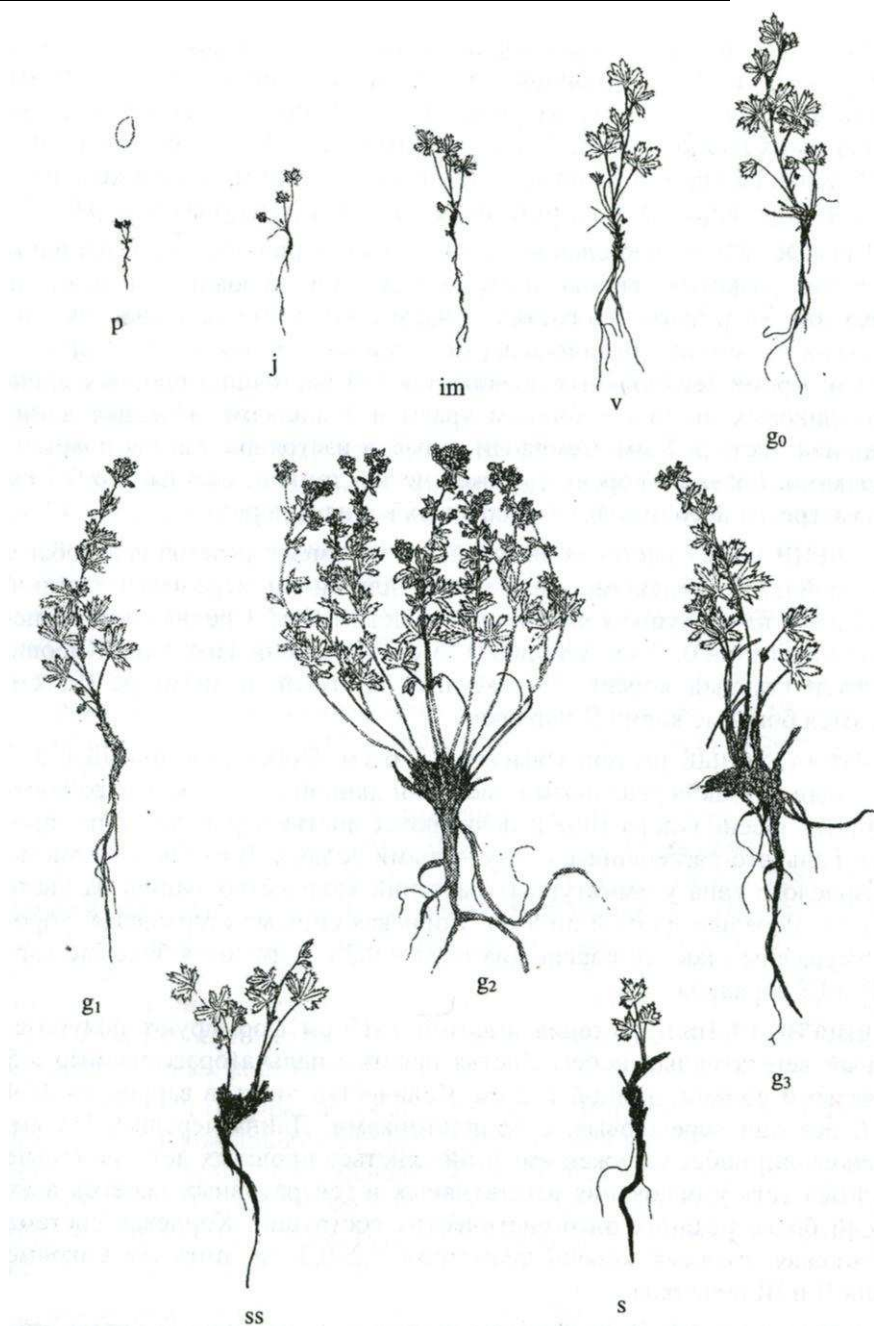
Р и с . 2. Гербарные образцы начальных этапов онтогенеза (слева-направо): малина (*Rubus idaeus* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), звездчатка средняя (*Stellaria media* (L.) Vill.), липа сердцелистная (*Tilia cordata* Mill.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.)

Отдел Коллекция плодов и семян включает семена и плоды растений разного систематического положения. Изотека представлена рисунками онтогенетических состояний высших растений разных жизненных форм и одного вида лишайника. Фототека содержит диски с фотографиями гербарных образцов растений разных жизненных форм на определенных этапах индивидуального развития (рис. 3–6).

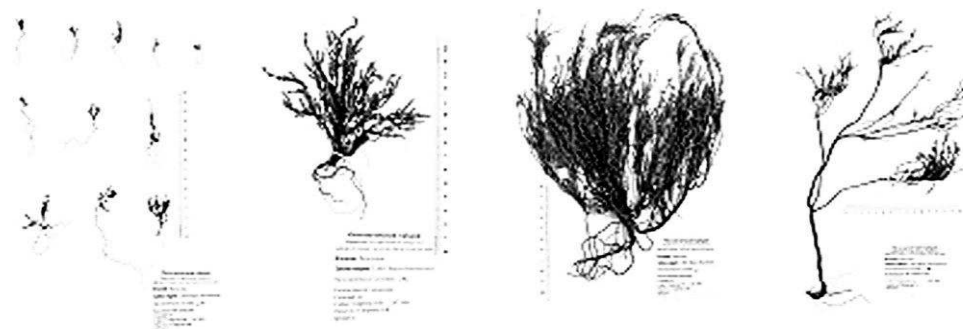
Тематический отдел включает материалы по поливариантности индивидуального развития растений разных жизненных форм (рис. 7). В Музее имеется библиотека, в которой собраны работы многих ученых, выполненные в рамках популяционно-онтогенетического направления.

В Популяционно-онтогенетическом музее представлены 22 стенда с гербарными образцами и фотографиями онтогенетических состояний растений разных биоморф, гербарными материалами по морфологической поливариантности развития, плакатами, демонстрирующими онтогенетическую и пространственную структуру ценопопуляций растений, их динамику.

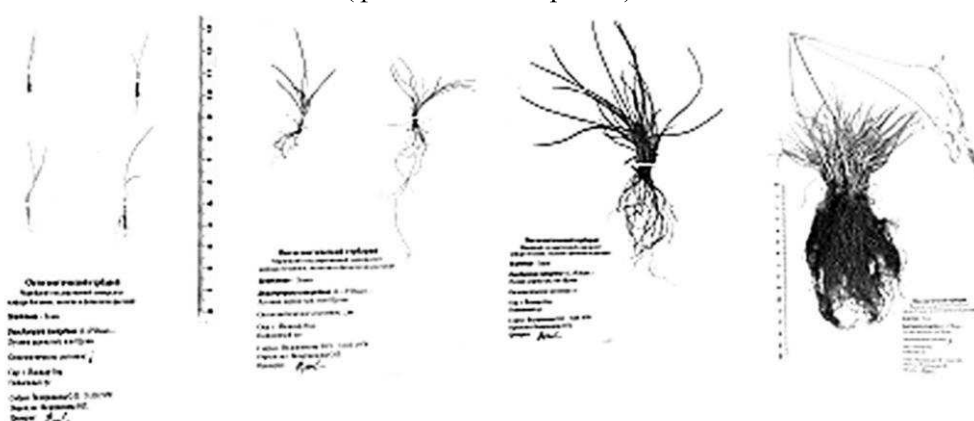
Музей способствует интенсивному развитию исследований по популяционной экологии. Материалы музея используются для работы научных сотрудников и преподавателей из разных научных центров и вузов России, для работы аспирантов, докторантов, студентов, при чтении лекций, организации практических занятий и большого практикума, летних полевых практик со студентами и школьниками, а также при проведении экскурсий.



Р и с . 3 . Онтогенез лапчатки серебристой (*Potentilla argentea* L.) [41]:
 онтогенетические состояния: р – проросток; j – ювенильное; im – имматурное;
 v – виргинильное; g₀ – скрытогенеративное; g₁ – молодое генеративное;
 g₂ – средневозрастное генеративное; g₃ – старое генеративное; ss – субсенильное;
 s – сенильное



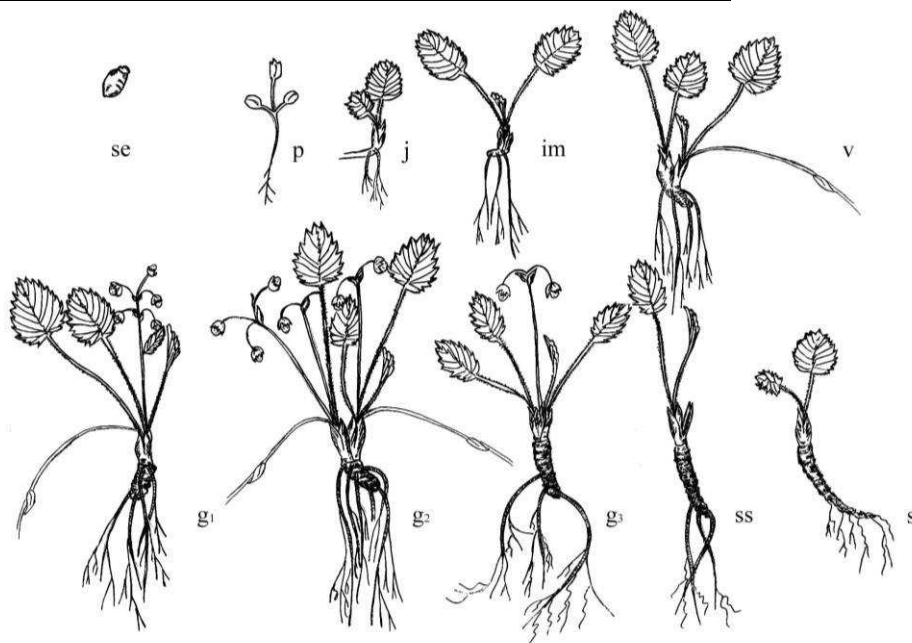
Р и с . 4 . Онтогенез вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) [21]
(фото Е.А. Комаровой)



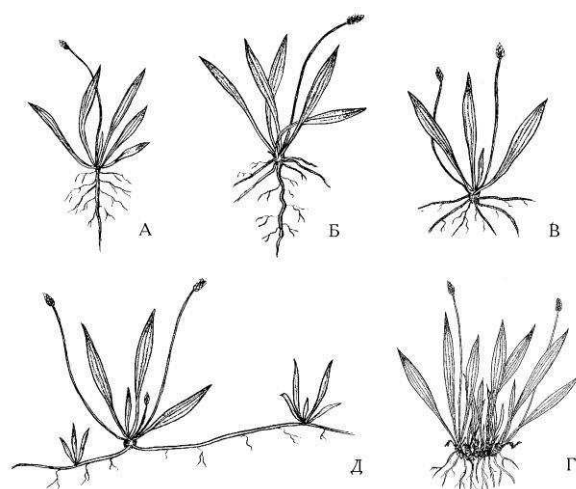
Р и с . 5 . Онтогенез луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.) [12] (фото Е.А. Комаровой)

Научные исследования Популяционно-онтогенетической школы Марийского государственного университета, активно поддерживались грантами РФФИ (1994–2009 гг.), Министерством образования и науки и другими фондами. Всего было профинансировано более 30 грантов, обеспечивших научные исследования, экспедиции, публикации книг и статей, поддержку фондов Популяционно-онтогенетического музея.

В МарГУ впервые в мире начал издаваться «Онтогенетический атлас растений». К настоящему времени опубликовано 6 томов (1997, 2000, 2002, 2004, 2007, 2011). С.Е. Королев был автором дизайна обложки. Ответственным редактором всех 6 томов была профессор Л.А. Жукова. Пятый том Онтогенетического атласа растений [27] на Всероссийском конкурсе РУДН (г. Москва) получил Диплом III степени – за лучшую книгу 2010 г. в области экологии. В шести томах атласа были опубликованы описания онтогенезов 237 видов растений из 62 семейств, авторами которых были 195 исследователя, работающих в популяционно-онтогенетическом направлении в России и ближнем зарубежье.



Р и с . 6 . Онтогенез земляники лесной (*Fragaria vesca* L.)
однолисточкового морфотипа [51]:
онтогенетические состояния: se – семя (плодик); p – проросток; j – ювенильное;
im – имматурное; v – виргинильное; g₁ – молодое генеративное; g₂ – средневозрастное
генеративное; g₃ – старое генеративное; ss – субсенильное; s – сенильное



Р и с . 7 . Морфологическая поливариантность
подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) [29]:
жизненные формы: А – стержнекорневая (на песчаном субстрате),
Б – короткокорневищно-стержнекорневая (на щебне),
В – короткокорневищно-кистекокорневая (на уплотненно-задерненной почве),
Г – многорозеточная короткокорневищная (на песчаном субстрате),
Д – корнеотпрысковая (на склоне)

На базе Марийского государственного университета в рамках популяционно-онтогенетического направления проведены: Всесоюзная научная конференция, посвященная памяти профессора А.А. Уранова, одного из основоположников популяционно-онтогенетического направления (1991); Всесоюзное совещание заведующих кафедрами ботаники государственных университетов Российской Федерации (1995); три Всероссийских популяционных семинара (1997, 1998, 2000), которые стали традиционными и далее проводились в разных научных центрах Российской Федерации (Казань, Москва, Нижний Тагил, Сыктывкар, Нижний Новгород, Уфа, Ижевск); четыре Всероссийские научные конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» [32–35]. В 2008 г. конференция проводилась совместно с Институтом физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (г. Пущино). В них приняло участие более 700 человек из научных учреждений России, ближнего и дальнего зарубежья. Опубликованы тома материалов этих семинаров и конференций. Ответственным редактором материалов всех конференций была д.б.н. Л.А. Жукова.

В настоящее время научные исследования Популяционно-онтогенетической школы МарГУ проводятся по описанным ниже основным направлениям.

Онтогенез и структура ценопопуляций

Изучение онтогенеза растений разных жизненных форм и поливариантности индивидуального развития растений. Выявление онтогенетической, виталитетной, пространственной структуры ценопопуляций растений, их динамики и продуктивности, что определяет биоразнообразие популяций и сообществ.

За 20 лет были исследованы онтогенезы более 500 видов растений. У большинства изученных видов зарегистрированы различные проявления всех типов поливариантности индивидуального развития растений, онтогенезы описаны и представлены гербарными образцами и рисунками в Популяционно-онтогенетическом музее и в 6-ти томах Онтогенетического атласа растений [9; 10; 27; 50].

Оценка биоразнообразия ценопопуляций и природных экосистем

Разработка методов биоиндикации, биоиндикация природных и антропогенных воздействий, факториальная экология, использование экологических шкал для характеристики экологических условий местообитаний ценопопуляций и сообществ.

Учеными Популяционно-онтогенетической школы МарГУ было обследовано более 1500 природных ценопопуляций растений, в том числе лекарственных, сорных, редких и исчезающих видов, входящих в состав лесных, луговых, рудеральных природных сообществ, городских насаждений и посадок. Применялись разработанные ранее

классификации ценопопуляций растений [13; 36; 37; 41] и ряд демографических параметров: возрастность ЦП [43], эффективность ценопопуляций, индексы восстановления и замещения [16], стабильность баланса ЦП [22], скорость и специфическая скорость развития ЦП [16], индекс старения [7]; напряженность фитогенного поля ЦП [1]. В этих двух направлениях активно работают: д.б.н. Л.А. Жукова, д.б.н. Г.О. Османова, д.б.н. О.Л. Воскресенская, к.б.н. О.П. Ведерникова, к.б.н. Т.А. Полянская, к.б.н. Н.В. Налимова, к.б.н. Е.А. Алябышева, к.б.н. М.В. Бекмансуров, к.б.н. Ю.А. Дорогова, к.б.н. Е.В. Акшенцев, к.б.н. Е.С. Закамская, к.б.н. Е.А. Скочилова, к.б.н. Н.В. Турмухаметова, к.б.н. М.Г. Гаврилова, к.б.н. И.В. Шивцова, к.б.н. И.В. Забродин, зав. музеем С.В. Козырева, аспирантка О.А. Ягдарова [2; 3; 6; 28; 30].

Изучением таксономического, структурного и типологического разнообразия растений на особо охраняемых природных территориях Республики Марий Эл занимаются д.б.н. Л.А. Жукова, д.б.н. Г.О. Османова, к.б.н. М.В. Бекмансуров, к.б.н. Т.А. Полянская, к.б.н. Е.С. Закамская, к.б.н. О.П. Ведерникова, к.б.н. М.Н. Гаврилова и к.б.н. И.В. Забродин [2; 6].

Исследование изменчивости физиолого-биохимических параметров в онтогенезе растений

Проводится определение степени их изменчивости под влиянием антропогенных факторов на разных этапах индивидуального развития. Объектами исследований были: 8 видов однолетних и 5 видов многолетних трав, 8 видов прибрежно-водных растений и 3 вида деревьев, произрастающих в условиях городской среды. В результате изучены в онтогенезе следующие физиологические показатели: дыхание (работа ферментативных окислительно-восстановительных систем), фотосинтез (содержание пигментов), особенности водного и минерального обмена веществ (содержание общей, свободной и связанной воды, водоудерживающая и водопоглащающая способность, содержание микро- и макроэлементов, круговорот биогенных элементов, процессы накопления и передвижения элементов минерального питания); специфика роста и развития растений. Кроме того, изучалась устойчивость растений к антропогенным факторам среды: радиоустойчивость (содержание природных и техногенных радионуклидов), металлоустойчивость (содержание тяжелых металлов), устойчивость растений к атмосферным загрязнениям, загрязнению почвы и водоемов.

В этом направлении активно работают: д.б.н. О.Л. Воскресенская, к.б.н. Н.П. Грошева, к.б.н. Е.А. Алябышева, к.б.н. Е.В. Сарбаева, к.б.н. Е.А. Скочилова, к.б.н. Е.С. Закамская,

к.б.н. М.Г. Половникова, к.б.н. В.С. Воскресенский, аспирантка
О.А. Ягдарова [5, 28].

**Факториальная экология, экологические шкалы, биоиндикация
природных и антропогенных воздействий на популяции растений**

Л.А. Жуковой предложены новые методы определения экологической валентности и толерантности видов растений с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова [48], а также компьютерной программы EcoScaleWin [8; 25], подробно описанные в монографии «Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений» [53]. Расчеты потенциальной экологической валентности по отношению к различным экологическим факторам позволяют распределить виды растений по фракциям валентности. Определение индекса толерантности характеризует отношение этих видов к совокупности климатических или почвенных факторов, а также разрешает отнести их к той или иной группе бионтности. Данные методы можно успешно применять для анализа эколого-ценотических групп, групп жизненных форм, флор различных регионов и видов растений, занесенных в Красные книги. Кроме того, возможен более детальный анализ экологического разнообразия фитоценозов и экосистем.

В этом направлении активно работают: д.б.н. Л.А. Жукова, д.б.н. Г.О. Османова, к.б.н. Ю.А. Дорогова, к.б.н. М.В. Бекмансуров, к.б.н. О.П. Ведерникова, к.б.н. Т.А. Полянская, к.б.н. Н.В. Турмухаметова, к.б.н. М.Н. Гаврилова, к.б.н. Е.В. Акшенцев.

Исследования по отмеченным выше направлениям позволят полнее раскрыть закономерности организации биоразнообразия на популяционном уровне, что приблизит нас к пониманию механизмов устойчивости биологических систем и будет способствовать решению проблемы сохранения целостности природных экосистем. Предполагаются дальнейшие исследования отмеченных аспектов биоразнообразия в рамках популяционно-онтогенетической школы Марийского госуниверситета. Эта программа также будет дополнена специальным анализом истории возникновения и развития популяционно-онтогенетического подхода в России и за рубежом, который позволит детально охарактеризовать основные этапы формирования демографического направления в ботанике.

В ближайшие годы в рамках популяционно-онтогенетических исследований в МарГУ и России на первый план выдвигаются следующие задачи:

1) описание онтогенеза не изученных до сих пор видов древесных и травянистых растений, прежде всего, редких и исчезающих;

2) выявление поливариантности развития растений;

3) изучение пространственной структуры популяций с использованием концепции фитогенного поля А.А. Уранова, выявление разнообразия алгоритмов популяционных узоров в пределах ареалов конкретных видов;

4) исследование фитогенных полей популяций и ценозов, а также взаимодействия ценопопуляций разных видов растений с применением концепции сопряженности А.А. Уранова;

5) изучение флоры конкретных регионов как системы популяций растений;

6) составление экологических оценок местообитаний экосистем по экологическим шкалам, выявление роли популяций ключевых видов;

7) разработка совместных эколого-генетических подходов к изучению структуры популяций растений;

8) построение имитационных эколого-популяционных моделей;

9) осуществление длительного мониторинга за популяциями растений на особо охраняемых территориях;

10) использование достижений популяционной экологии для сохранения и восстановления биоразнообразия растений.

Данная статья является одной из немногих попыток собрать воедино разрозненную информацию об истории популяционно-онтогенетического направления в Москве и в других научных центрах России. В настоящее время продолжается систематизация материалов о ведущих популяционных экологах, в будущем планируется более полная характеристика основных этапов развития демографического направления, включая и зарубежные школы.

Список литературы

1. *Акишенцев Е.В.* Собственное время и пространство биосистем как проявление поливариантности развития // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 3–43.
2. Биологическое разнообразие растительного покрова национального парка «Марий Чодра» / отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 2003–2005. Ч. 1. 2003. 136 с. Ч. 2. 2005. 179 с.
3. *Быченко Т.М., Ведерникова О.П.* Разнообразие жизненных форм растений. Йошкар-Ола, 2006. 107 с.
4. *Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б.* Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 555–562.
5. *Воскресенская О.Л., Сарбаева Е.В.* Эколого-физиологические адаптации туи западной (*Tuja occidentalis* L.) в городских условиях.

- Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. 130 с.
6. Восточно-Европейские широколиственные леса / отв. редактор О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Т. 1. 479 с. Т. 2. 575 с.
 7. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
 8. Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. С. 87–89
 9. Динамика ценопопуляций растений / отв. редактор Т.И. Серебрякова. М.: Наука, 1985. 206 с.
 10. Ермакова И.М. Онтогенез кровохлёбки лекарственной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. С. 160–167.
 11. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
 12. Жукова Л.А. Особенности возрастных изменений луговика дернистого // Морфогенез растений. М., 1961. Т. 2. С. 121–125.
 13. Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.) под влиянием выпаса // Биол. науки. 1967. № 8. С. 66–72.
 14. Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 525–540.
 15. Жукова Л.А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104–114.
 16. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
 17. Жукова Л.А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 7–32.
 18. Жукова Л.А. Новый вариант классификации поливариантности развития организмов и популяций // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Всерос. конф. Йошкар-Ола, 2010. С. 76–81.
 19. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450–461.
 20. Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биол. науки. 1991. № 8. С. 51–66.

21. Жукова Л.А., Полянская Т.А. Онтогенез вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2002. Т. 3. С. 37–40.
22. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 24–59.
23. Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Ботан. журн. 1961. Т. 43, № 3. С. 414–419.
24. Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В. Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе, 1971. 211 с.
25. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы *EcoScaleWin* / Е.В. Зубкова, Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина, Ю.А. Дорогова. Йошкар-Ола, 2008. 96 с.
26. Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяций тимофеевки луговой и тимофеевки степной: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 25 с.
27. Онтогенетический атлас лекарственных растений / отв. ред. Л.А. Жукова. Т. 1–6. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997–2011. Т. 1. 1997. 240 с. Т. 2. 2000. 268 с. Т. 3. 2002. 280 с. Т. 4. 2004. 240 с. Т. 5. 2007. 372 с. Т. 6. 2011. 336 с.
28. Организм и среда: факториальная экология / О.Л. Воскресенская, Е.А. Скочилова, Т.И. Копылова, Е.А. Алябышева, Е.В. Сарбаева. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2005. 175 с.
29. Османова Г.О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2007. 184 с.
30. Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола, 2006. 154 с.
31. Пошкурлат А.П. Строение и развитие дерновины чия // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. М., 1941. Т. 30, вып. 1. С. 101–151.
32. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2004. 292 с.
33. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. 404 с.
34. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пущино, 2008. 674 с.
35. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов IV Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2010. 462 с.
36. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.

37. Рысин Л.П., Казанцева Т.Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 199–209.
38. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.
39. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.
40. Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина (химия, ботаника, зоология, гистология). М., 1965. № 212. С. 46–57.
41. Сорокина Н.М., Ведерникова О.П. Онтогенез лапчатки серебристой (*Potentilla argentea* L.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола, 2011. Т. 6. С. 113–117.
42. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяции // Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.
43. Уранов А.А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
44. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
45. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
46. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977. 183 с.
47. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров. М.: Наука, 1988. 184 с.
48. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
49. Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 2. С. 129–138.
50. Шивцова И.В., Жукова Л.А. Морфологическая и динамическая поливариантность онтогенеза земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) // Тр. Кубанского аграрного гос. ун-та. Краснодар: КубГАУ, 2008. № 1 (10). С. 137–141.
51. Шивцова И.В. Эколого-морфологические особенности особей и организация популяций *Fragaria vesca* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 23 с.
52. Экология города Йошкар-Олы / отв. ред. О.Л. Воскресенская. Йошкар-Ола, 2007. 300 с.
53. Экологические шкалы и методы анализа экологического

- разнообразие растений / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова, М.Н. Гаврилова, Т.А. Полянская; под общ. ред. проф. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2010. 368 с.
54. *Gatsuk I.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A.* Age states of plants of various growth forms: a review // *J. Ecol.* 1980. Vol. 68, № 4. P. 675–696.
55. The population structure of vegetation / ed. J. White. Dordrecht; Boston; Lancaster, 1985. Pt. 3. 666 p.

**POPULATION-ONTOGENETIC SCHOOL
OF MARI STATE UNIVERSITY AND IT'S ROLE
IN THE RESEARCH INTO BIOVARIETY**

L.A. Zhukova¹, G.O. Osmanova¹, I.V. Shvtsova², O.P. Vedernikova¹

¹Mari State University, Yoshkar-Ola

²Department of design management of the Ministry of communications
and mass communications of Russia, Moscow

The article deals with the main results of the research work of the population-ontogenetic school and the work area of the population-ontogenetic museum which were founded in 1991 in Mari State University on the initiative of Doctor of Biological Science, Professor L.A. Zhukova. The result of the long term scientific research work is the description of the ontogenesis of more than 500 species of flowering and higher cryptogamous plants, marking out morpho-physiological signs-indications of ontogenetic states, the description of the intra-population biovariety and the ontogenetic polyvariation of plants of different life forms, the research of the ontogenetic, vitality and area structure of more than 1500 plant cenopopulations. The article gives the description of the main development stages of the population-ontogenetic branch, the structure of the museum and the research work carried out by the scientific staff of the Population-ontogenetic school of Mari State University.

Keywords: *population-ontogenetic branch, population-ontogenetic school, biovariety, ontogenesis, ontogenesis polyvariation, cenopopulation structure, Mari State University.*

Об авторах:

ЖУКОВА Людмила Алексеевна—доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 424001, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, ул. Осипенко, д. 60, e-mail: pinus@mail.ru

ОСМАНОВА Гюльнара Орудж кзы—доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 424001, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, ул. Осипенко, д. 60, e-mail: gyosmanova@yandex.ru

ШИВЦОВА Ирина Владимировна—кандидат биологических наук, главный специалист-эксперт Департамента проектного управления Министерства связи и массовых коммуникаций России, 125375, Москва, ул. Тверская, д. 7, e-mail: innovus@rambler.ru

ВЕДЕРНИКОВА Ольга Павловна—кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии, ФГБОУ ВПО «Марийский государственный университет», 424001, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, ул. Осипенко, д. 60, e-mail: eciligy@marsu.ru