

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ГОУВПО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ
РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ,
ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

Научное издание

Йошкар-Ола
2006

ББК Е 081
УДК 574
П 500

Ответственный редактор:

О.Л. Воскресенская, канд. биол. наук, доц.

Редколлегия: *Г.О. Османова*, канд. биол. наук, доц.;

Е.А. Алябышева, канд. биол. наук, ст. препод.;

Н.В. Турмухаметова, канд. биол. наук, ст. препод.;

Е.В. Сарбаева, канд. биол. наук, ст. препод.

Рецензенты: *В.И. Макаров*, д-р с.-х. наук, проф. МарГУ;

Е.М. Романов, д-р с.-х. наук, проф. МарГУ

Публикация научного издания поддержана
Российским Фондом фундаментальных исследований (грант 04-04-49152)
Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом МарГУ

П 500 **Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ:** науч. издание / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2006. – 326 с.: ил.

ISBN 5-94808-281-4

В книге «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ» представлены теоретические и практические исследования, которые ведутся в популяционно-онтогенетическом направлении с различными таксонами и биосистемами на разных уровнях организации. Концепция поливариантности развития в настоящее время рассматривается как один из основных механизмов адаптации растений в природных и антропогено нарушенных экосистемах.

Коллективная монография посвящена 70-летию юбилею заслуженного деятеля науки Российской Федерации, профессора Жуковой Л.А. – одной из основоположников популяционно-онтогенетического направления в нашей стране.

Книга предназначена для преподавателей вузов, аспирантов, студентов, ботаников, экологов, физиологов растений, специалистов природоохранных организаций, и всем, кто интересуется вопросами поливариантности развития организмов, популяций и сообществ.

ББК Е 081
УДК 574

ISBN 5-94808-281-4

© ГОУВПО «Марийский государственный университет», 2006

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ БИОСИСТЕМ	7
1.1. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы	7
1.2. Собственное время и пространство биосистем как проявление поливариантности развития	32
1.3. Поливариантность развития растений как следствие модульной организации	43
Глава 2. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ	52
2.1. Изучение онтогенеза растений	52
2.1.1. Онтогенетический атлас лекарственных растений	52
2.2. Морфологическая поливариантность	56
2.2.1. Поливариантность онтогенеза спорофита гроздовника полулунного (<i>Botrychium lunaria</i> (L.) sw.) в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России	56
2.2.2. Морфогенез и темпы развития рамет подорожника ланцетолистного (<i>Plantago lanceolata</i> L.)	63
2.2.3. Комплексный подход к характеристике структурного разнообразия подземных органов высших растений	69
2.2.4. Изменчивость окраски оперения и особенности ее наследования у цесарок	72
2.3. Функциональная поливариантность	77
2.3.1. Некоторые эколого-физиологические механизмы адаптаций в онтогенезе однолетних растений	77
2.3.2. Солянокислый D-глюкозамин из некоторых видов шляпочных грибов, произрастающих в естественных условиях на территории Республики Марий Эл	86
2.4. Динамическая поливариантность	92
2.4.1. Временная поливариантность развития кровохлебки лекарственной (<i>Sanguisorba officinalis</i> L.) на пойменном лугу	92
2.4.2. Поливариантность темпов развития в ценопопуляциях <i>Trollius europaeus</i> L. на Южном Урале	95
2.4.3. Ритмологическая поливариантность онтогенеза <i>Tilia</i> <i>cordata</i> Mill.	102
Глава 3. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ	108
3.1. Разнообразие адаптационных механизмов устойчивости популяций растений	108
3.1.1. Некоторые аспекты матрикальной и внутривидовой изменчивости семян у трех видов семейства бобовых	108

3.1.2. Изучение адаптивных механизмов самоподдержания в популяциях однолетников	112
3.1.3. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений	117
3.2. Популяционно-онтогенетические исследования представителей семейства Орхидные	123
3.2.1. Поливариантность развития ценопопуляций некоторых редких видов орхидных Южного Прибайкалья	123
3.2.2. Популяционно-онтогенетические исследования редких видов орхидных на территории Республики Татарстан	132
3.3. Изучение организации популяций модельных видов растений	137
3.3.1. Разнообразие жизненных форм в популяциях можжевельника обыкновенного в северных районах Республики Татарстан	137
3.3.2. Некоторые особенности ценопопуляций ландыша майского в степных лесах	141
3.3.3. Поливариантность возрастной структуры ценопопуляций <i>Adonis vernalis</i> L. в условиях разной экспозиции склонов	153
Глава 4. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ	158
4.1. Многообразие путей развития сообществ	158
4.1.1. Роль гидрологических памятников природы Республики Марий Эл в сохранении биоразнообразия экосистем	158
4.1.2. Разнообразие развития луговой растительности на местах нарушений в пойме реки Угры	161
4.1.3. Ритмы сезонного развития некоторых лесных сообществ национального парка «Марий Чодра»	166
4.2. Имитационное моделирование развития сообществ	171
4.2.1. Дискретные модели динамики биоразнообразия растительных сообществ при случайных уничтожающих воздействиях	171
4.2.2. Анализ пространственно-временных данных прогнозного моделирования для оценки лесного биоразнообразия	175
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	192
ЛИТЕРАТУРА	195
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Мир принадлежит оптимистам ...	222
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Список трудов Л.А. Жуковой	279
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Кадастр видов растений с изученным онтогенезом	302
СПИСОК АВТОРОВ КНИГИ	324

ВВЕДЕНИЕ

В коллективной монографии «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ» представлены исследования ученых, работающих в рамках популяционно-онтогенетического направления, являющегося приоритетным для современной российской популяционной биологии и по ряду позиций – оригинальным и опережающим зарубежные разработки.

В последние годы выполнен значительный объем исследований поливариантности онтогенеза разных систематических таксонов, в том числе изучены Высшие растения, а также ряд представителей царств Животные и Грибы. Одновременно начато использование физиологических подходов при изучении многообразия путей энергетических и метаболических процессов, особенностей роста и развития растений на разных этапах онтогенеза. В результате оказалось возможным дополнить классификацию поливариантности 3-м надтипом – функциональным, включающим физиологический и биохимический типы.

Однако до сих пор концепция поливариантности развития затрагивала только организменный уровень и распространялась на элементы популяций – особи семенного и вегетативного происхождения. В то же время, в связи с развитием представлений о собственном времени биосистем, а также с накоплением огромного фактического материала, подтверждающего свойства эквивиальности различных популяций и биоценозов при разных начальных и промежуточных этапах развития, стало возможным рассматривать концепцию поливариантности как общую закономерность развития биосистем как организменного, так и надорганизменного уровней.

Книга посвящена видному российскому ученому в области фундаментальных и прикладных аспектов популяционной экологии растений, доктору биологических наук, профессору, заслуженному деятелю науки Российской Федерации, Жуковой Людмиле Алексеевне, сформулировавшей концепцию поливариантности онтогенеза. В книгу включен автобиографический очерк творческого пути с основными датами жизни и деятельности профессора Л.А. Жуковой, список ее трудов.

Основным содержанием издания является характеристика состояния изучения проблемы поливариантности развития биосистем и обоснование важности перспективных направлений в этой области. В данном издании продемонстрированы примеры поливариантности развития растительных и животных организмов, популяций и сообществ. Исследователи использовали различные методы: геоботанические, популяционно-онтогенетические, морфологические, фенологические, физиолого-

биохимические и генетические. Отдельный раздел посвящен компьютерному моделированию динамики популяций и сообществ.

В работе представлены результаты исследований как ведущих специалистов России в данной области, так и молодых ученых.

Главы книги написаны следующими авторами:

Е.В. Акшенцев – гл. 2.4.2, Е.А. Алябышева – введение, заключение;
Н.В. Бирючевская, М.Б. Фардеева, Л.У. Мавлюдова – гл. 3.3.3;
Т.М. Быченко – гл. 3.2.1; О.П. Ведерникова – гл. 2.1.1, приложение 3;
О.Л. Воскресенская – введение, гл. 2.3.1, заключение;
М.Н. Гаврилова – приложение 3; В.И. Дробот – гл. 4.1.1;
И.М. Ермакова – гл. 2.4.1; И.М. Ермакова, Н.С. Сугоркина – гл. 4.1.2;
Л.А. Жукова – гл. 1.1, заключение, приложение 1, 3;
В.А. Забиякин – гл. 2.2.4; К.К. Ибрагимова, Н.В. Салахов – гл. 3.3.1;
В.П. Ившин, Т.Н. Ившина, Ф.Ф. Шарнина – гл. 3.2.3;
Т.В. Иванова – гл. 3.1.2; А.С. Комаров – гл. 4.2.1;
И.Г. Криницын – гл. 3.2.1; М.В. Марков – гл. 3.1.1;
Н.М. Матвеев, О.А. Карпова – гл. 3.3.2; Н.В. Налимова – гл. 3.1.3;
Г.О. Османова – гл. 2.2.2; Т.А. Полянская – гл. 4.1.3;
М.М. Паленова, В.Н. Коротков, С.И. Рипа, С.И. Чумаченко – гл. 4.2.2;
Н.П. Савиных – гл. 1.3; О.В. Смирнова, Н.А. Торопова – гл. 1.2;
Г.И. Таршис, Л.Г. Таршис – гл. 2.2.3; Р.Н. Телебокова – гл. 3.1.1;
Н.В. Турмухаметова – введение, гл. 2.4.3, заключение;
М.Б. Фардеева – гл. 3.2.2.

В подготовке фотографий для книги приняли участие Е.В. Акшенцев, Е.В. Зубкова и А. Яровиков. Для обложки книги были использованы фотографии Е. Бакун, Л.А. Исаева, В.А. Малосолова и Т. Проказиной. Фотографии к статье «История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы» представлены учеными, работающими в этом направлении. Фотографии для автобиографического очерка Л.А. Жуковой в основном сделаны Л.А. Исаевым, а также взяты из семейного архива.

Глава 1

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ БИОСИСТЕМ

1.1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО НАПРАВЛЕНИЯ В РОССИИ И ЕГО ПЕРСПЕКТИВЫ

Пути развития науки чаще всего непредсказуемы. Одни и те же идеи могут появляться почти одновременно в разных странах, у представителей разных научных школ и направлений.

По удивительному совпадению в 30-40-е годы прошлого века научные интересы тогда еще молодых исследователей: А.А. Уранова (фото 1) – ученика В.В. Алехина – и Т.А. Работнова (фото 2) – ученика Л.Г. Раменского – оказались чрезвычайно близкими. Фитоценолог и луговед, пристально изучавшие растительные сообщества, один – фитоценозы степей и пустынь, другой – субальпийские луга Кавказа, обратили внимание на индивидуальное развитие особей разных видов растений, продолжительность их жизни и ее специфические черты.

В 30-х годах XX столетия А.А. Уранов начинает разрабатывать теорию сопряженности видов в фитоценозах. Предложенные им методы построения кривых сопряженности позволили установить, что у одних и тех же пар видов в разных сообществах характер сопряженности может резко меняться. Вероятно, поиски научной интерпретации подобных явлений открыли для Алексея Александровича практически не изученный до этого времени мир популяционной жизни растений. Может быть, поэтому его первая аспирантка А.П. Пошкурлат стала заниматься изучением онтогенеза чия дернистого (*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski), и в ее статье, опубликованной в 1941 году, предлагается первая периодизация онтогенеза многолетнего травянистого растения, выделяются 3 этапа развития, соответствующие «периоду молодости, возмужалости и старости», и 5 фаз генеративного этапа развития. По воспоминаниям коллег, в частности, доц. М.С. Хомутовой, это были идеи А.А. Уранова, апробированные на великолепном материале А.П. Пошкурлат (фото 3).

В 1945-50-х годах появляются статьи Т.А. Работнова (1945, 1946 а, б; 1950 а, б), посвященные изучению длительности жизни растений. Он проводил многолетние наблюдения за популяциями ветреницы пучковатой (*Anemona fasciculata* L.), горичника пшавского (*Peucedanum*

pschavicum С. Koch.), горца мясо-красного (*Polygonum carneum* С. Koch), мытника плотного (*Pedicularis compacta* Bieb.), порезника закавказского (*Libanotis transcaucasica* Schichk) и других обитателей субальпийских лугов Кавказа. В результате Т.А. Работнов предложил выделять 3 основных типа популяций: инвазионный, нормальный и регрессивный, соответствующие возникновению популяции, ее полному развитию и угасанию.

Аспиранты А.А. Уранова 50-х годов: А.Е. Сергеев, М.П. Соловьева, А.М. Былова, Н.В. Кожевникова, Н.В. Трулевич, Ю.А. Злобин (фото 4, 8, 9 и 7* (* – см. приложение 1) – также посвятили свои диссертации изучению онтогенеза трав и кустарничка – малакану татарскому (*Mulgedium tataricum* DC.), белоусу торчащему (*Nardus stricta* L.), типчаку (*Festuca sulcata* (Hack.) Nym.), полыням (*Artemisia* L.), чернике (*Vaccinium myrtillus* L.). Это был первый этап становления нового приоритетного для России популяционно-онтогенетического направления.

В результате первых популяционных исследований были получены точно установленные факты значительной длительности онтогенеза многолетних трав, полукустарничков и кустарничков. Оказалось, что они живут гораздо дольше, чем это предполагалось ранее, – десятки и сотни лет. Для деревьев это было известно с древнейших времен, так как лесоводы давно научились считать их календарный возраст по годичным кольцам. Но «дикие травы», которые, казалось, умирают каждую осень, а весной появляются снова?! Их жизнь оставалась во многих отношениях тайной, потому что людей интересовали в основном возделываемые растения: их сеяли весной, а осенью собирали урожай. Жизнь длиною в один – два года... У «дикарей» многое оказалось не так, поэтому изучение онтогенеза многолетних травянистых растений стало первоочередной задачей нового направления. Для ее решения нужно было объединить ботаников разных специализаций: морфологов, экологов, фитоценологов, анатомов, эмбриологов, физиологов.

В 60-70-х годах, на втором этапе развития популяционно-онтогенетического направления, начинается формирование Урановской школы (фото 5). В 1964 г. была открыта Проблемная научно-исследовательская лаборатория Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина. Научным руководителем Ботанического отдела стал проф. А.А. Уранов. Главной целью ПНИЛ было изучение онтогенеза травянистых и древесных растений, в основу которого была положена идея биологического возраста. Расширение круга объектов исследований привело к созданию более детальной периодизации, подразделению генеративного периода и выделению молодых, средневозрастных и старых генеративных растений (Трулевич, 1961;

Злобин, 1961; Жукова, 1961; Снаговская, 1965; Онтогенез и возрастной состав..., 1967).

Боевым крещением для ПБЛ МГПИ стало участие в 1967 г. во Все-союзной конференции в Пермском госуниверситете (фото 5).

Для выявления общих закономерностей и получения реальных доказательств возможности применения предложенной периодизации онтогенеза для всего многообразия семенных растений проводилась серия исследований их онтогенеза и структуры популяций, причем выбирались растения разных биоморф в различных географических зонах.

Столь широкий спектр объектов исследования стал возможен благодаря достижениям морфологической школы И.Г. и Т.И. Серебряковых (1952, 1964, 1971), разработавших классификацию жизненных форм растений. На этой основе было предложено представление о счетных единицах и трех типах биоморф (Ценопопуляции растений ..., 1976) – моноцентрическом, неявнополицентрическом и явнополицентрическом, к которым впоследствии был добавлен ацентрический тип (Шорина, 1981; Паленова, 1993).

Таким образом, была сформулирована концепция дискретного описания онтогенеза, предложены признаки-маркеры для выделения онтогенетических состояний растений разных жизненных форм (Ценопопуляции растений ..., 1976, 1977, 1988; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Gatsuk et al., 1980; The population structure ..., 1985).

В дальнейшем Э.В. Шестакова (фото 33*), развивая концепцию дискретного описания онтогенеза, на примере тмина обыкновенного (*Carum carvi* L.) дифференцировала виргинильное состояние и выделила новое скрытогенеративное состояние (g_0) как переходное от виргинильного к молодому генеративному, в котором растения успевают лишь заложить в почках зачатки генеративных органов. Для ряда видов ей удалось установить четкие корреляции между формой или степенью расчлененности развернувшихся листьев и дифференциацией генеративных почек (Жукова, Шестакова, 1995).

Позднее Е.Л. Нухимовский (1997) выделил эмбриональный период онтогенеза, включив в него 2 этапа или подпериода: собственно эмбриональный и латентный.

В настоящее время при описании полного онтогенеза растений широко используется периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950а), дополненная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Онтогенетический атлас ..., 1997, 2000, 2002, 2004) и включающая 4 периода, 2 подпериода и 12 онтогенетических состояний.

На втором и последующих этапах развития популяционной экологии достаточно подробно были описаны онтогенезы и структура ЦП растений наиболее распространенных фитоценозов России: широколиственных лесов (Старостенкова, 1971; Смирнова, Торопова, 1974; Смирнова, Черемушкина, 1975; Торопова, 1977; Смирнова, 1987; Истомина, Богомолова, 1991; Евстигнеев и др., 1992; Восточно-европейские..., 1994), пойменных и материковых лугов (Диагнозы и ключи..., 1981, 1983а, 1983б, 1997 авторы – сотрудники кафедры ботаники и ПБЛ МПГУ: А.М. Былова, Н.М. Григорьева, В.Н. Егорова, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова, Е.И. Курченко, А.Р. Матвеев, Н.С. Сугоркина – и аспиранты: М.С. Снаговская, М.П. Бахматова, Н.П. Песковацкова и др.); степей и полупустынь (Кожевникова, Трулевич, 1971; Vorontzova, Zaugolnova, 1985; Матвеев, 2002а, 2002б, 2004), горных фитоценозов (Онипченко, 1983, 1984; Малиновский и др., 1984; Царик, Жилиев, 1989), сорных и рудеральных растений (Марков, 1980, 1992; Злобин, 1984, 1989; Лебедев, 1984), хвойных лесов (Злобин, 1961; Рысин, Рысина, 1976, 1990; Антонова, 1976; Полянская, 2001) (фото 11).

Этот огромный материал требовал более детальных классификаций. Поэтому Л.А. Жуковой (1967), А.А. Урановым и О.В. Смирновой (1969) была разработана классификация нормальных популяций, среди которых по абсолютному максимуму участия g_1 , g_2 , g_3 или ss групп выделены молодые, зрелые, стареющие и старые, рассматриваемые как этапы развития сукцессивных ЦП. Классификация инвазионных и регрессивных популяций была предложена Л.Л. Рысиным и Т.Н. Казанцевой (1975) и в коллективной монографии сотрудников кафедры и ПБЛ МГПИ им. В.И.Ленина «Ценопопуляции растений...» (1976), подготовленной под руководством А.А. Уранова. Л.Б. Заугольной (1976) была сформулирована концепция базового спектра как модального спектра дефинитивных популяций изучаемого вида в пределах ареала.

Несомненно, фундаментальным обобщением второго этапа развития популяционно-онтогенетического направления явилась статья А.А. Уранова, предложившего рассматривать «повторяющийся из поколения в поколение онтогенез как элемент правильного волнового процесса, связанного с переносом энергии» (Уранов, 1975), в которой периодизация онтогенеза или «шкала возрастных состояний» рассматривается как «особая форма учета онтогенетического времени», и тогда 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» (Уранов, 1975) (фото 6). К великому сожалению, эта итоговая статья А.А. Уранова вышла уже после его смерти (14.10.1974 г.). Теперь «урановцам» предстояло без своего научного руководителя отстаивать позиции популяционно-онтогенетического направления на XII Международном ботаническом конгрессе. На нем с докладами выступили Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, был зачитан доклад А.А. Уранова; на одном из пленарных заседаний председателем была Т.И. Серебрякова, и ее доклад вызвал живой интерес ботаников (фото 7) (подробнее в приложении 1).

В 80-90-е годы, на третьем этапе развития популяционно-онтогенетического направления, 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 (Снаговская, 1965; Матвеев, 1975; Воронцова, Заугольнова, 1978; Чистякова, 1978; Жукова, 1979; 1986). Это явление получило название многовариантности, мультивариантности, поливариантности развития (Сабинин, 1963; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988). Основные причины, лежащие в основе огромной пластичности растительных организмов, – их модульная организация, неограниченный рост, прикрепленный образ жизни и мультипатентность меристематических клеток (Заугольнова, Жукова, Шорина, 1988). Все эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц (модулей или фитомеров), в их разнообразных сочетаниях у разных биоморф, в неодинаковой скорости их формирования и длительности жизни. Поэтому для каждого онтогенетического состояния особой любого вида может существовать в меняющихся экологических условиях широкий диапазон варьирования структурной организации, жизненности, способов размножения и сезонного и онтогенетического темпов развития.

В 80-ые годы была предложена классификация разных проявлений поливариантности онтогенеза, выделены 2 надтипа и 5 ее типов: **А – структурный** (типы поливариантности: *размерная, морфологическая, способов размножения*); **Б – динамический** (типы: *ритмологическая и по темпам индивидуального развития*) (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991).

Морфологическая поливариантность описана для большинства жизненных форм древесных и травянистых растений в различных экологических условиях (табл. 1). Наши многолетние наблюдения подтвер-

дили, что представление о постоянстве жизненной формы каждого вида растений устарело. У большинства многолетних растений многообразие путей онтогенеза часто реализуется благодаря морфологическим адаптациям, затрагивающим как вегетативную, так и генеративную сферы. Максимальная изменчивость биоморфы описана для стержнекорневых растений, у которых обнаружено 16 вариантов жизненной формы: от типичной стержнекорневой до подушковидной и «перекати-поле» (рис. 1) (Жукова и др., 2001).

Таблица 1

Поливариантность биоморф у травянистых стержнекорневых растений

Вид	Биоморфы (см. рис. 1)
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	4, 8, 9, 10
<i>Chelidonium majus</i> L.	2, 4
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	1, 2, 6, 12
<i>Medicago falcata</i> L.	4, 6, 9, 10, 12
<i>Pastinaca saliva</i> L.	1, 2, 3, 6, 10
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	4, 5, 6, 9
<i>Plantago lanceolata</i> L.	4, 7, 11, 13, 14
<i>P. major</i> L.	5, 7, 9, 10, 11
<i>Rumex acetosella</i> L.	4, 6, 10, 13, 14
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	4, 8, 10
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	4, 6, 8, 9
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	4, 6, 8, 9, 10, 13, 14
<i>Trifolium montanum</i> L.	6, 8, 9, 11
<i>T. pratense</i> L.	1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 11

Размерная поливариантность нашла свое подтверждение при изучении практически любого вида растений, и поэтому потребовалось непосредственно связать ее с жизненным состоянием особей в ЦП.

Значительно раньше началась разработка балловых шкал для определения жизненного состояния растений в фитоценозах (Уранов, 1960). В 70-80-е годы были созданы подробные методики определения жизненности особей на разных этапах онтогенеза и ЦП (Воронцова, Гатцук, Ермакова, 1987; Ермакова, 1987). Наиболее детально исследование виталитетной структуры ЦП проводил Ю.А. Злобин (1984, 1989), предложивший классификацию ЦП, разделив их на процветающие, равновесные, депрессивные в зависимости от жизненного состояния особей и их распределения по виталитетным группам.



Рис. 1. Разнообразие вариантов стержнекорневой биоморфы цветковых растений:

1 – однолетняя стержнекорневая биоморфа, сурепица обыкновенная (*Barbarea vulgaris* R.Br.); 2 – двулетняя или малолетняя стержнекорневая биоморфа, пастернак посевной (*Pastinaca sativa* L.); 3 – двулетняя стержнекорневая биоморфа с запасующим главным корнем, морковь (*Daucus carota* L.); 4 – многолетняя корневищно-стержнекорневая биоморфа с компактной зоной укороченных междоузлий, сохраняющая главный побег и главный корень до конца онтогенеза, купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* L.); 5 – «среднелистная» корневищно-стержнекорневая биоморфа, сохраняющая главный розеточный побег и формирующая генеративные побеги 2-го и более высоких порядков, клевер луговой (*Trifolium pratense* L.); 6 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с симподиальной системой замещающих побегов, сохраняющая главный корень, клевер луговой (*Trifolium pratense* L.); 7 – многолетняя корневищно-кистестержнекорневая биоморфа со смешанным типом корневой системы и сохраняющимся главным побегом, подорожник ландцетный (*Plantago lanceolata* L.); 8 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с одностебельным каудексом, жабрица порезниковая (*Seseli libanotis* (L.) Koch.); 9 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с многоглавым каудексом, василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.); 10 – многолетняя стержнекорневая биоморфа с верхнерозеточными побегами, синеголовник равнинный *Eryngium campestre* L.; 11 – многолетняя корневищно-кистестержнекорневая биоморфа с ранним отмиранием главного корня, но сохраняющая главный побег, подорожник ландцетный (*P. lanceolata* L.); 12 – полицентрическая длиннокорневищно-стержнекорневая биоморфа, люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.); 13 – многолетняя стержнекорневая биоморфа, формирующая корневые отростки на главном корне, подорожник ландцетный (*P. lanceolata* L.); 14 – многолетняя полицентрическая стержнекорневая биоморфа, формирующая корневые отростки на боковых корнях, щавелек малый (*Rumex acetosella* L.); 15 – стержнекорневая биоморфа «перекати-поле», качим метельчатый (*Gypsophila paniculata* L.); 16 – радиально-плоская подушковидная стержнекорневая биоморфа, смолевка бесстебельная (*Silena acaulis* L.).

В онтогенетических группах прегенеративного и постгенеративного периодов обычно выделяют 2-3 класса жизненности, в генеративном – от 3 до 8 (Уранов, 1960; Ермакова, 1987). Размерная поливариантность в пределах каждой онтогенетической группы позволяет выявить различные пути онтогенеза при разных уровнях жизненности. Это было предложено впервые Л.Г. Гацук и Л.И. Воронцовой (1976) для анабазиса безлистного (*Anabasis aphylla* L.), овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.), хохлатки полой (*Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) (Ценопопуляции растений, 1976). К.А. Малиновский (фото 9), его ученики и коллеги (1984), проводившие биоценологические исследования в экосистемах Украинских Карпат в ценопопуляциях белоуса торчащего (*Nardus stricta* L.), ожики лесной (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin), подбельника альпийского (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), сольданеллы венгерской (*Soldanella hungarica* Simonk.), установили четкие корреляции между уровнем жизненного состояния особей этих видов и длительностью полного онтогенеза или отдельных его этапов, жизненностью ЦП и ее продуктивностью.

В 2005 г. один из представителей Львовской популяционной школы, д-р биол. наук Г.Г. Жилиев (фото 16) выпустил прекрасную монографию «Жизнеспособность популяций растений». В ней сформулирован новый аспект популяционного анализа, базирующегося на авторском представлении оценки структуры, фактического состояния, самоподдержания и расселения популяций, их трансформации под воздействием антропогенных факторов. Автором обоснованы критерии дифференциации особей по уровням жизненности в популяциях разных видов, предложены меры для восстановления жизнеспособности популяций. Как писал К.А. Малиновский, «...эта монография – введение в виталитетную экологию, ... необходимую для сохранения жизнеспособности и адекватной диагностики состояния природных популяций, ... для обоснования стратегии взаимодействия человека с природой» (Жизнеспособность популяций растений, 2005).

На четвертом этапе популяционно-онтогенетического направления, в 90-х годах и в начале XXI века, в Марийском госуниверситете и в институте биологии Коми научного центра УрО РАН развертываются эколого-физиологические исследования в области изучения онтогенеза растений (Жукова и др., 1996; Грошева, Воскресенская, 1998; Пигулевская и др., 1998; Головки, 1999; Тетерюк, 2001; Скочилова и др., 2000; Воскресенская и др., 2005; Воскресенская, Сарбаева, 2006, (фото 31*, 33*)). На разных этапах онтогенеза у ряда однолетних и многолетних растений изучалась интенсивность фотосинтеза, содержание пигментов,

специфика водного режима, динамика окислительно-восстановительных ферментов, изменение химического состава, содержание элементов минерального питания, белков, витаминов, флавоноидов и биологическая продуктивность. С помощью методов быстрой и замедленной флуоресценции установлено, что каждое онтогенетическое состояние характеризуется определенным уровнем активности фотосинтетического аппарата (ФСА), достоверно различающимся в популяциях с разной напряженностью внутривидовых взаимодействий, экологического и антропогенного стресса.

Изучение водного обмена показало, что содержание разных фракций воды у трав: стержнекорневого однолетника – календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) – и длиннокорневищного поликарпика – тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium* L.) – в онтогенезе изменялось по одновершинной кривой, что говорит об интенсивно протекающих процессах водного обмена в середине онтогенеза. Увеличение содержания флавоноидов у растений генеративного периода по сравнению с прегенеративным может служить косвенным подтверждением активной роли этих соединений в метаболизме исследуемых видов растений. При загрязнении атмосферы у особей туи западной при разном уровне жизненности меняется соотношение пероксидазы и каталазы, общей и связанной воды. Вероятно, одним из механизмов адаптации растений к меняющейся напряженности экологических факторов и внутривидовых взаимоотношений является изменение роли ряда ферментативных систем и веществ вторичного обмена на разных этапах онтогенеза (Жукова и др., 1996).

Рассматривая онтогенетические состояния как узловые моменты развития, отличающиеся особенностями морфогенеза, определенными соотношениями новообразования и отмирания, в настоящее время выявляется также специфика физиолого-биохимических процессов у особей разной жизненности. Таким образом, предложенная ранее классификация поливариантности развития организмов должна быть дополнена 3-им надтипом – **функциональным**, включающим физиологический и биохимический типы поливариантности.

Исследованию *динамической поливариантности* онтогенеза способствовал длительный мониторинг на постоянных площадках в природных популяциях и посадках. Ритмологическая поливариантность проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей одной ценопопуляции или в разных локальных популяциях. В работах Н.В.Турмухаметовой (2005, 2006) было показано, что сезонное развитие на урботерритории деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) раз-

ных онтогенетических групп генеративного периода протекает более асинхронно, чем в относительно чистых условиях среды. Четко выделяются 2 феноритмогруппы: g_2 – особи с ускоренным развитием и g_1 , g_3 – с замедленным. Фрагменты локальной городской популяции *B. pendula* отличаются по феноритмике. По сравнению с относительно чистыми условиями лесопарка у *B. pendula* в урбанизированной среде устанавливаются более ранние сроки начала фенофаз, сокращается длительность общей вегетации. Следовательно, ритмологическая поливариантность онтогенеза проявляется как у отдельных особей *B. pendula*, у разных онтогенетических групп в пределах фрагмента популяции и в разных ЦП, что в целом определяет адаптационные возможности вида и многообразие путей развития этих популяций.

Наблюдения за маркированными растениями в искусственных и природных популяциях позволили выявить высокую вариабельность скорости индивидуального развития особей семенного и вегетативного происхождения. Наиболее длительный мониторинг на постоянных площадках – 30–45 лет наблюдений – проводится И.М. Ермаковой (фото 22) в пойме р. Угры (Ермакова и др., 2001), В.Г. Онопченко (фото 17) – 20 лет наблюдений – на альпийских лугах Кавказа (Онопченко, Комаров, 1997), Е.В. Акшенцевым (2006) – в субальпийском поясе Южного Урала (11 лет наблюдений). Это пятый, наименее изученный тип временной поливариантности, или поливариантности по темпам индивидуального развития в онтогенезе, представленный в каждый конкретный момент следующими классами: 1) нормально развивающиеся растения; 2) ускоренно развивающиеся растения; 3) растения с замедленным развитием; 4) растения в состоянии вторичного покоя; 5) растения с реверсией развития (омоложение); 6) растения, в онтогенезе которых пропущены один или несколько этапов. Одним из проявлений этого класса поливариантности можно считать квазисенильность (Работнов, 1974; Смирнова и др., 1984).

Чрезвычайно интересно, что явление поливариантности стали описывать и зоологи. Так, в работах Г.В. Оленева (2002) прослежены альтернативные пути индивидуального развития у грызунов и их роль в популяционной динамике изучаемых видов. Автором рассмотрен механизм формирования типов онтогенеза, роль факторов внешней среды и генотипа как основы поливариантности.

Сочетания *разных темпов развития* на протяжении онтогенеза одной особи также обеспечивают существование разных путей онтогенеза, расширяют адаптационные возможности популяции, определяют ее устойчивость (Жукова, Комаров, 1990, 1991; Жукова, 1995; 2001а).



Фото 1. А.А. Уранов на заре раздумий о популяционной жизни растений (1936 г.).



Фото 2. Докт. биол. наук, профессор МГУ Т.А. Работнов – автор переклассификационной монографии о структуре популяций растений субальпийских лугов Кавказа.



Фото 3. А.П. Пошкурлат.



Фото 4. Профессор А.А. Уранов с аспирантками М.П. Соловьевой и А.М. Быловой (1950-е гг.).



Фото 5. «Боевое крещение» ботанического отдела ПБЛ МГПИ на Всесоюзной конференции в Пермском госуниверситете (1967 г.).



Фото 6. Профессор А.А. Уранов (1970-е гг.)

«Мир — безбрежный океан, Спешащим друг за другом,
Время — неухающий ветер, И на их смене держится
Поколения — подобны волнам, Вечная жизнь» /Абай/.



Фото 7. Докт. биол. наук, зав. каф. ботаники МГПИ, профессор Т.И. Серебрякова председательствует на пленарном заседании ботанического конгресса (1975 г.).



Фото 8. Ядро урановской школы на конференции, посвященной 90-летию А.А. Уранова. Докт. биол. наук, в.н.с. О.В. Смирнова, докт. биол. наук, проф. Н.И.Шорина, канд. биол. наук, доц. А.М.Былова, канд. биол. наук, с.н.с. Н.С.Сугоркина, докт. биол. наук, проф. Ю.А. Злобин, докт. биол. наук, проф. Л.А. Жукова, канд. биол. наук, доц. Н.М. Григорьева, канд. биол. наук, проф. Н.А. Торопова, докт. биол. наук, в.н.с. Л.Б. Заугольнова (г. Йошкар-Ола, 1991 г.).



Фото 9. После защиты докторской диссертации Л.А. Жуковой на ученом совете ЦСБС СО РАН. Официальные оппоненты: докт. биол. наук Н.В. Трулевич и докт. биол. наук К.А. Малиновский. Канд. биол. наук В.А. Черемушкина, докт. биол. наук О.В. Смирнова и соискатель Л.А. Жукова (1988 г.).



Фото 10. Участники I Всероссийского популяционного семинара в аудитории со стендами популяционно-онтогенетического музея. Выступает докт. биол. наук, проф. Л.А. Животовский (1997 г.).



Φοτο 11.



Φοτο 12.



Φοτο 13.



Φοτο 14.



Φοτο 15.



Φοτο 16.



Φοτο 17.



Φοτο 18.



Φοτο 19.



Φοτο 20.



Φοτο 21.



Φοτο 22.



Φοτο 23.



Φοτο 24.



Φοτο 25.



Φοτο 26.



Φοτο 27.



Φοτο 28.



Фото 29.



Фото 30.



Фото 31.



Фото 32.



Фото 33.



Фото 34.



Фото 35.



Фото 36.



Фото 37.

Подписи к фото:

- Фото 11. О.В. Смирнова - д-р биол. наук, зав. лабораторией ЦЭПЛ РАН.
Фото 12. Л.Б. Заугольнова - д-р биол. наук, гл. науч. сотрудник ЦЭПЛ РАН.
Фото 13. Н.И. Шорина - д-р биол. наук, профессор МГПУ.
Фото 14. Е.Л. Любарский - д-р биол. наук, профессор Казанского ГУ.
Фото 15. М.В. Марков - д-р биол. наук, академик РАЕН, профессор Тверского ГУ.
Фото 16. Г.Г. Жиляев - д-р биол. наук, отдел биогеоэкологии Института экологии Карпат (Украина).
Фото 17. В.Г. Онипченко - д-р биол. наук, профессор МГУ им. М.В. Ломоносова.
Фото 18. Н.М. Матвеев - д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой экологии Самарского ГУ.
Фото 19. Н.П. Савиных - д-р биол. наук, профессор Вятского ГГУ.
Фото 20. В.А. Черемушкина - д-р биол. наук, профессор, ЦСБС СО РАН.
Фото 21. Л.Н. Дорохина - канд. биол. наук, Московская гимназия № 1503.
Фото 22. И.М. Ермакова - канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник ПБЛ МПГУ.
Фото 23. Г.И. Таршис - д-р биол. наук, профессор Уральского ГПУ.
Фото 24. Л.Г. Таршис - д-р биол. наук, профессор Уральского ГПУ.
Фото 25. Н.А. Торопова - канд. биол. наук, профессор МНЭПУ.
Фото 26. Т.П. Головкин - д-р биол. наук, профессор, Институт Биологии Коми Центра УО РАН.
Фото 27. Р.А. Мастинская - канд. биол. наук, ЦСБС СО РАН.
Фото 28. А.С. Комаров - д-р биол. наук, профессор, зав. лабораторией моделирования экосистем ИФХиБПП РАН.
Фото 29. М.М. Паленова - канд. биол. наук, зав. сектором «Биоразнообразие» ВНИИЛиМЛХ.
Фото 30. Л.Г. Ханина - канд. биол. наук, зав. лабораторией ИМПБ РАН.
Фото 31. Е.В. Зубкова - науч. сотрудник лаборатории моделирования экосистем ИФХиБПП РАН.
Фото 32. О.И. Евстигнеев - канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник заповедника «Брянский лес».
Фото 33. А.И. Широков - канд. биол. наук, доцент Нижегородского ГУ.
Фото 34. М.В. Бобровский - канд. биол. наук, доцент Пушинского ГУ.
Фото 35. В.Н. Коротков - канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник ВНИИЛиМЛХ.
Фото 36. Т.М. Быченко - канд. биол. наук, доцент Иркутского ГПУ.
Фото 37. И.Г. Криницин - канд. биол. наук, директор филиала Костромского ГУ

Таким образом, каждая онтогенетическая группа гетерогенна и может включать разнообразные подгруппы: виталитетные, биоморфологические, ритмологические, по темпам развития, способам размножения, реге – у растений – по половым признакам. Однако многочисленные исследования онтогенеза более чем у 500 видов семенных растений позволяют утверждать, что в большинстве случаев существует более распространенный, модальный путь онтогенеза и многочисленные дополнительные пути, обусловленные, главным образом, динамической,

структурной или функциональной поливариантностью развития элементов ЦП.

Однако до сих пор концепция поливариантности развития затрагивала только организменный уровень и распространилась на элементы популяций – особи семенного и вегетативного происхождения. В то же время, рассматривая ЦП любого вида в целом, можно продемонстрировать на многих примерах различную степень их гетерогенности в структурном, динамическом и функциональном аспектах. Если обследовать 2 ЦП сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в сосновом бору и на болоте, то они будут резко отличаться размерами деревьев, их жизненным состоянием, продуктивностью, темпами индивидуального развития и т.д. Следовательно, будут неодинаковыми и временные интервалы отдельных этапов развития самих ЦП. Болотные ЦП сосны обыкновенной длительное время будут находиться в инвазионном состоянии при низком уровне жизнестойкости отдельных деревьев. В то же время боровая ЦП *P. sylvestris* достаточно быстро перейдет в зрелое нормальное состояние и будет обладать высокой жизнестойкостью и продуктивностью. Перед нами два полярных примера развития больших волн возобновления в разных популяционных потоках. Это подтверждается генетическими исследованиями А.И. Видякина (2001), выявившего для болотной и суходольной популяций *P. sylvestris* разную специфику встречаемости фенотипов, окраски семян и шишек и строения семенной чешуи. Аналогичную картину обнаружили многочисленные сравнения темпов развития ЦП в природных сообществах и посадках у *Plantago major* (Жукова, 1985; Жукова, Шейпак, 1985; Жукова и др., 1995; Ившин, 1999), для *P. lanceolata* (Османова, 2000), земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) (Шивцова, 2005).

Современная фитоценология накопила огромный фактический материал по сукцессионным рядам зарастания вырубков, выгоревших лесов, заболачивающихся лесов и водоемов, рядов пастбищной дигрессии и другие примеры, подтверждающие свойства эквифинальности различных биоценозов при разных начальных и промежуточных этапах развития. Эти явления также укладываются в общий закон поливариантности развития биосистем как организменного, так и надорганизменного уровня.

Дальнейшее развитие популяционно-онтогенетического направления привело к проникновению популяционных концепций в фитоценологию и биоценологию, к смене ряда парадигм и более крупным обобщениям, рассматривающим биоценологический покров как комплекс взаимодействующих популяций организмов разных трофических уровней, как «хорологический и хронологический континуум популяцион-

ных мозаик, объединенных популяционными потоками ведущих (ключевых) видов» (Оценка и сохранение биоразнообразия ..., 2000; Восточноевропейские леса ..., 2004 Т.1, Т.2). Специфические характеристики элементарных популяционных (демографических) единиц и их сочетаний позволяют реконструировать потенциальную структуру биоценологического покрова модельных ландшафтов, оценить степень их нарушенности и предложить способы восстановления. Однако изучение явлений поливариантности на ценологическом уровне – дело будущего. Эти проблемы решаются в ЦЭПЛе РАН д-рами биол. наук О.В. Смирновой, Л.Б. Заугольной (фото 12), которые объединяют ученых разных научных центров. Благодаря усилиям 52 авторов из 21 научной организации в 2004 г. выпущено двухтомное издание «Восточноевропейские леса». В нем даны современные представления о популяционной организации биоценологического покрова лесных территорий, прослежена история формирования лесного пояса Западной Европы; даны геоботанический и демографический анализ современного состояния этих территорий; представлены основные варианты сукцессионных систем бореальных, неморально-бореальных и неморальных лесов, предложена концепция сохранения и восстановления природного биоразнообразия. Публикация этого научного издания, несомненно, является событием в фитоценологии и биоценологии не только для российских ученых.

В настоящее время популяционно-онтогенетическое направление, насчитывающее сотни последователей Т.А. Работнова и А.А. Уранова, продолжает интенсивно развиваться. По инициативе Н.В. Глотова, Л.А. Животовского и Л.А. Жуковой были организованы Всероссийские популяционные семинары. I (фото 10), II и III прошли в Йошкар-Оле на базе кафедры ботаники, экологии и физиологии растений; VI – в Москве в институте морфологии и экологии животных РАН, V – в Казанском госуниверситете; VI – в Нижнем Тагиле на базе госпединститута; VII – в институте биологии Коми центра Уральского отделения РАН; VIII – в Нижегородском госуниверситете. Изданы материалы всех семинаров; статьи основных докладов III семинара помещены в журнале «Экология», IV – в журнале «Онтогенез». В более чем 67 городах России, Белоруссии, Азербайджана, Казахстана, Китае (рис. 2) проводятся исследования онтогенеза, его поливариантности, структуры популяций семенных и высших споровых растений.

Особенно интенсивно изучают:

1) *древесные растения*, прежде всего, деревья и кустарники под руководством О.В. Смирновой (фото 11) и ее ученики: А.А. Чистякова, И.И. Истомина, О.И. Евстегнеев (фото 32), О.И. Недосека и др.;

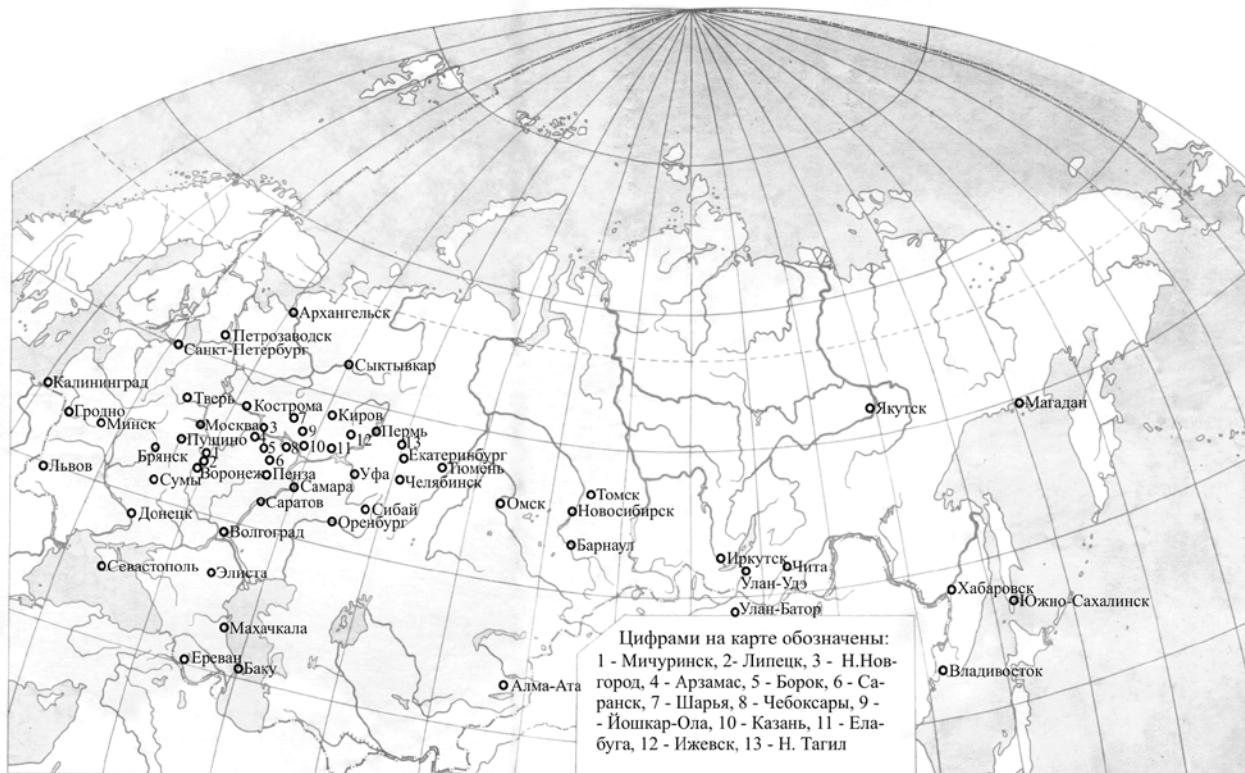


Рис. 2. Карта

2) *кустарнички, полукустарнички, травянистые многолетние и однолетние растения, в том числе лекарственные и возделываемые* – коллектив кафедры экологии МарГУ, научный руководитель Л.А. Жукова (фото 31);

3) *древесные и травянистые растения Сибири* – лаборатория В.А. Черемушкиной (ЦБС РАН) (фото 20);

4) *спорофиты и гаметофиты папоротников* – кафедра ботаники МПГУ; Н.И. Шорина (фото 13) и ее ученики; директор филиала И.Г. Криницын (КГУ) (фото 37);

5) *гигрофиты и гидрофиты* – группа Н.П. Савиных (Вятский госуниверситет) (фото 19);

6) *орхидные* – М.Г. Вахромеева (МГУ), И.В. Татаренко (1996), Т.М. Быченко (Иркутский госпедуниверситет) (фото36), А.Р. Ишбирдин, М.М. Ишмуратова (Башкирский госуниверситет; 2003), М.Б. Фардеева (КГУ);

7) *лишайники* – сотрудники института экологии растений и животных УрО РАН И.Н. Михайлова, Е.Л. Воробейчик (Екатеринбург); Ю.Г. Суетина (МарГУ);

8) *красные водоросли* – И.К. Евстигнеева (Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины, Севастополь).

Особенно радует, что в самых отдаленных районах России: в Якутске (В.В. Семенова – Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН), в Улан-Уде (Д.В. Санданов – Институт общей экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН), во Владивостоке (Т.А. Безделева), в Красноярске (А.Б. Безделев) – работают ботаники-экологи, изучающие онтогенез, прежде всего, эндемичных, редких и массовых видов растений, произрастающих на этих территориях.

Для популяционной морфологии растений существенным событием явилась публикация Е.Л. Нухимовским двухтомного издания «Основы биоморфологии семенных растений», включающая 656 великолепных рисунков, а также «биографические» портреты более 600 видов растений, для большинства из которых описаний онтогенеза до сих пор не существовало. Этот огромный фактический материал бесценен, т.к. может быть использован многими поколениями ученых и преподавателей в разных разделах ботаники и экологии.

Однако темпы описания онтогенеза растений не изученных до сих пор видов остаются невысокими, прежде всего, из-за сокращения числа высококвалифицированных классических морфологов. Но, несмотря на это, активно готовят свою смену Н.И. Шорина (Московский педагогический госуниверситет), Г.И. Таршис, Л.Г. Таршис (Екатеринбургский госпедуниверситет), Н.П. Савиных (Вятский госпедуниверситет),

В.А. Черемушкина (ЦБС РАН), Л.Н. Дорохина (Московская гимназия № 1503), Р.А. Мاستинская (Новосибирский государственный педуниверситет) (фото 27). Это вселяет надежду, что число изученных видов растений, у которых в ближайшее время будет изучен онтогенез, заметно возрастет.

Таким образом, последние годы концепция дискретного описания онтогенеза была использована для изучения не только онтогенеза высших растений, но и представителей подцарства эукариотических водорослей и царства грибов. Это еще раз подтверждает, что данная концепция является всеобъемлющим законом индивидуального развития, как и концепция поливариантности онтогенеза.

За последние 60 лет изучению возрастной структуры и динамики ценопопуляции (ЦП) в разных фитоценозах были посвящены многочисленные статьи, монографии, разделы учебников (Работнов, 1978, 1983; Любарский, Полуянова, 1974; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1977, 1988; Злобин, 1984, 1989; Малиновский и др., 1984; Динамика ценопопуляции, 1985; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; Марков, 1992; Восточно-европейские широколиственные леса, 1994; Популяционная экология ..., 1994; Жукова, 1995, 2001; Восточноевропейские леса ..., 2004; The population structure ..., 1985). Для описания ЦП был введен ряд новых демографических параметров: возрастность ЦП (Уранов, 1975), индексы восстановления и замещения (Жукова, 1987, 1988, 1995), стабильность баланса ЦП (Заугольнова и др., 1988), скорость и специфическая скорость развития ЦП (Жукова, 1988, 1995), индекс старения (Глотов, 1998); напряженность фитогенного поля ЦП (Акшенцев, 2006). Развивая идеи А.А. Уранова о полночленных и неполночленных ценопопуляциях, О.В. Смирнова и др. (2000) предложили новую классификацию нормальных популяций: а) полночленный спектр, б) вегетативно полночленный спектр, в) прерывистый спектр, г) фрагментарный спектр.

Новым шагом в развитии представлений А.А. Уранова является построение шкалы эффективности онтогенетических состояний, расчет эффективной плотности ЦП и новая классификация ЦП Л.А. Животовского (2001), в которой используются 2 показателя: возрастность и средняя эффективность ЦП, их определенные сочетания позволяют выделить следующие типы нормальных ЦП: молодую, зреющую, зрелую, переходную, стареющую, старую.

В последние годы особое внимание уделяется таким проблемам, как – *жизнеспособность популяций*, подробно исследуемая сотрудниками отдела биогеоценологии до недавнего времени возглавляемого К.А. Малиновским, Г.Г. Жиляевым, И.В. Царик, А.С. Климишиным и др. (Институт экологии Карпат, Украина);

– *пространственная структура ценопопуляций*, анализируемая в разных популяционных центрах России;

– *влияние антропогенных факторов на структуру популяций* – этому направлению посвящен огромный поток исследований в разных центрах России: В.С. Безель, Т.В. Жуйкова – Институт экологии растений и животных УРО РАН (Екатеринбург); В.А. Мартыненко, О.В. Дымова, Л.В. Тетерюк – Институт биологии Коми Центра УРО РАН (Сыктывкар); Н.М. Матвеев – Самарский государственный университет; О.Л. Воскресенская, Е.В. Сарбаева, Н.В. Турмухаметова – кафедра экологии МарГУ (Йошкар-Ола); М.М. Ишмуратова, А.Р. Ишбирдин – Сибайский институт Башкирского госуниверситета и др.;

– *изучение организации популяций растений на границе ареала* – В.А. Мартыненко, И.И. Полетаева, Б.Ю. Тетерюк, Л.В. Тетерюк, Т.К. Головкин – Институт биологии Коми Центра УРО РАН (Сыктывкар);

– *популяционный подход к изучению экосистем* – О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова (ЦЭПЛ РАН); О.И. Евстигнеев (Заповедник «Брянский лес»); А.И. Широков (Нижегородский госуниверситет); М.В. Бобровский (Пушчинский госуниверситет); В. Коротков (ВНИИЭЛ);

– *моделирование динамики биосистем организменного, популяционного и экосистемного уровней* – А.С. Комаров, А.В. Михайлов, Е.В. Зубкова, Н.В. Михайлова (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН); М.М. Паленова (ВНИИЭЛ); С.И. Чумаченко («Московский госуниверситет леса»);

– *биоиндикация; использование экологических шкал для характеристики местообитаний популяций и сообществ*; более широкое применение совместных разработок компьютерного комплекса Ecoscale, осуществленного Л.Б. Заугольновой (ЦЭПЛ РАН), Л.Г. Ханиной и Т.И. Грохлиной (Институт математических проблем биологии);

– *разработка методов определения экологической валентности и толерантности видов растений* – Л.А. Жукова (кафедра экологии (МарГУ)). В результате было предложено разделение понятий экологической валентности (отношения к одному экологическому фактору) и экологической толерантности (отношение к нескольким или многим факторам); разработаны методики расчета потенциальной и реализованной экологической валентности с использованием диапазонных экологических шкал Д.Н. Цыганова (1986), индекса толерантности и экологической эффективности; обоснованы принципы выделения фракций стено-геми-мезо-гемиэври- и эвривалентных видов по каждому экологическому фактору и 5 групп стено-эврибионтных видов по совокупному воздействию нескольких факторов.

В ближайшие годы на первый план выдвигаются следующие задачи: описание онтогенеза не изученных до сих пор видов древесных и травя-

нистых растений, прежде всего редких и исчезающих, поливариантности их развития; изучение пространственной структуры популяций с использованием концепции фитогенного поля; выявление алгоритмов популяционных узоров в пределах ареалов конкретных видов; исследование фитогенных полей популяций и ценозов, а также взаимодействия ЦП разных видов растений с применением концепции сопряженности; изучение флоры конкретных регионов как системы популяций растений; составление экологических оценок местообитаний экосистем; осуществление совместных эколого-генетических подходов к изучению структуры популяций растений; построение имитационных эколого-популяционных моделей; осуществление длительного мониторинга за популяциями растений на особо охраняемых и антропогенно-нарушенных территориях, например, на залежах; использование достижений популяционной экологии для сохранения и восстановления биоразнообразия растений.

Вероятно, следует уверить читателей, что эта статья – одна из первых попыток собрать воедино разрозненную информацию об истории популяционно-онтогенетического направления в Москве и в других научных центрах России. К сожалению, в настоящее время получить исчерпывающие материалы нам не удалось, как и фотографии всех ведущих популяционных экологов. Надеюсь, что в недалеком будущем представится возможность более полно изложить историю демографии, включая и зарубежные школы.

1.2. СОБСТВЕННОЕ ВРЕМЯ И ПРОСТРАНСТВО БИОСИСТЕМ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ

Представления о собственном времени развития биосистем и размерах пространства, в котором система способна устойчиво существовать, неоднократно возникали в разных областях биологии (Реймерс, 1991). Эти свойства – время развития системы и необходимый для устойчивого существования размер пространства – мы рассматриваем как наиболее общие свойства биосистем разных рангов и разных таксонов. Понимание этих свойств – одна из необходимых составляющих познания механизмов существования и развития биосистем и взаимодействия элементов в биосистемах.

В популяционной биологии растений представление о поливариантности развития растений было сформулировано при исследовании конкретных видов (Воронцова, Заугольнова, 1978), а затем развито в виде концепции поливариантности онтогенеза Л.А. Жуковой (1995). В этой концепции представление о временной поливариантности отражает одно из названных ранее общих свойств биосистем – собственный мас-

штаб времени существования и развития. Другое общее свойство – размер пространства устойчивого существования биосистемы требует уточнения и развития.

В нашей статье мы рассматриваем эти свойства биосистем в следующем иерархическом ряду *особь – популяция – сообщество* на примерах, полученных при изучении восточноевропейских лесов. Сообщество в данном случае включает популяции видов разных трофических групп, совместно обитающих на конкретной территории.

ОСОБЬ

Для иллюстрации рассматриваемых свойств проведено обобщение представлений об особенностях онтогенеза и разнообразии жизненных форм у некоторых видов лиственных и хвойных деревьев (Восточноевропейские широколиственные леса, 1994; Smirnova et al., 1999).

Предшествующие исследования показали, что особи каждого из изученных видов обладают специфическими временными параметрами прохождения онтогенеза в целом и отдельных его периодов, при этом существенно различается длительность онтогенеза у особей с нормальной, с одной стороны, и с пониженной и низкой жизненностью (табл. 2). При более детальных исследованиях это свойство выявляется и у особей разных онтогенетических состояний (Диагнозы и ключи ..., 1989). Разнообразие длительности онтогенеза и темпов развития особей определяет и различные потребности видов разных онтогенетических состояний в пространстве, поскольку положение растения в пространстве представляет собой косвенную характеристику получаемого ресурса.

Таблица 2

Длительность отдельных периодов и онтогенеза в целом у разных видов деревьев

№	Виды	Длительность, годы					
		Периоды				Онтогенез в целом	
		пререпродуктивный		репродуктивный			
Жизненность	1*	2	1	2	1	2	
1	<i>Alnus incana</i>	10	15	50	30	65	50
	<i>Padus avium</i>	10	20	60	40	80	65
2	<i>Betula pendula</i>	20	40	90	50	120	85
	<i>Abies sibirica</i>	30	60	90	40	130	90
3	<i>Acer platanoides</i>	30	40	170	90	220	170
	<i>Picea obovata</i>	40	60	200	90	240	150
	<i>Pinus sylvestris</i>	20	40	200	60	240	110
4	<i>Tilia cordata</i>	35	75	245	90	300	180
	<i>Fagus sylvatica</i>	50	80	250	170	350	260
	<i>Quercus robur</i>	60	100	390	270	500	390

* Примечание: 1 – нормальная; 2 – пониженная и низкая.

Существенные различия в масштабах собственных времен, необходимых для прохождения онтогенеза и его отдельных состояний и периодов, определяет возможность совместного существования многих (нескольких) видов деревьев в пределах одного лесного сообщества и создания многоярусной структуры на основе принципа комплементарности – пространственно-временного разделения ресурсов.

Подробное исследование жизненных форм разных видов лиственных и хвойных деревьев показало, что одноствольная жизненная форма (Серебряков, 1962) – широко распространенная, но не единственная форма роста рассматриваемых видов даже в оптимальных условиях существования (Чистякова, 1986, 1988; Диагнозы и ключи ..., 1989; Евстигнеев и др., 1999; Романовский, 2001). Одноствольная жизненная форма в оптимальных условиях (вне природного или антропогенного стресса) характерна для изученных хвойных видов, для берез, для бука лесного и дуба черешчатого (табл. 3). Для остальных исследованных видов, помимо одноствольной, характерна и многоствольная форма: компактная или диффузная, аэроксильная или геоксильная, корневищная или корнеотпрысковая, а также форма стланика (Smirnova et al., 1999).

Таблица 3

Жизненные формы и способы вегетативного разрастания разных видов деревьев в оптимальных условиях существования

№ группы	Виды деревьев	Одноствольные	Многоствольные				Стланики
			компактные		диффузные		диффузные
			аэроксильные	геоксильные	геоксильные		геоксильные
			корневищные без придаточных корней	корневищные с придаточными корнями	корневищные с придаточными корнями	корнеотпрысковые	корневищные с придаточными корнями
1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	+					
	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	+					
	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	+					
	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+					
	<i>Betula pendula</i> Roth	+					

№ группы	Виды деревьев	Одноствольные	Многоствольные				Стланики
			компактные		диффузные		диффузные
			аэроксил- ные	геоксил- ные	геоксилные		геоксил- ные
			корневищ- ные без при- даточных корней	корневищ- ные с при- даточными корнями	корневищ- ные с при- даточными корнями	корне- отпрыс- ковые	корневищ- ные с при- даточными корнями
1	<i>Fagus sylvatica</i> L.	+					
	<i>Quercus robur</i> L.	+					
2	<i>Populus tremula</i> L.	+				+	
	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	+					+
	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	+	+	+			
	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	+			
	<i>Salix caprea</i> L.	+	+	+			
3	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+		
	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+	+		
	<i>Carpinus betulus</i> L.	+	+	+	+		
	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	+	+	+	+		
	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+	
4	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	+	+	+	+	+	
	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	+	+	
5	<i>Acer campestre</i> L.	+	+	+	+		+
	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+	+	+		+
	<i>Padus avium</i> Mill.	+	+	+	+		+

Сфера воздействия на других членов сообщества и на среду обитания у одноствольных видов проявляется в пределах минимального фитогенного поля (Уранов, 1965), у многоствольных и стланиковых форм – в пределах суммарного фитогенного поля совокупности рамет – структурных элементов физически единой системы субпопуляционного уровня (аналог полицентрической особи), получивший название клональная колония (Muller, 1951, цит. по: Грант, 1964).

Пространство, занимаемое клональной колонией деревьев, в несколько раз больше, чем пространство, занимаемое одноствольным деревом, что представляется весьма существенным в конкурентных отношениях за ресурс. Кроме того, формирование в ходе онтогенеза из одного семени совокупности рамет (клональной колонии), где стареющие и отмирающие раметы заменяются вновь сформировавшимися из спящих или придаточных почек, на порядок или более увеличивают время, в течение которого вегетативное потомство особи рассматриваемого вида удерживает занятое пространство.

Таким образом, рассмотренные проявления поливариантности онтогенеза разных видов деревьев (собственный масштаб времени и размер собственного пространства для устойчивого развития) позволяют понять некоторые механизмы устойчивого совместно существования популяций разных видов в конкретном сообществе.

ПОПУЛЯЦИЯ

Обсуждаемые в статье свойства в настоящее время изучены у *элементарных популяций* некоторых видов растений, в том числе широколиственных видов деревьев. Элементарная популяция представляет собой множество особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории. Ранее, желая подчеркнуть именно демографические аспекты изучения популяций, элементарная популяция была названа элементарной демографической единицей (Смирнова и др., 1993). Близкое по содержанию понятие в зоологии – минимальная жизнеспособная популяция (Жизнеспособность популяций, 1989).

Элементарная популяция любого вида растений имеет два специфических диапазонных признака: размер занимаемого пространства и длительность оборота поколений (собственный масштаб времени). У растений разных размеров и разных жизненных форм размеры пространства, необходимого для устойчивого оборота поколений, и длительность оборота поколений отличаются на несколько порядков. Например, размер элементарных популяций у деревьев составляет 10000-1000000 м², у трав – 0,1-10 м², а продолжительность оборота поколений – 100-10000 и 1-100 лет соответственно (табл. 4).

Таблица 4

Параметры ЭДЕ некоторых растений широколиственных лесов

Жизненные формы	Вид	Длительность оборота поколений, годы	Площадь ЭП, м²
I. Травы	<i>Geranium robertianum</i>	1	1
	<i>Corydalis solida</i>	10	0,25
	<i>Lathyrus vernus</i>	20	1
II. Кустарники	<i>Corylus avellana</i>	80	$2,5 \times 10^3$
III. Деревья	<i>Carpinus betulus</i>	120	$1,2 \times 10^4$
	<i>Acer platanoides</i>	180	$1,8 \times 10^4$
	<i>Tilia cordata</i>	180	$2,7 \times 10^4$
	<i>Fraxinus excelsior</i>	250	$1,3 \times 10^5$
	<i>Quercus robur</i>	350	$4,2 \times 10^5$

К настоящему времени у растений описаны следующие типы пространственной структуры элементарных популяций: **непрерывный** – популяционные локусы из особей близких или отличающихся онтогенетических состояний находятся в непосредственной близости – и **прерывистый** – популяционные локусы из особей одного или различных онтогенетических состояний удалены друг от друга на расстояния, превышающие размер локуса (рис. 3).

Непрерывный тип подразделен на три варианта: а) *пятнистый* (мозаичный), б) *диффузный*, в) *точечный* (Смирнова и др., 1993).

Пятнистая структура формируется как мозаика популяционных локусов, сформированных особями одного или близких онтогенетических состояний (рис. 3, IA). Размеры (табл. 5) и длительность развития популяционных локусов видоспецифичны, что определяет возможность совместного существования в пределах одного сообщества элементарных популяций видов с разными временными и пространственными параметрами.

Элементарные популяции видов с таким типом пространственной структуры полночленны в онтогенетическом отношении, но особи разных онтогенетических состояний находятся в разных популяционных локусах.

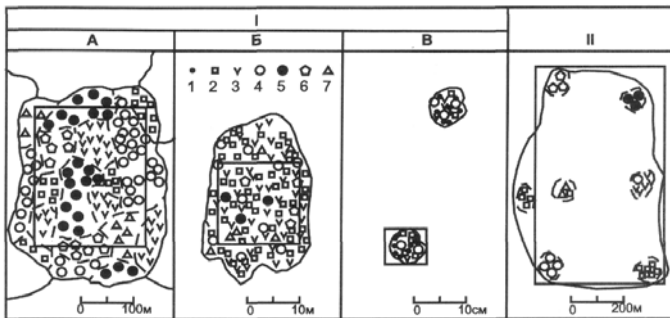


Рис. 3. Пространственная структура элементарных популяций разных типов
 Типы элементарных популяций: I – непрерывный тип; варианты: А – пятнистый (*Fraxinus excelsior*), Б – диффузный (*Corydalis marschalliana*), В – точечный (*Gagea lutea*); II – прерывистый тип (*Betula verrucosa*). Сплошной линией отмечены условные или реальные границы элементарной популяции, прерывистой – границы одновозрастных пятен, размеры прямоугольников пропорциональны размерам площадок на которых выявлена структура элементарных популяций. Онтогенетические группы особей: 1 – j, 2 – im, 3 – v, 4 – g₁, 5 – g₂, 6 – g₃, 7 – s.

Таблица 5

**Минимальные размеры элементарных популяций и популяционных
 локусов видов широколиственных деревьев лесов**

Виды	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Acer platanoides</i>	<i>Acer campestre</i>	<i>Ulmus scabra</i>	<i>Carpinus betulus</i>
Минимальная площадь, необходимая для развития популяционных локусов: деревьев, м ²								
имматурных	20-50	300-500	50-100	200	20	10	50	30
виргинильных	150-200	1000	250-300	300	70-100	20	250	100
генеративных	200-400	1500-2500	1000-1500	400-500	400-500	100-200	400-500	400-500
Минимальная площадь, необходимая для развития элементарной популяции в целом, га								
	1,0-5,4	12,8-42,5	5,0-13,3	1,1-2,7	1,1-1,8	0,4-0,1,1	1,0-1,8	0,2-1,2

Вариант пятнистой пространственной структуры элементарных популяций характерен для древесных видов-эдификаторов, и именно такая пространственная структура обуславливает формирование широко известной в литературе по лесной экологии «gap mosaics concept» – концепции мозаики окон возобновления или возрастных парцелл. Она возникла при исследовании лесов, не испытывавших воздействий, нарушающих естественную смену поколений древесных видов, т.е. развивающихся в спонтанном режиме (Watt, 1925; Ричардс, 1961; Вальтер, 1968; Aubreville, 1971; Дыренков, 1984; Турков, 1985 и др.). Такие леса многими исследователями относятся к климаксовым (девственным, не-

нарушенным). Подробный обзор «gap mosaics concept» проведен в ряде работ (Tropical Trees..., 1978; The ecology of natural disturbance ..., 1985; Коротков, 1991; Восточноевропейские ..., 1994). Ниже изложены основные положения этой концепции.

Вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные (климаксовые) леса представляют множество асинхронно развивающихся элементов мозаично-ярусной структуры. Эти элементы выделяются по скоплениям синхронно развивающихся особей (популяционным локусам) древесных видов. Популяционные локусы формируются в естественных лесах после эндогенных нарушений (естественная смерть старых деревьев, локальные повреждения древесных видов животными, грибами и др.), приводящих к образованию прорывов (gaps, «окон») в сплошном пологе леса. Ведущее значение в поддержании мозаичности естественных лесов имеет онтогенез древесных видов-эдификаторов, включающий стадии молодости, зрелости, старения и смерти. Размеры прорывов в пологе леса (gaps) определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания, а также популяционную мозаику видов подчиненных синузид автотрофов и в некоторой степени гетеротрофов.

Вариант диффузной пространственной структуры элементарных популяций характерен для видов доминантов травяного покрова, обладающих более слабым, чем деревья-эдификаторы, средообразующим эффектом и не препятствующих приживанию и нормальному развитию своего потомства в непосредственной близости от материнских особей (рис. 3, 1Б). В структуре таких элементарных популяций пространственное группирование особей сходного онтогенетического состояния выражено слабо.

Для видов с диффузной и пятнистой пространственной структурой элементарных популяций характерно примыкание популяционных локусов друг к другу, поэтому границы между элементарными популяциями одного вида условны и могут быть установлены на основе определения радиуса репродуктивной активности особей.

Вариант точечной пространственной структуры элементарных популяций описан у некоторых видов-ассектаторов в травяном покрове лесов. Элементарные популяции этих видов полночленны в онтогенетическом отношении, они имеют малые размеры, четкие внешние границы; отдельные элементарные популяции удалены друг от друга на расстояние, в несколько раз превышающее размеры самих элементарных популяций (рис. 3, 1В).

Для определения размера элементарной популяции видов с непрерывным типом пространственной структуры можно использовать метод увеличивающихся площадок, который позволяет определить минималь-

ную площадь, на которой полностью выявляется демографическое разнообразие, свойственное данному виду.

Прерывистый тип пока не подразделен на варианты. Он описан у древесных видов ассектаторов, приживание потомства которых возможно в прорывах полога (окнах), формирующихся в результате отмирания особей видов деревьев-эдификаторов. Именно совокупность таких дискретных локусов и образует полночленную элементарную популяцию (рис. 3, II). Рассчитать ее площадь очень сложно, поскольку она зависит от особенностей популяционной жизни эдификаторов.

Несомненно, что не только у растений, но и у представителей других царств (животных, грибов и др.) элементарные популяции с демографических позиций характеризуются теми же свойствами: собственным временем и пространством, необходимым для устойчивого развития, а также формируют видоспецифичные популяционные узоры (мозаики). Реализация этих свойств приводит к тому, что элементарные популяции образуют непрерывный во времени и пространстве биоценотический покров.

СООБЩЕСТВО (БИОЦЕНОЗЫ)

Рассмотренные свойства элементарных популяций (собственное время и пространство, необходимые для устойчивого развития), с одной стороны, определяют хорологическую и хронологическую континуальность биоценотического покрова. Из-за различий параметров этих свойств у разных видов на конкретном участке территории формируется разномасштабная мозаика фито-, зоо- и микогенного происхождения, часто определяющая саму возможность поддержания видового разнообразия и неоднородности биогенной среды. С другой стороны, эти же свойства элементарных популяций видов-эдификаторов (ключевых видов или мощных средообразователей) дают возможность разделить биоценотический покров на элементы (сообщества или биоценозы), состав, структура и развитие которых в значительной степени определяется именно популяционной жизнью эдификаторов (Смирнова, 1998).

Специфические размеры и время, необходимые для достижения динамически равновесного климатического состояния биоценозов, рассчитываются на основе определения этих же параметров у наиболее мощных эдификаторов, формирующих эти биоценозы. Размеры элементарных популяционных единиц видов-эдификаторов разных трофических групп могут отличаться на порядок (и более) величин. В связи с этим, в биогеоценотическом покрове целесообразно выделять ряды ценологических единиц, обусловленные иерархией мозаик видов-эдификаторов. Предварительные представления об основных параметрах популяционных мозаик эдификаторов разного ранга можно получить из таблицы 6.

Таблица 6

Примеры фито- и зоогенных мозаик в восточноевропейских широколиственных лесах (по литературным и собственным данным)

Варианты мозаик	Размеры мозаик	Время существования мозаик	Изменения экотопа	Диагностирующие группы растений
<i>организменный уровень</i>				
кротовины	дц кв.	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники
«лежки» кабанов	м кв.	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
элементы ВПК: бугры	м кв.	десятки – сотни лет	вынос иллювиального горизонта, улучшение аэрации и влагоемкости почв	сорные одно-малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элементы ВПК: ямы	м кв.	десятки – сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости, развитие оглеения	мезогигрофитные травы
элементы ВПК: валеж	десятки м кв.	сотни лет	появление нового хорошо гумусированного, влагоемкого субстрата	всходы деревьев и кустарников и трав рудеральной стратегии
стойла зубров	сотни м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы
«каталки» зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	семенные и вегетативные одно-малолетники
<i>популяционный уровень</i>				
окна распада древостоя	сотни – тысячи м кв.	десятки – сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стоянки стад зубров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоемкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поляны	сотни м кв.	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водоемы	тысячи-дес. тыс. м кв.	десятки – сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги листогрызущих насекомых	сотни – тысячи м кв.	десятки – сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлолюбивые нитрофильные травы

Из нее следует еще одно существенное заключение: популяционная жизнь эдификаторов разного ранга создает иерархически структурированную гетерогенную среду сообщества. Пространственная и временная гетерогенность среды сообщества определяет возможность динамически устойчивого существования на одной и той же территории множества подчиненных видов, отличающихся экологическими требованиями к среде обитания и биологическими возможностями в освоении территории. Примеры такого использования гетерогенной среды приведены в таблице 7.

Таблица 7

Приуроченность видов разных эколого-ценотических групп к основным типам микроместообитаний в сообществах бореально-неморальных лесов европейской России

Типы микроместообитаний	Группы видов	Примеры видов
1. Разлагающиеся стволы деревьев (валеж)		
а) первые стадии разложения	кустарнички, зеленые мхи,	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtilloides</i> , <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i>
б) последние стадии разложения	мелкие бореальные травы	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>
2. Бугры, сформировавшиеся в результате вывалов		
обнаженный субстрат	пионерное нитрофильное высокотравье	<i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Urtica dioica</i>
3. Западины, сформировавшиеся в результате вывалов		
а) обводненные	водно-болотные мезотрофные травы	<i>Caltha palustris</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Equisetum palustre</i>
б) оглеенные	водно-болотные лиготрофные травы	<i>Carex globularis</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Sphagnum</i> sp.
4. Ровная поверхность окон в древостое		
а) хорошо дренированные участки	мезофильное бореальное и неморальное высокотравье	<i>Diplazium sibiricum</i> , <i>Dryopteris assimilis</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Senecio nemorensis</i> , <i>Delphinium elatum</i>
б) переувлажненные участки	нитрофильное высокотравье	<i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i>
5. Ровная поверхность под пологом древостая		
а) под пологом хвойных видов деревьев	бореальное мелко-травье и папоротники	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Lerchenfeldia flexuosa</i> , <i>Melampyrum pratense</i>
б) под пологом лиственных видов деревьев	неморальное широко-травье и папоротники	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i>

Краткий обзор представлений о собственном времени и пространстве биосистем как об одном из проявлений поливариантности развития показывает, что возможности такого подхода реализованы в настоящее время в малой степени. Для очень небольшого числа видов растений и для единичных видов позвоночных животных получены представления о размерах пространства, в котором может устойчиво обитать элементарная популяция, об особенностях популяционных мозаик и о характерных временах ее устойчивого существования и развития.

В то же время мы рассматриваем эти представления как весьма существенные для познания механизмов функционирования биосистем разных иерархических уровней. Не только получение фактических данных, но и осмысление уже имеющихся сведений о структуре и функционировании таких биосистем, как популяция и сообщество, может позволить исследователям более глубоко проникнуть в природные закономерности организации и функционирования биосистем и предложить оптимальные варианты взаимодействия человека и природы.

1.3. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ КАК СЛЕДСТВИЕ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Осознание поливариантности развития и строения растений стало одной из важнейших парадигм новой научной картины мира. Последняя сменила квантовую научную картину мира в рамках так называемой неклассической науки, когда стало понятно, что все существующие законы вероятностны, что все имеет место быть. Это было обусловлено сменой формационного подхода к анализу фактов, принятого в классической науке на цивилизационный, который допускает множественность возможных направлений развития. Благодаря этому в конце XX века отчетливо проявилась тенденция отказа от жесткого рационализма, механистического объяснения социальных явлений и явлений природы (Философия ..., 1996). Так, на смену представлению о жесткой стадийности онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1976), возникает теория об их онтогенетической и морфологической поливариантности (Жукова, 1986, 1995).

В ходе изучения и обобщения данных по особенностям онтогенеза растений выделено 2 надтипа и 5 типов поливариантности развития: **А надтип** – структурная поливариантность с 3 типами: размерная, собственно морфологическая, поливариантность способов размножения и воспроизведения; **Б надтип** – динамическая поливариантность, которая включает как типы ритмологическую и собственно динамическую, или

временную, определяемую длительностью онтогенетических состояний и темпами развития (Жукова, Комаров, 1990; 1991).

Другой наиболее значительной идеей, появившейся в науке в последние десятилетия, стало осознание растения как модульного организма (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), формирующегося в результате накопления структурных элементов. Их в разное время разные авторы называли по-разному: модули (Prevost, 1967), ростовые единицы (Савиных, 1979), метамеры (Шафранова, 1980, 1981), единицы модулярного роста (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), блоки. Анализ этих понятий (Савиных, 2000) показал, что для целей морфологического анализа растений наиболее приемлемо понятие «модуль». Кроме структурных особенностей, оно в значении такт, ритм, мелодия отражает ритмологические и временные закономерности формирования модулей – их циклический морфогенез (по Н.Н. Марфенину, 1999). В соответствии с представлениями Л.Е. Гатцук (1974, 1994, 1995), Л.М. Шафрановой (1980, 1981), М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1991), Н.Н. Марфенина (1999), И.С. Антоновой и О.В. Азовой (1999), И.С. Антоновой и Н.Г. Лагуновой (1999), *модуль* определяется как однотипная структура тела растения, закономерно повторяющаяся во времени и в пространстве, возникающая в результате одного цикла формообразования. Совокупность модулей образует новое целое с появлением у последнего своих собственных свойств. Возникшая система способна в дальнейшем стать более сложной и войти в новую систему как ее составной элемент. Так реализуется у модульного организма основное свойство системы – эмерджентность.

Основой модульного роста является повторяющийся морфогенез – мультипликация. В результате возникают модули разных размеров, но все они иерархически соподчинены (Марфенин, 1999). В связи с этим модули представляют собой в определенном смысле инструмент для морфологического анализа (Эсау, 1980; Кузнецова, 1995).

Т.В. Кузнецова (1995) определила требования к выделению модулей в структуре растения: четкое вычленение в теле особи, закономерное повторение их с одной стороны, с другой – четкое представление автора о целях выделения этих единиц.

Наши исследования биоморфологии видов рода *Veronica* L. (Савиных, 2000; 2003) и дальнейшие работы (Савиных, 2002а) показали, что наиболее значимы для характеристики, сравнения и оценки эволюционных взаимоотношений биоморф, а также для мониторинга и демонстрации морфологической и размерной поливариантности (Савиных, 2004) три типа модулей: элементарный, универсальный и основной (Савиных, 1999; 2002б). Они выполняют разную роль в сложении биоморф. *Элементарный модуль* – мельчайший простейший (далее неделимый) –

метамер s. st. – элементарный метамер (терм.: Барыкина, Гуленкова, 1983) – элементарная биоморфологическая единица побега, которая закладывается в течение одного пластохрона. Совокупность элементарных модулей образует новое целое – одноосный побег. Его мы считаем *универсальным модулем*. Одноосный побег возникает также ритмично, регулярно и циклически, как и элементарный модуль, и наряду с определенным строением тоже обладает временной характеристикой. Время формирования универсального модуля определяется длительностью моноподиального нарастания одноосного побега. Универсальность этого модуля проявляется в возможности применения его для решения многих задач: характеристики особей на уровне органа, системы органов и организма в целом и на всех этапах их (побега и организма) развития. Применение универсального модуля позволяет сравнивать изменения побегов на разных этапах онтогенеза растений, описывать побеги разных биоморф, оценивать степень специализации, дифференциации, автономности побегов, сравнивать биоморфы на уровне органов, включать в сравнительно-морфологический анализ временной параметр. Новое целое, возникающее в результате мультипликации универсального модуля, основной модуль.

Основной модуль определяет основу и составляет сущность биоморф. Это элементарная биоморфологическая единица особи: пространственно-временная структура, которая формируется на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяется в строении зрелых генеративных особей. Совокупность основных модулей определяет тип биоморфы. В связи с этим многолетнее растение можно считать мультимодульным (состоящим из нескольких основных модулей). Однолетники вегетативного происхождения, однолетники – монокарпики образованы одним основным модулем. Их можно считать мономодульными, но не приближающимися к унитарным, как это склонны считать Н.Н. Марфенин (1999), а также И.С. Антонова и Н.Г. Лагунова (1999).

Основной модуль для многоствольных деревьев – крона (Антонова, Лагунова, 1999), для одноствольного дерева – ветвь от ствола (Антонова, Лагунова, 1999), для кустарников – система побега формирования (Мазуренко, Хохряков, 1976), для многих длиннокорневищных трав – парциальный куст, для стелющихся растений – система побегов 3-4-х порядков ветвления, аналог системы побега ветвления (Мазуренко, Хохряков, 1976).

Тип структуры модуля заложен генетически и именно поэтому он закономерно повторяется. Более того, генетически заложено не только строение, но и последовательность заложения модулей. Особенно это

относится к элементарному модулю: строению его боковых частей (листьев, почек и их производных), длине междоузлий. Именно поэтому на определенном этапе развития побега формируется определенный тип элементарного модуля, а в строении побега в фазе цветения и плодоношения четко выделяются структурно-функциональные зоны: нижняя торможения, возобновления, средняя торможения, обогащения, верхняя торможения и главное соцветие (Troll, 1964; Мусина, 1976; Борисова, Попова, 1990) у монокарпических побегов и вегетативная, вегетативно-генеративная с несколькими флоральными зонами в виде интеркалярных соцветий и зона вторичного вегетативного нарастания (Савиных, 1979) для олиго- и поликарпических побегов. От этого зависит также и то, что побеги всех трав сезонного климата формируются всего по 4 модулям побегообразования, описанным Т.И. Серебряковой (1977).

Универсальный модуль у трав в результате дифференциации его частей достаточно автономен: при укоренении побега в год его развития он практически не зависит от более старой части особи. Именно поэтому число модулей в составе особи у растений, как и у некоторых беспозвоночных животных с модульной организацией (Марфенин, 1999), регламентируется не генетически, а условиями биотопа. В определенных условиях формируется столько модулей, сколько возможно в этих условиях быть. В результате основной модуль может меняться, а вслед за ним – и биоморфа. Так, у корневищно-кустовых растений в зрелом генеративном возрастном состоянии не формируются парциальные кусты, а лишь отдельные монокарпические побеги, и растение становится просто длиннокорневищным с гипогеемным корневищем в виде симподия-монохазия. Побеги в составе особи могут не цвести все или некоторые из них. То же можно наблюдать и при старении растения.

С помощью этих трех типов модулей: элементарного, универсального и основного – можно объяснить все выделенные типы поливариантности. Продемонстрирую это на примере видов *Veronica L. (Scrophulariaceae)*.

Виды этого рода характеризуются, как и многие цветковые растения, внутривидовым разнообразием особей. *Размерная поливариантность* как разная жизненность особей одного возрастного состояния в пределах одной ценопопуляции более всего свойственна однолетникам-монокарпикам. Независимо от положения побегов в пространстве и длине междоузлий жизненность растений обусловлена интенсивностью и типом их ветвления. По этому признаку выделяются особи: а) сильно разветвленные – до 2-3-го порядка с терминальным соцветием брактеезная открытая кисть; б) слабо ветвящиеся: с базитонным, а также – и акротонным ложнодихотомическим ветвлением, главным образом

в соцветии и в результате этого акросимподиальным нарастанием всей побеговой системы; в) одноосные с терминальным соцветием. Очевидно, что растения первой группы образованы системой из двух универсальных модулей – вегетативно-генеративных побегов. Из пазушных почек всех метамеров главного побега, за исключением метамеров главного соцветия (терм.: Troll, 1964), часто и из почек семядолей, формируются боковые побеги: в основании – паракладии (терм.: Troll, 1964) и пазушные соцветия на верхушке. Также ветвятся и побеги второго порядка. В результате формируется сложная система побегов, а всю надземную часть растения можно оценить как объединенное соцветие – синфлоресценцию в смысле W. Troll (1964). По своему строению она идентична типичным соцветиям многолетних акроботрических вероник с терминальными соцветиями, а все растение-монокарпик и есть такое соцветие многолетников.

У растений второй группы универсальные модули второго и тем более третьего порядка не образуются, а боковые побеги повторяют строение главного – паракладии (в основании растения); боковые побеги на самой верхушке не имеют вегетативного участка, они – парциальные соцветия: простые брактеозные кисти. Часто бывает так, что апикальная меристема прекращает свою деятельность, нарастание побега становится акросимподиальным за счет образования пазушных парциальных соцветий из почек самых молодых меристем. У растений этой группы меняется строение элементарных модулей главного побега в онтогенезе и побега, и растения. Пазушные почки в основании его – вегетативные, выше расположенные – репродуктивные: зачатки парциальных соцветий или цветков.

И наконец, у самых просто организованных растений не формируются элементарные модули с паракладиями и пазушными соцветиями, а лишь с цветками в пазухах прицветников. Более того, у отдельных особей сокращается длительность развития универсального модуля, элементарные модули главного соцветия не формируются. Не только сокращается время развития универсального модуля, но и нарушается ритмичность и закономерная последовательность элементарных модулей.

Собственно морфологическая поливариантность проявляется на уровне разных структур. От деятельности апикальных меристем зависит строение верхушек побегов. Нарастание побегов вероник индетерминировано. Монокарпические анизотропные побеги многолетних плевроботрических видов обычно заканчиваются фрондозными интеркалярными двойными кистями, ежегодно отмирают с дистального конца. Системы побегов нарастают в этом случае мезо- и базисимподиально. Недоразви-

тие или отмирание верхнего вегетативного участка или его части приводит к образованию ложнотерминальных соцветий и акросимподиальному нарастанию. Однако нарастание системы побегов в целом остается базисимподиальным.

У акроботрических вероник (*V. spicata* L.) лишь в экстремальных условиях обитания происходит усечение терминального соцветия с образованием боковых. Для однолетников (*V. arguteserrata* Regel et Schmalch., *V. biloba* L.) это типично. Верхушки побегов у них бывают в виде двойных фрондозных гомеотетических, гетеротетических (терм.: Федоров, Артющенко и др., 1979) и ложнотерминальных кистей, двух кистей при акротонном ложнодихотомическом ветвлении.

Формирование пазушных соцветий за счет более молодых боковых меристем и у многолетников, и у однолетников – несомненно, адаптивный признак в условиях открытых мест при постоянном дефиците влаги.

Морфологическая поливариантность проявляется у однолетников и на уровне элементарных модулей в виде изменения формы и края листовых пластинок, длины черешков, опушения. Таким образом могли возникать новые виды и подвиды вероник (Цвелев, 1982; Сенников, 1995 и др.).

Изменение очагов формообразования (точек роста по Л.А. Жуковой, 1995) приводит у мезофитов к включению в зону обогащения монокарпических побегов разного числа метамеров, а вслед за этим – к разной степени разветвленности соцветия. Оно может быть в виде простой, двойной, тройной или множественной кисти с разным строением прицветных листьев. В условиях повышенной влажности этот модус усиливается за счет образования сериальных почек и комплексов побегов из них. Сериальные комплексы состоят из цветка, соцветия, вегетативного побега, паракладиев в разных комбинациях и числе у разных видов. Это демонстрирует вероника ключевая – гигрофит (Савиных, 1996).

Для однолетников-монокарпиков характерна редукция метамеров или их структурных элементов. Число вегетативных метамеров может сокращаться до одного-двух, и вслед за образованием одной пары настоящих листьев формируется соцветие. Налицо способность растений к эфемеризации – завершению онтогенеза в крайне сжатые сроки: весной, когда растение не испытывает недостатка влаги. Видимо, во многом благодаря этому многие вероники, особенно секции *Alsinebe* Griseb., не являясь ксерофитами, растут в каменистых пустынях и различных типах степей, в том числе горных. В этом случае реализуется не только морфологическая, но и размерная, и динамическая поливариантность.

В ряде случаев у однолетников (*V. acinifolia* L.) и даже у многолетних видов (*V. montana* Vuxb., *V. baumgartenii* Roem. et Schult.) число цветков в парциальном соцветии сокращается до 1-2-х, что демонстрирует возможности редукции парциальных соцветий у вероник. Это тоже проявление морфологической поливариантности.

Особую роль в жизни растений играет *поливариантность способов размножения и воспроизведения*, особенно у вегетативно подвижных гидрофитов. У некоторых, особенно водных и прибрежно-водных растений, в пределах вида есть подвиды с разными жизненными формами. Так вероника ключевая (*Veronica anagallis-aquatica* L.) в водотоках – однолетник вегетативного происхождения с преимущественным вегетативным размножением и расселением, а на пляжах представлена *Veronica anagallis-aquatica* subsp. *anagalloides* Guss.) Rouy, в пределах которого Г.Ю. Клиноква (1993) выделила несколько новых видов различных однолетников-монокарпиков с преимущественно семенным размножением. Как уже указывалось, многолетние особи в этом случае образованы несколькими основными модулями, однолетние – одним или его частью, когда функции ассимилирующую и репродуктивную выполняет один участок – фрондозное соцветие.

Собственно динамическая поливариантность, определяемая длительностью онтогенетических состояний и темпами развития, демонстрируют вероники, которые способны существовать в виде разных жизненных форм. Так, *V. serpyllifolia* L. на лугах, вдоль дорог в лесу – малолетник или однолетник вегетативного происхождения. После вырубki леса все потенции организма реализуются в один год, формируется типичный однолетник-монокарпик: проявляется способность растения к акселерации в генеративной сфере и переход от многолетности к однолетности, которая реализуется в результате терминальной аббревиации онтогенеза (по Т.И. Серебряковой, 1983).

Комплексные изменения строения элементарных модулей, отдельные из которых проявляются в разных комбинациях у существующих видов, определяют повышение уровня дифференциации универсального модуля: специализацию его частей с выделением структурно-функциональных зон, что в свою очередь приводит к автономизации отдельных побегов в структуре особей и повышению их независимости от материнского растения в целом. Благодаря этому возможно появление полицентрических форм, вегетативной подвижности, образование однолетних растений

У горных однолетников (*V. ferganica* M. Pop.) в течение года меняется длина междоузлий: во время цветения все они сближены, а при созревании плодов и семян могут растягиваться. Вполне правомочно вы-

делять в этом случае две фенобиоморфы (по классификации А.П. Хохрякова, 1994). Способны к растяжению междоузлия розеточной части и у некоторых многолетников с полурозеточными побегами, особенно у *V. spicata* и *V. densiflora* Ledeb. Эта особенность в развитии побегов обеспечивает вынос семян в верхние ярусы травостоя и расселение вида в пространстве и во времени. Этот вариант развития можно оценить, по-видимому, как сочетание морфологической и собственно динамической поливариантности, что является несомненной адаптацией растений к условиям обитания.

Поливариантность имеет очень большое значение в жизни вида. Можно отметить два важнейших аспекта этого явления: экологический и эволюционный. С экологических позиций именно морфологическая и динамическая поливариантность обеспечивают семенную продуктивность при минимальных площадях ассимилирующей поверхности. Особенно это свойственно однолетним видам в крайних для них условиях существования или при загущенных посадках и росте высокой плотности популяций в природе. Мы наблюдали цветение отдельных однолетних вероник (*Veronica verna* L. и многих других) при сформированных у них нескольких вегетативных метамерах. Именно такое «врастание в среду» обеспечивает непрерывный поток поколений и существование вида на конкретной территории во времени.

Некоторые проявления морфологической и динамической поливариантности можно рассматривать как преадаптации, случайное проявление той части генотипа, который в типичных условиях в фенотипе не реализуется. Именно за счет этого возможно появление новых таксонов, мельче вида, а иногда и целых видов. Появление новых признаков снижает зависимость растений от условий среды, обеспечивает расселение и соответственно расширение ареала.

В данных конкретных условиях они, возможно, и не являются адаптивными, но могут быть подхвачены естественным отбором при освоении новых условий обитания. У некоторых однолетних видов люцерн (*Medicago turbinata*), как показано С. Неун (1963) (цит. по Новоселовой, 2005), за 2-3 поколения образуется однородная реальная популяция с новыми признаками, которая способна в течение долгого времени существовать рядом с другой без скрещивания. Так, видимо, возникли однолетники-монокарпики в гигрофильной, мезофильной и ксерофильной линиях эволюции в роде *Veronica* (Савиных, 2003).

Очевидно, что такое проявление морфологической поливариантности имеет не только экологический, но и эволюционный аспект.

Изучение поливариантности с позиций модульной организации позволяет установить модусы ее возникновения, а также модусы эволюци-

онных преобразований биоморф в пределах конкретных таксонов. Для вероник установлены следующие модусы возникновения поливариантности: а) изменение способа нарастания побегов; б) изменение строения метамеров: листьев, длины междоузлий, числа очагов формообразования; в) редукция метамеров; г) акселерация в генеративной сфере. Они имеют ранг девиаций и аббревиаций (по терминологии А.Л. Тахтаджяна, 1948; Т.И. Серебряковой, 1983) как в онтогенезе побега, так и в онтогенезе особи.

Эти модусы позволили определить основные направления морфологической эволюции вероник: формирование монокарпических побегов от олигокарпических, трав от древесных предков, розеточных растений от длиннопобеговых форм, однолетников от многолетников; преобразование сложных латеральных соцветий в терминальные (Савиных, 2000; Savinykh, 2003).

Глава 2

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ

2.1. ИЗУЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

2.1.1. Онтогенетический атлас лекарственных растений

«Онтогенетический атлас лекарственных растений» является периодическим изданием Марийского государственного университета. В настоящее время вышло четыре тома (1997, 2000, 2002, 2004).

Идея создания и выпуска таких книг принадлежит заслуженному деятелю науки Российской Федерации, академику МАНЭБ, доктору биологических наук, профессору Людмиле Алексеевне Жуковой. Она является ответственным редактором и постоянным автором данного периодического издания.

Большой вклад в описание онтогенезов лекарственных растений сделан Л.А. Жуковой. В 4-х томах «Онтогенетического атласа ...» описаны онтогенезы 29 видов растений, а также написан раздел, посвященный латентному периоду в жизни растений (совместно с С.Е. Королевой). Л.А. Жукова является автором и соавтором введений и заключений ко всем изданным томам. Являясь ученицей и последователем выдающегося ученого А.А. Уранова, Людмила Алексеевна посвятила II том «Онтогенетического атласа ...» его памяти и написала статью «К 100-летию выдающегося ботаника». Всего ею опубликовано 39 статей, из них в 13 она является единственным автором, а в 26 – соавтором.

В редакционной коллегии работали д-р биол. наук, профессор Н.В. Готов; д-р биол. наук, профессор О.В. Смирнова, канд. биол. наук, профессор Э.В. Шестакова, канд. биол. наук, доцент О.П. Ведерникова и аспирант С.Е. Королев.

Рецензирование книг проводили д-р биол. наук, профессор М.В. Марков, д-р с.-х. наук, профессор В.И. Пчелин, канд. биол. наук, доцент О.А. Макарова и канд. биол. наук, доцент С.Я. Файзуллина.

Дизайн обложки книги «Онтогенетический атлас лекарственных растений» предложен и выполнен аспирантом кафедры ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ Сергеем Евгеньевичем Королевым. В память о нем дизайн обложки будет сохранен и у всех последующих томов.

В атласе описываемые виды располагаются согласно классификации жизненных форм, предложенной И.Г. Серебряковым (1964) и Т.И. Серебряковой (1971). Для каждого объекта приведена краткая биоморфологическая характеристика, диагнозы и рисунки онтогенетических состояний, включая семена или нераскрывающиеся плоды, сведения об использовании в качестве лекарственных средств, правила ограничения сборов в нарушенных популяциях и сообществах.

Издание «Онтогенетического атласа лекарственных растений» стало возможным при финансовой поддержке грантов РФФИ и Министерства образования.

Том I «Онтогенетического атласа лекарственных растений» посвящен одному из авторов атласа, безвременно ушедшему из жизни, аспиранту кафедры ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ прекрасному человеку Сергею Владимировичу Балахонову, принимавшему самое активное участие в изучении онтогенетической структуры ЦП растений. Его статья, посвященная волчегоднику, вошла в I том «Онтогенетического атласа ...». Кроме того, он является соавтором статьи о *Plantago major* L. (Жукова, Шестакова, 1997).

В работе над первым томом приняли участие 45 авторов (из них 12 студентов) из пяти городов России: Йошкар-Олы, Махачкалы, Москвы, Новосибирска и Тамбова. В этот том включены описания онтогенезов 33 видов цветковых растений 17 жизненных форм и одного лишайника. Во введении этого тома даны теоретические представления о полном и сокращенном онтогенезе, а также о поливариантности развития растений и ее типах. Здесь же перечислены морфологические признаки-маркеры онтогенетических состояний растений разных биоморф и подчеркнута актуальность исследования таких физиологических параметров, как интенсивность фотосинтеза, водного режима и дыхания, активности отдельных окислительно-восстановительных ферментов, содержания пигментов, витаминов, флавоноидов и др. В конце введения приведена эколого-морфологическая классификация растений разных жизненных форм, используемая авторами атласа. Отдельная глава посвящена описанию семян и плодов у ряда изученных видов растений, так как они являются одним из наиболее важных компонентов популяции, необходимых для самоподдержания популяции, и составляют период первичного покоя (латентный). При описании онтогенеза у некоторых видов лекарственных растений учитывались физиолого-биохимические параметры. Так, например, у календулы лекарственной обнаружен двухфазный характер изменения активности каталазы, пероксидазы и АТФ-азы (Жукова, Шестакова, Грошева и др., 1997), у валерианы лекарственной исследовались корневища на активность неко-

торых ферментов и содержание белка (Жукова, Илюшечкина, Минина и др., 1997), а у чистотела большого (Скочилова, Жукова, Пигулевская, 1997) и подорожника большого (Жукова, Глотов, Балахонов и др., 1997) в ходе онтогенеза выявлен колебательный характер интенсивности фотосинтеза.

Том II «Онтогенетического атласа лекарственных растений» посвящен 100-летию со дня рождения Алексея Александровича Уранова – выдающегося ботаника и фитоценолога, одного из основоположников популяционно-онтогенетического направления в России (Жукова, 2000).

Этот том содержит описания онтогенезов 33 видов покрытосеменных растений 14 жизненных форм. В работе над книгой приняли участие 36 авторов (из них 9 студентов) из Йошкар-Олы, Москвы, Новосибирска, Сыктывкара и Твери. Во введении даны современная периодизация полного онтогенеза, дополненная этапами эмбрионального периода и представления о полном, сокращенном и частном онтогенезах растений. Поскольку при морфологическом описании онтогенетических состояний необходимо учитывать все типы побегов, все категории листьев, цветков, соцветий, семян и плодов, подземные органы, во введении приведена классификация типов побегов многолетних травянистых растений и перечислены морфологические признаки растений разных типов биоморф. При описании онтогенезов амаранта багряного и укропа пахучего авторы использовали не только морфологические признаки-маркеры, биометрические показатели, но и физиологические параметры (содержание железа, калия, ферментов, флавоноидов, белка) (Жукова, Воскресенская, Грошева и др., 2000; Шестакова, Токарева, Жукова и др., 2000), а при исследовании подорожника среднего обращали внимание на динамику чистой продукции фотосинтеза, накопление общей биомассы и распределение ее по органам на разных этапах онтогенеза (Жукова, Князева, Пигулевская, 2000).

Том III «Онтогенетического атласа лекарственных растений» посвящен 80-летию со дня рождения одного из крупнейших морфологов растений Татьяне Ивановне Серебряковой (Жукова, Шестакова, 2002).

В III томе приведены краткие сведения об ареалах и лекарственных свойствах, описания диагнозов и рисунки онтогенетических состояний 45 видов цветковых растений 14 жизненных форм. 46 авторов (из них 5 студентов) из 11 городов России (Воронежа, Екатеринбурга, Йошкар-Олы, Казани, Кирова, Костромы, Москвы, Новосибирска, Петрозаводска, Сыктывкара, Твери) представили свои материалы для публикации в этом томе. Во введении дано описание разнообразия жизненных форм древесных растений и некоторых видов травянистых растений, а также

классификация типов онтогенезов. Регистрация и описание разных биоморф у конкретных видов как проявление адаптационных возможностей неизбежно приводит к реализации нескольких или многих путей онтогенеза (Жукова, 1995; 2001, 2002). Л.А. Жукова выделила 2 надтипа, 5 типов и 4 подтипа онтогенеза (Жукова, 2002). Е.В. Сарбаева и О.Л. Воскресенская (2002), изучая онтогенез туи западной в посадках г. Йошкар-Олы; кроме морфологических признаков, обращалось внимание на содержание элементов минерального питания, ферментативную активность и водоудерживающую способность. В заключении данного тома имеется информация о наличии на кафедре экологии Онтогенетического гербария; подчеркнута необходимость его пополнения растениями разных жизненных форм из разных регионов России и зарубежья и дан призыв к сотрудничеству.

Том IV «Онтогенетического атласа лекарственных растений» посвящен 100-летию со дня рождения Тихона Александровича Работнова – одного из наиболее выдающихся исследователей в области экологии растений, фитоценологии и луговедения, чьи заслуги широко признаны не только в России, но и за рубежом (Онипченко, 2004).

Этот том «Онтогенетического атласа лекарственных растений» включает описания онтогенезов 35 видов цветковых растений 15 жизненных форм. В работе над этим томом приняли участие 35 авторов (в том числе 3 студента) из 10 городов (Волгограда, Иркутска, Йошкар-Олы, Казани, Кирова, Москвы, Новосибирска, Сыктывкара, Улан-Удэ и Уфы). Во введении подчеркнута значимость использования популяционно-онтогенетических методов при оценке состояния особей и популяций лекарственных растений, необходимого для решения ряда практических задач. Перечислены диагностические признаки на организменном и популяционном уровнях для определения критического и близкого к критическому состоянию природных популяций лекарственных растений. Следует отметить возрастающий интерес к изучению онтогенезов редких видов. В IV томе приведены описания онтогенезов 5 представителей семейства Орхидные.

В конце каждого тома «Онтогенетического атласа лекарственных растений» имеется заключение, приводится перечень использованных источников, списки латинских и русских названий растений, а также содержание.

Таким образом, в четырех томах «Онтогенетического атласа лекарственных растений» опубликованы онтогенезы 147 видов растений разных жизненных форм.

Активное участие в данном периодическом издании принимают такие крупные ученые, как О.В. Смирнова, Р.П. Барыкина, Н.В. Чубатова,

И.М. Ермакова, А.М. Былова, Н.И. Шорина (г. Москва), В.А. Черемушкина (г. Новосибирск), Н.П. Савиных (г. Киров), М.В. Марков (г. Тверь).

Атлас предназначен для изучения особенностей организации популяций растений и популяционного биоразнообразия ботаниками, экологами, ресурсоведами, сотрудниками ботанических садов, национальных парков, заповедников, специалистами по интродукции, преподавателями и студентами биологических специальностей, учителями школ с углубленным изучением биологии. Он может быть использован исследователями для сопоставления собираемых гербарных материалов с эталонными образцами на рисунках и проверки правильности выделения онтогенетических состояний. В случае отсутствия диагнозов для интересующего читателя конкретного вида рекомендуется изучить описания онтогенеза других видов той же биоморфы с целью выявления признаков-маркеров.

2.2. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ

2.2.1. Поливариантность онтогенеза спорофита гроздовника полудунного (*Botrychium lunaria* (L.) Sw.) в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России

Изучение механизмов устойчивости популяций редких и архаичных видов растений – первый шаг к решению проблемы сохранения биоразнообразия нашей планеты. Семейство гроздовниковые (*Botrychiaceae* Nakai) (Nakai, Pichi Sermolli, 1977), как и весь класс ужовниковых (*Ophioglossopsida*), – самая своеобразная и очень древняя группа папоротников. По ряду признаков их современные представители значительно отличаются от типичных папоротников. Их рассматривают либо в качестве потомка праголосеменных, либо как совершенно самостоятельную, очень древнюю тупиковую ветвь эволюции, развивавшуюся параллельно папоротникам и праголосеменным (Wagner, 1964; Bierhorst, 1971; Wagner, Kato, 1988, 1990; Wagner, 1993).

Гроздовник полудунный (*Botrychium lunaria* (L.) Sw.) – редкий вид, занесенный в ряд региональных Красных книг. В связи с его древностью, редкостью и малоизученностью нами ведется исследование его популяционной жизни и адаптационных возможностей на популяционном и организменном уровнях в изменившихся экологических условиях. Для этого описан онтогенез спорофита, выделено 3 периода и 10 онтогенетических состояний. Периодизация онтогенеза растений рассматривает онтогенетические состояния как узловыe моменты развития, отличающиеся особенностями морфогенеза, соотношением процессов

новообразования и отмирания, морфологическими признаками-маркерами, спецификой физиолого-биохимических процессов. В связи со сложностью биологических процессов, происходящих внутри организма и внутривидовых взаимоотношений, у растений возможен различный ход онтогенеза. Это разнообразие вариантов развития отмечалось уже в популяционных работах 70-х годов XX века для многих видов растений и получило название многовариантности, мультивариантности, поливариантности развития (Жукова, Шестакова, 1995; Ценопопуляции растений ..., 1976). Поливариантность развития – это широко распространенное явление в растительном мире, которое может рассматриваться как одно из проявлений модификационной изменчивости. Но изменчивость – более широкое понятие оно включает вариативность любых признаков, вне зависимости от этапа развития организма, поэтому выделяют различные ее проявления. Л.А. Жуковой разработана подробная классификация поливариантности, состоящая из 2-х надтипов, включающих 5 типов (Жукова, 1988, 1995а, 1995б; Жукова, Комаров, 1990; Заугольнова и др., 1988).

Л.А. Жукова (1995а, 1995б) при изучении морфологической поливариантности развития травянистых растений выделила два основных модуса морфологических изменений:

- 1) смена алгоритмов дифференциации зачатков фитомеров конуса нарастания или их элементов;
- 2) изменение числа точек роста побега или корня, или интенсивности ветвления.

Среди модусов морфологических преобразований, предложенных Л.А. Жуковой (1995) для цветковых растений, проявляющихся в поливариантности вегетативной и спороносной частей, для гроздовника полулунного следует выделить следующие: разрастание элементов метамера, проявляющееся в изменении формы и края пластинки листа; числа элементов метамера, проявляющееся в увеличении числа сегментов листа; увеличение числа элементов.

Первый надтип по классификации поливариантности Л.А. Жуковой, как сказано выше, включает в себя 3 типа. I тип – размерная поливариантность (разнообразные жизненные состояния) – у особей вида выражена достаточно ярко и связана с экотопом и климатическими факторами, она проявляется в миниатюризации особей в сухих, открытых местах и в засушливые годы. Спороносная часть вайи в некоторых случаях может быть не сформирована и представлена рудиментом, расположенным между филломофором и черешком вегетативного сегмента. Такие спорофиты наблюдаются почти во всех изученных популяциях (рис. 4). Такие признаки, как степень рассеченности вегетативной части вайи, число, размеры и тип ветвления корней у подобных особей не из-

меняются. Особи в процессе онтогенеза способны изменять свое жизненное состояние, что является важнейшим адаптационным механизмом, функционирующим не только на организменном, но и популяционном уровнях. Особи низкого уровня жизнеспособности любого онтогенетического состояния, не погибшие, а продолжающие существование, являются своего рода резервом, сохраняющим территорию и способным при изменении условий перейти на высокий уровень жизнеспособности. И.И. Шмальгаузен (1968) пишет, что неполная элиминация и сохранение слабых растений играет особую роль, поддерживая генетическое разнообразие популяций.



Рис. 4. Временно не спороносящий спорофит гроздовника полулунного с редуцированной спороносной частью вайи (пастбище д. Мостовая, Павинский район, Костромская область, июнь, 1999 г.)

II тип – собственно морфологическая поливариантность, наиболее выраженная у гроздовника полулунного. Это проявляется в основном в изменении вегетативной части вайи. Дистальная часть перьев может быть цельнокрайней или тупозубчатой (рис. 5). По этому признаку выделяется две вариации: *Botrychium lunaria* var. *normale* Roer. и *Botrychium lunaria* var. *subniscum* Roer. (Фомин, 1934). По нашим наблюдениям, первый характерен для слабосомкнутых сообществ, второй – для сообществ с более мощным растительным покровом. Нами были обнаружены особи, у которых верхние пары сегментов являются цельнокрайними, а нижние – тупозубчатыми (рис. 6). Верхний, в большинстве случаев непарный, сегмент может быть почти квадратным, трапециевидным, треугольным, округлым, яйцевидным, слегка надре-занным и рассеченным почти до середины и более, создавая впечатле-ние парного (рис. 7).

У гроздовника полулунного из базального пера материнской вайи образуются структуры, подобные дочерней вайе с развитыми спороносной и вегетативной частями (рис. 9). Из перьев трофофора формируются

вегетативные части вайи II порядка. У некоторых особей отмечается дихотомически разветвленная вегетативная часть вайи (рис. 10). На одном корневище гроздовника полулунного может формироваться 2-3 листа (рис. 11), что приводит к формированию дополнительных дочерних побегов на общем корневище. При этом корневище в почве располагается, как правило, горизонтально.



Рис. 5. Форма парных сегментов вегетативной части вайи гроздовника полулунного



Рис. 6. Средневозрастной спороносящий спорофит (Sp_2) гроздовника полулунного (суходольный луг, д. Пантусово, пригород Костромы, июнь, 2000 г.)



Рис. 7. Форма непарного сегмента вегетативной части вайи
гроздовника полулунного

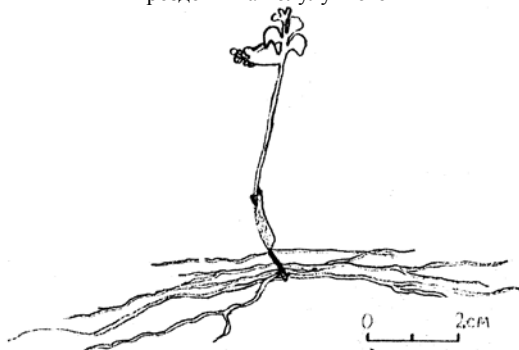


Рис. 8. Виргинильный спороносящий спорофит гроздовника полулунного
(пастбище д. Мостовая, Павинский район Костромской области, июнь, 1999 г.)

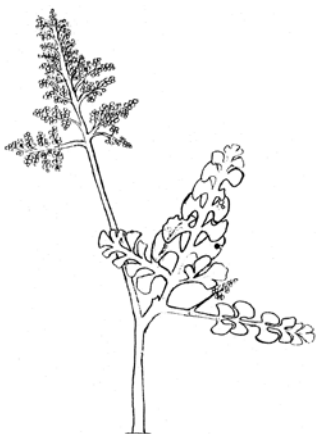


Рис. 9. Средневозрастной спороносящий спорофит (Sp_2) гроздовника полулунного
(суходольный луг, д. Пантусово, пригород г. Костромы, июнь, 2000 г.)



Рис. 10. Средневозрастной спороносящий спорофит (Sp_2) гроздовника полулунного с дихотомически разветвленной вегетативной частью вайи
(известковый карьер д. Каркатово, Моркинский район, Республика Марий Эл, июнь, 2001 г.)

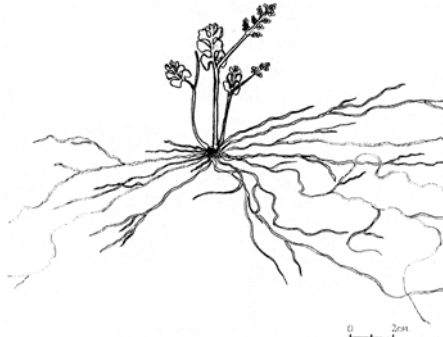


Рис. 11. Молодой спороносящий спорофит гроздовника полулунного с тремя вайями, отходящими от общего корневища (пастбище д. Мостовая, Павинский район Костромской области, июнь, 1999 г.)

Ветвление придаточных корней гроздовника полулунного как дихотомическое, так и боковое.

III тип – поливариантность способов размножения и воспроизведения. И.И. Науялис (Nauyalis, 1995) в Литве, Н.И. Шорина (устное сообщение) на Дальнем Востоке и ряд американских исследователей (Mason, Farrar, 1989; Farrar, Johnson-Groh, 1990) в прериях встречали корнеотпрысковые особи, соответственно, *B. lunaria*, *B. multifidum* и *B. campestre*. Корневых отпрысков на корнях первых 2 видов американские исследователи не обнаружили. У всех рассмотренных нами особей вегетативное размножение отсутствовало.

Второй надтип включает в себя 2 типа. IV тип – ритмологическая поливариантность проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей одной ценопопуляции и разных локальных популяций.

Спорофиты начинают развивать лист во второй декаде мая, к спороношению переходят в третьей декаде июня. Первыми начинают спороносить Sr_2 -растения, примерно через 7–10 дней – Sr_1 и Sr_3 . Сначала растрескиваются спорангии нижних перьев, затем верхних. Этот процесс может длиться у одной особи до 4 недель. В первую очередь начинают вскрываться спорангии особей, произрастающих на высоких открытых местах со слабосомкнутым травостоем, позже – в более низких, влажных местах, в густом травостое или вблизи кустарников и деревьев. В зависимости от климатических характеристик эти сроки могут сдвигаться в сторону более ранних или более поздних. Чем выше температура воздуха и раньше сходит снег, тем раньше начинается процесс.

Таким образом, процессы развития надземной вайи и спороношения зависят от онтогенетического состояния спорофитов и экологических факторов.

V тип – поливариантность темпов развития, собственно динамическая или временная поливариантность, – это наименее изученный тип поливариантности онтогенеза выражается в различной скорости индивидуального развития особей (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1986). Одним из важнейших его параметров является продолжительность онтогенетических состояний (Жукова, 1995). Подавляющее большинство особей в исследованных популяциях имели нормальные темпы развития. У некоторых особей наблюдалась задержка в пререпродуктивном периоде в im- или v-состояниях до 15-20 лет. Задержка отмечалась в локусах с высокой плотностью (20-30 особей на 0,25 м²) на участках с густым травостоем и высокой степенью задержания.

У гроздовника полулунного иногда наблюдались случаи ускоренного развития (пропуск нескольких онтогенетических состояний), особенно в засушливом 1999 г. Так вегетативная часть вайи 5-7-летних особей может иметь одну пару перьев и надрезанный непарный сегмент, что соответствует ювенильному спорофиту. Спороносная часть несет 3-4 спорангия. Мы назвали растения в этом онтогенетическом состоянии ювенильными спороносящими спорофитами Sp₁-(j) (рис. 12). В популяциях были отмечены также Sp₁-(im) и Sp₁-(v) особи (рис. 8, 13). Спороносная часть иногда развивалась на нижнем пере вегетативной части вайи. В некоторых случаях спороносная часть особей была не развита и представлена ее рудиментом на черешке вайи (рис. 4). Наиболее характерным динамическим процессом является временный (вторичный) покой (рис. 14). В обычные годы в состояние вторичного покоя переходит 15-20% особей. После засушливого 1999 года в 2000 году в состояние вторичного покоя перешли все особи исследуемой популяции (мерофитопопуляции; цит. по: Т.А. Работнов, 1992а). И.И. Науялис (Naujalis, 1995) отмечал, что особи вторичного покоя обязательны для популяций всех папоротниковидных.

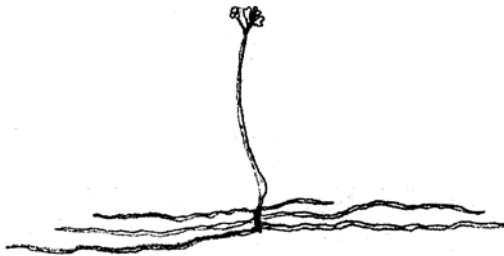


Рис. 12. Ювенильный спороносящий спорофит гроздовника полулунного (пастбище д. Мостовая, Павинский район Костромской области, июнь, 1999 г.)



Рис. 13. Имматурный спороносящий спорофит гроздовника полулунного (пастбище д. Мостовая, Павинский район Костромской области, июнь, 1999 г.)

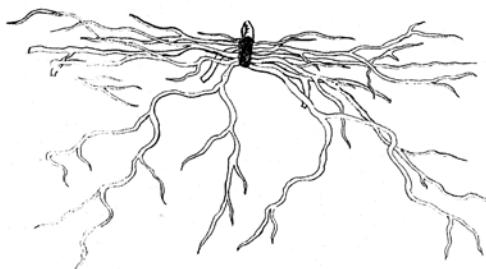


Рис. 14. Спорофит гроздовника полулунного в состоянии вторичного покоя (пастбище д. Мостовая, Павинский район Костромской области, июнь, 1999 г.)

Морфологическая изменчивость, лабильность побеговых структур и неустойчивый характер ветвления корневой системы (боковое и дихотомическое ветвления), расположение спорангиев как на спороносной, так и на вегетативной частях вайи свидетельствуют о своеобразии и древности вида. Высокая морфологическая пластичность, лежащая в основе лабильности популяционных систем, позволила этой реликтовой группе сохраниться до наших дней.

2.2.2. Морфогенез и темпы развития рамет подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.)

В биоморфологии растений понятие «морфогенез» используется для обозначения процесса развития побегов (частный онтогенез) или их элементов, корней, листьев (Биоморфология растений ..., 2002).

Неполный онтогенез – это онтогенез особей вегетативного происхождения и парциальных образований (корневых отпрысков). Корневой отпрыск можно рассматривать как побег, который развивается эндогенно из почки на корне размножения, а фазу развития можно назвать эмбриональной (рис. 15).

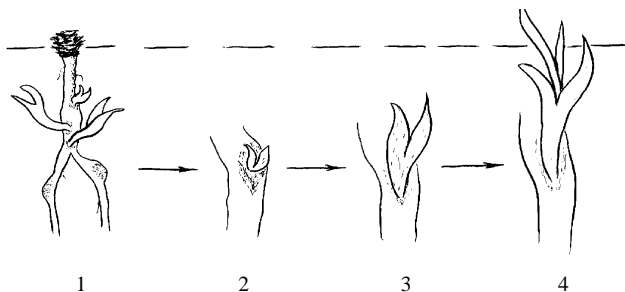


Рис. 15. Фазы развития побега *P. lanceolata*:
1 – эмбриональная фаза; 2-3 – фаза растущей почки;
4 – фаза розеточного побега; - ---- уровень почвы

Формирование основных черт факультативной корнеотпрысковой жизненной формы у *P. lanceolata* происходит в виргинильном состоянии. Полицентрическая особь образована разновозрастными гипокотильными и корневыми отпрысками, которые развиваются из придаточных почек на специализированных корнях размножения. В этом онтогенетическом состоянии растения имеют материнский розеточный побег и систему главного корня, который проникает на глубину 8-15 см. От базальной части главного корня отходят корни размножения 2-3 порядков, на которых образуются адвентивные почки эндогенного происхождения. В зоне заложения этих почек на корнях можно видеть вздутия (эмбриональная фаза развития), которые затем разрываются и в этом месте появляются молодые корневые отпрыски ювенильного состояния с 1-2 листьями (фаза растущей почки). Поскольку последние начинают свое развитие под землей, то все они этиолированы, однако это не препятствует увеличению числа листьев до 3-6. Дальнейшее их развитие происходит над землей (фаза розеточного побега) (рис. 15). Морфологически эти корневые отпрыски в ювенильном состоянии не отличаются от особей семенного происхождения. С течением времени ювенильные растения вегетативного происхождения переходят в имма-

турное и в последующие онтогенетические состояния, характерные для онтогенеза семенных особей.

На следующем этапе, взрослая особь *P. lanceolata* представляет собой полицентрическую систему корневых отпрысков, в которой первичный материнский побег переходит в молодое генеративное состояние. В подземной сфере появляются новые корни размножения, а ранее образовавшиеся дочерние розеточные побеги переходят в следующие онтогенетические состояния. Корневые отпрыски в такой системе пространственно удаляются друг от друга, и тем самым являются местом сосредоточения корней, почек возобновления, центром фотосинтетической активности и взаимодействия со средой в надземной части. Корневые отпрыски для своего развития используют корневую систему и пластические вещества, синтезируемые материнским растением. На последующих этапах развития, после разрушения материнского корня размножения, корневые отпрыски отделяются и переходят к самостоятельному существованию, что обычно происходит на последних этапах онтогенеза.

В ходе морфогенеза у *P. lanceolata* нами были выделены следующие фазы развития:

1. Первичный побег (р, j, im, v) – от начала прорастания до начала образования сложного индивида. Тип биоморфы моноцентрический. Особи однопобеговые с моноподиальным типом нарастания.

2. Начиная с виргинильного онтогенетического состояния возможно два пути дальнейшего развития:

а) первичный куст (сложный индивид, многорозеточное растение) (v, g₁, g₂, g₃, ss). Тип биоморфы неявнополицентрический;

б) рыхлый куст (сложный индивид, многорозеточное растение) (g₁, g₂, g₃). Тип биоморфы полицентрический. В зависимости от условий местообитания такая особь способна к вегетативному размножению, например, на склоне с подвижным субстратом.

3. Неветвящаяся партикула (s) или v' в случае омоложения. Тип биоморфы моноцентрический.

Следовательно, в начале и в конце онтогенеза *P. lanceolata* имеет моноцентрический тип биоморфы, а в середине – может формироваться полицентрическая биоморфа, с частичной постгенеративной дезинтеграцией. Развитие особей на ранних этапах онтогенеза идет в двух направлениях: с моноподиальным и симподиальным нарастанием.

По мнению В.П. Лебедева (1986), сложные индивиды корнеотпрысковых трав с автономно развивающимися корневыми отпрысками, по сути, представляют собой микроценопопуляции с определенной численностью и возрастной структурой корневых отпрысков и занимают

переходное положение между организменным и популяционным уровнями организациями живого.

Динамическая поливариантность (Жукова, 1986; Жукова, Комаров, 1991) выражается как в различной скорости развития элементов ценопопуляции (особей, партикул) на разных этапах онтогенеза, так и в своеобразии перехода каждого элемента от одного этапа к последующему. Мониторинг в естественных и искусственных фитоценозах (Ермакова, Жукова, 1985; Жукова, Шейпак, 1985; Жукова, 1986, 1988), позволил Л.А. Жуковой (Жукова, Комаров, 1990, 1991; Жукова, 1995) описать для ряда видов луговых растений несколько классов динамической поливариантности или поливариантности темпов развития: нормальное, замедленное и ускоренное развитие, пропуски онтогенетических состояний или целого периода онтогенеза, реверсии в более молодые состояния вследствие омоложения, вторичный покой.

Нормальное и ускоренное развитие являются наиболее распространенными формами временной поливариантности. В течение жизни каждая особь развивается неравномерно, изменяя темпы развития. Выбор одного из возможных путей онтогенеза и широкого диапазона длительности его этапов – это механизм динамики ценопопуляции, определяющий ее устойчивость.

Нами в 1998 г. была предпринята попытка изучения темпов развития рамет (корневых отпрысков). С этой целью были выбраны и посажены на агробиологическую станцию (АБС) МарГУ особи *P. lanceolata*, у которых вследствие гибели полностью отсутствовали надземные побеги, а живыми остались лишь подземные органы. Перед посадкой у каждой особи подсчитывали количество корневых отпрысков. Их число варьировало от 2 до 52 штук на особь. Конечно, в процессе развития не все корневые отпрыски могли прорасти.

Анализ хода онтогенетических изменений рамет *P. lanceolata* показал, что одни раметы могут последовательно переходить из одного онтогенетического состояния в другое, другие пропускать и быстро переходить в следующее или же, наоборот задерживаться в одном и том же состоянии в течение нескольких сроков наблюдений. Для *P. lanceolata* нами выделены следующие классы развития: нормальное, ускоренное и замедленное. Результаты наблюдений за динамической поливариантностью развития особей *P. lanceolata* показали, что развитие рамет идет разными путями.

Из рисунка 16 видно, что более половины особей *P. lanceolata* (51,7%) развиваются нормально, 45% растений имеют ускоренное развитие и лишь 3,3% растений – замедленное с задержкой в ювенильном и виргинильном онтогенетическом состоянии.

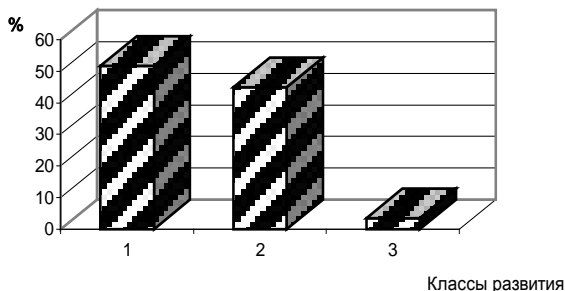


Рис. 16. Распределение рамет *P. lanceolata* по классам развития:

1 – нормальное развитие; 2 – ускоренное развитие; 3 – замедленное развитие

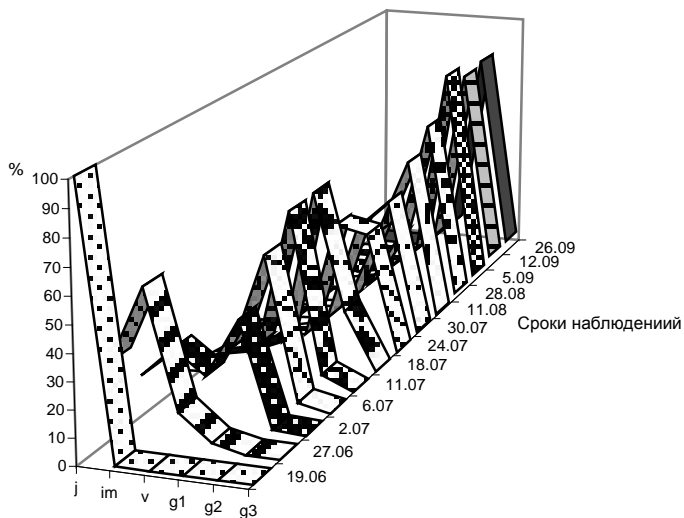
За вегетационный сезон 1998 г в g_1 состоянии перешло всего 10% растений *P. lanceolata*, в g_2 – 85% особей, и только 5 % особей – в g_3 состоянии. Ускоренное развитие особей *P. lanceolata* происходит в результате пропуска одного (im) или двух (im, v) онтогенетических состояний подряд. Замедленное развитие у особей *P. lanceolata* проявляется в виде задержки в j и v онтогенетических состояниях в течение 6 сроков наблюдений. Изменения онтогенетического состава рамет *P. lanceolata* в течение сроков наблюдения изображены на рисунке 17.

В 1-й срок наблюдений (12.06.1998) все растения находились в j состоянии, на 2-й срок более 56% ювенильных растений перешли в im, 12,6% – в виргинильное и 2,9% – в g_1 состояние. В следующие три срока наблюдений (с 2.07. по 11.07) в возрастном составе *P. lanceolata* появляются g_2 растения. На 6-й срок наблюдений (18.07) отмечено отсутствие j растений. В следующие два срока (7-й и 8-й сроки с 24.07 по 30.07) вновь наблюдается появление j особей и отмечено присутствие старых генеративных особей (0,8%). С 11.08 (9-й срок) отсутствуют j растения, в последующие 10-й, 11-й и 12-й сроки – im особи, а на 13-й срок наблюдений зафиксировано отсутствие v растений (рис. 17).

В 1999 г. произошла полная гибель надземных побегов у наблюдаемых нами растений *P. lanceolata*. В середине мая 1999 года, поскольку подземные органы были живыми, мы наблюдали появление новых корневых отпрысков.

У 21,4% растений отмечали появление дополнительных корневых отпрысков, у 3,6% растений *P. lanceolata* проросли все заложенные почки, а у 75,0% произошла значительная гибель корневых отпрысков. Интересно, что у взрослых особей обычно в g_1 и g_2 состоянии на корнях размножения в большом количестве закладываются придаточные почки эндогенного происхождения. Рост и появление их на свет приводит к

разрыву тканей. Часть корня размножения расположенная выше области заложения почек, а затем и интенсивного их роста начинает темнеть и в скором времени разрушается, что приводит к потере связи с материнским растением (рис. 18).



Онтогенетические состояния

Рис. 17. Онтогенетические спектры рамет *P. lanceolata* в разные сроки наблюдений



Рис. 18. Процесс отделения придаточного корня с заложенными на нем придаточными почками

Такой участок корня с формирующимися почками дальше развивается автономно и с течением времени способен менять положение в почве (если располагается чуть наклонно) и занимает вертикальное положение. Почки (корневые отпрыски) благополучно развиваются в дочерние розеточные побеги, что и приводит к формированию многорозеточной биоморфы. При этом придаточный корень размножения, на котором и образовались дочерние розеточные побеги, располагаясь вертикально, выполняет функцию главного корня.

Выявленная нами особенность, и есть не что иное, как один из способов вегетативного размножения у *P. lanceolata*, который проявляется на рыхлых почвах с легким механическим составом. При однократном наблюдении образующиеся таким образом раметы можно принять за стержнекорневые растения. В природе такая особенность нами была выявлена лишь в ценопопуляции *P. lanceolata* в Дубовой роще (Османова, 1999; Жукова, Османова, 1999).

Можно отметить, что дочерние розеточные побеги у *P. lanceolata* являются монокарпическими и в конце вегетационного сезона полностью погибают. Неполный онтогенез дочернего розеточного побега *P. lanceolata* заканчивается в средневозрастном и старом генеративном состояниях, но полный онтогенез самой генеты продолжается.

Таким образом, морфологическая поливариантность *P. lanceolata* проявляется в пластичности морфогенеза его побегов, что способствует вегетативному размножению и увеличивает структурное разнообразие.

Выражаю благодарность своему научному консультанту, д-ру биол. наук, профессору Л.А. Жуковой за ценные советы и замечания.

2.2.3. Комплексный подход к характеристике структурного разнообразия подземных органов высших растений

Одной из важнейших задач ботаники на современном этапе является изучение и сохранение биоразнообразия растений. Эта задача сложна, многоаспектна и требует для своего решения углубленного познания структурного многообразия надземных и подземных органов высших растений. Однако до сих пор недостаточно изучены остаются структурные особенности подземных органов большинства дикорастущих видов растений, принадлежащих к таксонам различного систематического положения, а также не проведена оценка варьирования отдельных макро- и микроструктурных признаков подземных органов в широком диапазоне воздействия на растения факторов внешней среды. Из-за отставания сравнительного изучения структуры подземных от надземных органов растений, на которое указывали еще Ш. Карлквист (Sh.

Carlquist, 1961) и Н.С. Воронин (1964), и сегодня среди ботаников сохраняется ошибочное мнение о якобы существующем в природе однообразии структуры корней и корневых систем видов из различных таксонов царства высших растений. В этой связи актуальным является выявление разнообразия структурной организации корневых систем и многообразия микроструктурных признаков подземных органов, развитых в подземной сфере дикорастущих видов сосудистых споровых и семенных растений.

В процессе многолетних ризологических исследований нами проводился комплексный морфолого-анатомический анализ подземных органов у 133 дикорастущих видов, выполненный на основе единых принципов и методов исследований, обеспечивающих сравнимость результатов. Материал собирали в природных ценопопуляциях видов на Урале, в Западной, Центральной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в том числе на островах Русский и Попова в Японском море. Извлечению из почвы подземных органов у одновозрастных особей каждого вида предшествовал внутривопуляционный анализ морфобиологического разнообразия особей с подробной биоморфологической характеристикой, проводимый по И.Г. Серебрякову (1952, 1962); Л.Б. Заугольной, Л.А. Жуковой (1988); Л.А. Жуковой (2001, 2004) и другим авторам. После извлечения подземных органов, проводимого методом сухой откопки на траншеях по М.С. Шальту (1960), нами осуществлялась фиксация образцов в этиловом спирте и их транспортировка из полевых условий в лабораторию, где у 10 корней, взятых в корневой системе 10 генеративных особей, готовили микропрепараты поперечных срезов в соответствии с методами световой микроскопии, изложенными в работах Н.С. Воронина (1972), В.Г. Хржановского (1989) и С.Ф. Пономаренко (1989), а также проводили морфометрию и зарисовку срезов с помощью окулярмикрометра и рисовально-проекторного аппарата РА-6. Кроме перечисленных выше методов исследований нами были разработаны следующие оригинальные методики: 1) отображения внешнего и внутреннего строения подземных органов живых растений с помощью сканера «Mustek 1200» в программе «Foto Shop»; 2) изготовление компьютерных микрофотографий срезов подземных органов с помощью компьютерной приставки «Intel»; 3) построение графических схем «структурных моделей» подземных органов, выполняемых в программе «Rain» и полностью адекватных компьютерным микрофотографиям срезов (Таршис, 2003) и анатомическим описаниям, выполненным по схемам, составленным Г.И. Таршис (1975).

Комплексный подход к характеристике морфологических и анатомических особенностей подземных органов дикорастущих видов позволил выделить у них два основных морфологических типа структурной

организации корневых систем, названных нами гомеоморфным и гетероморфным типами, четко отличным и друг от друга по входящим в их состав подземным органам. Наиболее ярко проявление гомеоморфного типа структурной организации корневых систем выражено у четырех широко распространенных на Урале видов: грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.); одноцветки одноцветковой (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray); ортилии однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House) и зимолюбки зонтичной (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton), включаемых А.Л. Тахтаджяном (1987) в состав подсемейства Грушанковые (*Pyroloideae*) и семейства Вересковые (*Ericaceae* A.L. de Jussieu).

Раскопки корневых систем у четырех видов грушанковых, проведенные в 35 модельных ценопопуляциях, выделенных на территории Уральской равнинно-горной страны, протянувшейся с юга на север более чем на 1400 км, показали, что повсеместно у генеративных особей всех видов в подземной сфере сформирована вторично гоморизная корневая система, состоящая из многочисленных придаточных корней, развитых на плагиотропных, шнуровидных, столоновидных корневищах. Показано, что даже в экстремальных экологических условиях, на крайних пределах ареалов видов грушанковых, для них характерно устойчивое сохранение как гомеоморфного типа структурной организации корневых систем, так и устойчивое расположение анатомо-топографических зон в корневищах и корнях. Поэтому у групп видов с гомеоморфным типом структурной организации корневых систем удастся отражать с помощью одной «структурной модели» характерные для таксона анатомические признаки корневищ, а с помощью второй модели – признаки придаточных корней.

Значительно большее разнообразие макро- и микроструктурных признаков подземных органов встречается в природных популяциях видов с гетероморфным типом структурной организации корневых систем. Такой тип организации был обнаружен нами у многих видов покрытосеменных растений, принадлежащих к различным систематическим группам. Наиболее четко гетероморфный тип структурной организации корневых систем проявляется у генеративных особей таких видов как люпинастер пятилистный (*Lupinaster pentaphyllus* Moench) и кровохлебка обыкновенная (*Sanguisorba officinalis* L.). В природных ценопопуляциях этих двух видов устанавливалась частота встречаемости генеративных особей, обладающих аллоризной или вторично гоморизной корневой системой, а также отличающихся друг от друга наличием в подземной сфере метаморфозов корней – корнеклубней и развитием корневищ. На основе этих признаков особи обоих видов были отнесены к корневищно-корнеклубневому или к стержне-корнеклубневому морфотипу.

Исследования показали, что в ценопопуляциях обоих видов, расположенных в лесном фитоценозе на Среднем Урале, преобладают генеративные особи с аллоризной корневой системой и стержне-корнеклубневым морфотипом (люпинастер – 81%; кровохлебка – 64%), тогда как в ценопопуляциях на лугу, наоборот, преобладают особи с вторично гоморизной корневой системой и с корневищно-корнеклубневым морфотипом подземных органов (люпинастер – 60%; кровохлебка – 74%). В ценопопуляциях обоих видов, расположенных в разных частях их ареалов от Урала до Дальнего Востока отмечены значительные колебания численности генеративных особей, обладающих различными корневыми системами и подземными органами, характерными для каждого из морфотипов. Детальная оценка уровня внутривидовой изменчивости анатомических признаков корней и корневищ, проводимая на обширной по протяженности территории, показала наличие очень малых пределов изменчивости ($CV = 2,2-13,2\%$), свидетельствующих о значительной устойчивости микроструктурных признаков. Кроме того, наблюдения за изменчивостью микроструктур в корнях кровохлебки, растущей в полосе прилива вдоль береговой линии на островах Русский и Попова, показали, что даже в экстремальных условиях обитания, у вида сохраняется характерная для его корней топография покровных, основных и проводящих тканей, хотя и отмечается значительная лигнификация оболочек у клеток паренхимы коры.

Проведенные исследования подтвердили необходимость комплексного подхода к изучению структурного разнообразия подземных органов растений наряду с надземными органами, расширяющего наши представления о различных механизмах адаптации видов.

2.2.4. Изменчивость окраски оперения и особенности ее наследования у цесарок

Цесарки относятся к подклассу килегрудых птиц (*Carinata*), отряду курообразных (*Ordo Galliformes*), надсемейству фазановых (*Superfamilia Phasianoidae*), семейству фазановых (*Familia Phasianidae*), подсемейству цесарок (*Subfamilia Nimidinae*). Орнитологи выделяют пять родов и более двадцати видов, подвидов и местных рас этих птиц – типичных эндемиков Африканской орнитофауны.

Окраска оперения у подавляющего большинства видов – серая или черно-серая, реже – голубая с правильно расположенными блестящими пятнами и крапинками, напоминающими жемчужины. Глаза цесарок – голубые или голубовато-серые, что говорит об отсутствии в радужине пигмента желто-красного (феомеланина) и черно-коричневого цвета (эумеланина). Исследователи не обнаружили у цесарок корреляции цве-

та пера с цветом глаз, что связано со специализацией многочисленных генов – модификаторов окраски: одни влияют на отложение пигмента в перьях, другие – в глазах.

Все домашние цесарки происходят от обыкновенной или серой цесарки. Впервые их одомашнили на родине более 3-х тысяч лет назад. В процессе одомашнивания возникли различные цветные вариации этих птиц. Во многих странах разводят серо-кряпчатых, пегих (белогрудых), голубых и кремовых цесарок. Все их фенотипические разновидности являются мутантными формами серокряпчатых цесарок. Поэтому мы будем рассматривать дикий тип окраски цесарок как стандарт при оценке всех ее наследственных форм.

Как сообщали Л.Н. Вейцман (1966) и А.М. Громов (1974), в серокряпчатых (диких) популяциях цесарок время от времени спонтанно выщепляются разнообразные фенотипы по окраске пера. Расположим их по интенсивности окраски оперения – от самых темных к светлым: 1) *черные цесарки* – птицы с фиолетово-черным оперением практически без белых бусинок на пере. Среди особей отмечались как самцы, так и самки этого фенотипа. Они очень редки, в разное время отмечено всего три факта выщепления таких особей; 2) *серокряпчатые цесарки* – птицы с серокряпчатым оперением и разбросанны по всему телу белыми округлыми пятнами, напоминающими жемчужины, хорошо заметные на темно-сером фоне. Большие маховые перья – поперечно-полосатые. Плюсны, пальцы и клюв птиц пепельно-серые. Обычны, являются исходным, диким фенотипом; 3) *пегие или пятнистые цесарки* – птицы с серокряпчатым оперением, белыми жемчужинами на верхней части туловища и белым, без жемчужин, на нижней. И, как правило, с отдельными белыми перьями на груди, животе и на крыльях. Довольно часто встречаемая помесь. По нашему мнению, этот фенотип был исходным при создании загорских белогрудых цесарок; 4) *голубые цесарки* имеют голубоватый, светло-серый цвет пера по всему телу. Расположение белых пятен аналогично серокряпчатой птице. Голубой цвет пера получается за счет эффекта наложения светло-серых перьев друг на друга. Встречаются реже пегих и пятнистых голубых цесарок; 5) *пятнистые голубые цесарки* – птицы с голубоватым оперением, белыми жемчужинами на верхней части туловища и белым, без жемчужин, на нижнее, и, как правило, с отдельными белыми перьями на груди, животе и на крыльях. Похожи на пегих птиц, но цвет пера светло-серый. Часто выщепляются при помеси белых и серокряпчатых фенотипов; 6) *коричневые цесарки* – птицы с темно-коричневым оперением практически без белых бусинок на пере. Среди особей с такой окраской отмечены только самки. Очень редки, отмечено всего два факта появления таких фенотипов; 7) *замшевые или кремовые цесарки* – птицы с пером кремового цвета по всему телу и хорошо видимыми белыми бусинками. Встречаются особи

с разной степенью пигментации пера и оттенков окраски, от серебристого до темно-кремового. Наиболее пигментированными участками являются крылья, спина и бока тела. Данный фенотип выщепляется в стадах довольно часто. Был исходным при создании волжских белых цесарок; 8) *белые цесарки* – птицы, имеющие чисто белое, без бусинок оперение. По всей видимости, являются альбиносами. Цвет глаз неизвестен.

Довольно большое количество цветных вариаций окраски пера цесарок говорит о значительном количестве аллелей самых разнообразных генных локусов, отвечающих за цвет оперения, и возможности возникновения новых аллеломорф. По всей видимости, фенотипическое разнообразие поддерживается у цесарок за счет некоторой доли имеющих в генотипе селективно-нейтральных аллелей окраски пера, которые, не проявляя внешнего эффекта, включаются в генофонд популяции цесарок дикого фенотипа, делая его гетерозиготным по признаку окраски. Имеющиеся на сегодняшний день данные о поливариантности цветовых форм и особенностях их наследования у цесарок позволили создать модель действия генов окраски у этого вида птицы.

По нашему мнению, в структуре описанных фенотипов можно выделить две генетические группы птицы по окраске пера: 1 – эумеланиновые фенотипы, имеющие черную, серокрапчатую и голубую (светло-серую) окраску пера; 2 – феомеланиновые фенотипы, имеющие коричневую, замшевую и кремовую окраску пера.

Серокрапчатые птицы первой группы имеют почти черное оперение по всему телу, окрашенное белыми округлыми пятнами, напоминающими жемчужины. Их плюсны, пальцы и клюв пепельно-серые. Мы предположили, что «дикий» рисунок пера взрослой птицы и пухаточных цесарят (девять продольных полос и темное височное пятно) контролируется одним и тем же геном e^+ .

Появление белых «жемчужин», на наш взгляд, объясняется тем, что фенотипический эффект гена e^+ заключается в ограничении распространения черного пигмента на отдельных участках тела (ограничение отложений эумеланина под действием гена зонального ограничения окраски **Zn**). «Дикому» стандарту присуща оптимальная степень меланизма, выработанная в процессе естественного отбора. Таким образом, типичный полосатый рисунок ювенильной окраски возможен лишь при генотипе e^+/e^+ . Если же общее количество вырабатываемого пигмента недостаточно, то порог, необходимый для образования темных полос, остается недостижимым и «дикой» расцветки не получится. Это возможно при наличии в генотипе гена золотистости (**S**), который, как известно, снижает продукцию эумеланина. И наоборот, в усиленно меланистических генотипах избыток эумеланина как бы перекрывает полосы

и птенцы $e+/e+$ оказываются сплошь темными (черные и грифовые цесарки, не имеющие жемчужин на пере).

Пегие цесарки имеют серокрапчатую спину, хвост, верхнюю часть крыльев и белые, без бусинок, бока тела, нижнюю часть крыльев, низ живота с грудью, ноги. Такая окраска пера также вызвана действием гена $e+$, распространение которого обуславливается действием генов зонального ограничения окраски (**Zn**). Белое оперение этих птиц занимает от 1/3 до 2/3 оперенной площади тела. Явно выраженная полосатость на голове, боках тела пегих суточных цесарят не была выявлена. Данный факт говорит о наличии в их генотипе рецессивного гена золотистости (**S**), который несколько снижает продукцию эумеланина.

Пятнистые голубые цесарки – спонтанно выделившиеся в стаде пегих птиц, также имеют на теле отдельные белые перья, распределение которых по телу подобно исходному фенотипу пегой птицы. Перья птиц этой популяции имеют светло-серую окраску с видимыми жемчужинами. Такой цвет оперения проявляется у птиц под действием генов ослабителей окраски (**Bl**) на ген $e+$. Причем расположение белого пера здесь также обуславливается действием генов зонального ограничения окраски.

В результате изучения птицы, относящейся к группе феомеланиновых (кремовых) фенотипов, мы предположили, что у таких цесарок имеется ген золотистости (**S**), который под действием ослабителя феомеланиновой окраски **ig**, придает оперению разную степень кремовости, а также ген серебристости **s**, проявление которого также ослабляется под действием гена **ig**.

Результаты изучения фенотипов кремовых цесарок (на примере сибирской белой породной группы) показали, что по окраске пера птицу этой группы можно разделить на две группы: с серебристой и кремовой окраской пера. В свою очередь цесарки с серебристой и кремовой окраской подразделялись по интенсивности пигментации оперения на три подгруппы слабо-, средне- и сильнопигментированных особей. Проведенные исследования показали, что у кремовых и серебристых особей существует связь между интенсивностью окраски оперения и полом птицы. Этот факт говорит о том, что наряду с генами феомеланиновой окраски **S** и **s** в полиморфных локусах с несколькими парами аллелей половые хромосомы несут в себе гены эумеланиновой окраски $e+$, подавленные определенным количеством генов ослабителей окраски (**ig** и **Bl**) и действующие как неаллельные гены-модификаторы. Данный факт определяет аутосексность кремовой птицы по степени пигментации пуха и пера. При этом в половых хромосомах самок им отведена роль усилителей пигментации, самцов – ослабителей. Совместное их действие у гетерогенных (по этому признаку) особей и обуславливает среднюю (промежуточную) степень пигментации пера. Отмечен также

тот факт, что с наступлением половой зрелости под действием половых гормонов действие эумеланиновых генов окраски усиливается, и степень пигментации пера у половозрелой птицы увеличивается. Ответственные за проявление кремовой окраски пера гены **S-s** благодаря своему сцепленному с полом действию взаимодействуют друг с другом и формируют окраску пера различной степени пигментации (коричневые, замшевые, кремовые). Такая полиморфность создает дополнительные трудности в полном количественном описании генетического процесса изменения окраски оперения у кремовых цесарок, проходящего долгое время без целенаправленного отбора по признаку степени пигментации пуха и пера птицы.

Таким образом, генетическую структуру фенотипа цесарок можно объяснить проявляющимся действием двух основных менделирующих генов окраски эумеланиновой природы с действием гена **e+** (серокрапчатая окраска) и феомеланиновой природы с действием генов **S, s** (кремовая окраска), которые, в свою очередь, подвержены факторам популяционной динамики. Среди них случайный дрейф генов, их рекомбинация и в меньшей степени миграция. Промежуточные фенотипы оперения, такие как голубые и пегие, возникают, по нашему мнению, под действием генов ослабителей эумеланиновой окраски (**Bl**), а пегие, с разной окраской пера, под действием гена зонального ограничения окраски (**Zn**).

Результаты реципрокных скрещиваний разноокрашенных птиц проведенных в разное время Л.Н. Вейцманом (1966; 1972), А.М. Громовым, Н.К. Гусевой (1974) и В.А. Забиякиным (2003), подтверждают наши предположения.

В работе А.М. Громова и Н.К. Гусевой (1974) было показано, что при прямом и обратном скрещивании серых и голубых цесарок выводятся преимущественно серые (крапчатые) цесарята. Среди потомства второго поколения также встречается лишь небольшое количество голубых. От скрещивания голубых цесарок с кремовыми цесарями главным образом выводятся голубые и крапчатые цесарята (90%). Л.Н. Вейцман (1972) представил факты, что серые, голубые и фиолетовые цесарки, скрещиваемые с белыми, всегда дают пятнистых (пегих) птиц. Скрещивания, проведенные автором (Забиякин, 2003), показали, что у помесей первого поколения во всех типах скрещивания разноокрашенной птицы происходит расщепление признака окраски оперения потомков на 2-4 фенотипа. То есть при таких скрещиваниях у потомков образуются сложные, гетерогаметные генотипы окраски пера, несущие в большинстве случаев признаки промежуточного характера. Отмечен также факт появления среди потомков новых, не отмеченных у родителей фенотипов окраски пера. Так, была выделена группа цесарят, имеющих голубую окраску пера по всему телу. Размноженные в

себе, они в течение трех лет позволили выделить популяцию чисто голубых цесарок. В настоящее время имеющееся количество птицы данного фенотипа позволяет формировать в год до 15 гнезд родительского стада.

На сегодняшний день в России имеются практически все цветные вариации этого вида птицы, содержащейся в двух генофондных хозяйствах ЭПХ ВНИТИП (г. Сергиев Посад, Московская область) и ЗАО «Марийское» (п. Юбилейный, Республика Марий Эл). За последние десятилетия в результате длительной работы ученых-селекционеров и специалистов птицеводов созданы две отечественные породы цесарок: волжские белые (феомеланиновая группа) и загорские белогрудые (зумеланиновая группа). Выведенные породы обладают высокой, по сравнению с исходными популяциями, продуктивностью и оригинальной окраской пера, сильно отличающейся от исходного «дикого» фенотипа. При этом отмечена возможность создания на основе волжских белых цесарок аутосексного по степени пигментации пера кросса.

2.3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ

2.3.1. Некоторые эколого-физиологические механизмы адаптаций в онтогенезе однолетних растений

Применение концепции дискретного описания онтогенеза растений (Работнов, 1950; Уранов, 1975) позволило детально описать возрастные онтогенетические состояния более 450 видов семенных растений. Учениками и последователями А.А. Уранова (Жукова, 1995 и др.) разработаны четкие морфологические критерии выделения онтогенетических состояний практически для растений всех биоморф. В то же время выполнено недостаточное количество работ, в которых бы изучались особенности физиологических процессов на разных этапах онтогенеза. Без физиологической оценки отдельных этапов онтогенеза невозможно в полной мере представить себе общую картину протекания процессов роста и развития растений в целом. Использование физиологических подходов при изучении онтогенеза обусловлено тем, что именно эффективность энергетических и метаболических процессов определяет конкурентноспособность вида, темп его развития и, в конечном счете, онтогенетическую структуру популяции.

В связи с этим на кафедре экологии Марийского госуниверситета проводятся многолетние исследования по выявлению динамики морфофизиологических признаков онтогенетических состояний растений при различных условиях произрастания. При этом учитываются различные экологические факторы: биотические – внутривидовые взаимоотношения

отношения (Жукова, Воскресенская, Грошева, 1996; Грошева, Воскресенская, 1998; Грошева, Воскресенская, Жукова, 1996 и др.); абиотические – влажность, температура, освещенность (Скочиллова, Пигулевская, Жукова, 2000); антропогенные – загрязнение атмосферы, почвы, воды и др. (Алябышева, Воскресенская, 1998; Воскресенская и др., 2004; Сарбаева, Воскресенская, 2005 и др.). Большое внимание при этом уделяется изучению механизмов адаптации растений к среде произрастания.

Адаптация – явление общебиологическое. В состоянии непрерывной адаптации находятся все живые организмы в ходе их филогенеза и онтогенеза. Экспрессия эволюционных (филогенетических) механизмов адаптации проявляется на морфологическом и анатомическом уровнях. Сформированные в ходе эволюции механизмы – это первый и наиболее надежный «уровень обороны». До тех пор пока протекторный потенциал превышает повреждающее воздействие фактора, растение не испытывает состояния стресса. В противном случае «подключаются» физиологические защитные механизмы, регуляция которых осуществляется на организменном уровне. Недостаточность этих систем инициирует формирование защитных механизмов клеточного и молекулярного уровней регуляции (Кузнецов, 2004). Адаптивная стратегия растений – это комплекс морфологических, физиологических и биохимических характеристик, который позволяет эффективно использовать ресурсы среды (Иванов, Пьянков, 2000).

В задачу данной работы входило оценить по совокупности морфологических и физиологических характеристик особенности онтогенеза однолетних растений и их адаптационные возможности в различных условиях внутривидовых взаимоотношений.

Объектом исследований выбраны однолетние растения: амарант багряный (*Amaranthus cruentus* L.) и календула лекарственная (*Calendula officinalis* L.), которые были выращены на биостанции Марийского государственного университета. В работе использовались посадки с различной плотностью: амарант багряный (15×15; 20×20; 30×30 см), календула лекарственная (3×3; 9×9; 13×13 см). Описание онтогенетических состояний и морфологические показатели были получены с использованием общепринятых в популяционной экологии методик. Активность фермента пероксидазы (К.Ф. 1.11.1.7) определяли спектрофотометрическим методом при длине волны 670 нм с бензидином (Гавриленко и др., 1975), каталазы (К.Ф. 1.11.1.6) – титрометрическим методом (Белозерский, Проскураков, 1951), полифенолоксидазы (К.Ф.1.10.3.1) – спектрофотометрическим методом при длине волны 420 нм с пирокатехином (Гавриленко и др., 1975). Содержание белка определяли по методу Лоури (Lowry, 1951). Определение фракционного состава воды проводилось рефрактометрическим методом, интенсивность

транспирации – весовым методом (Практикум ..., 1996). Результаты обработаны статистически, применяли дисперсионный анализ.

Детальное описание онтогенетических состояний исследуемых видов (амаранта багряного и календулы лекарственной) показало, что основными морфологическими признаками-маркерами для подразделения прегенеративного периода могут служить форма и размер листовой пластинки, ветвление побеговой и корневой систем. Как и у всех однолетников, генеративный период *Amaranthus cruentus* и *Calendula officinalis* может быть представлен четырьмя онтогенетическими состояниями, соответствующими следующим фенофазам: молодые генеративные растения (g_1), зрелые генеративные растения (g_2), старые генеративные (g_3) и отмирающие генеративные растения (sc) (Жукова и др., 1997; Жукова и др., 2000).

Наблюдение за ростом и развитием амаранта багряного и календулы лекарственной по шкале биологического времени показало, что в ювенильном и иматурном состояниях интенсивность роста была достаточно высокой. При переходе растений к виргинильному состоянию рост замедлялся. Снижение роста особенно четко наблюдалось в загущенных посадках каждого исследуемого вида. При переходе растений от виргинильного к генеративному состоянию интенсивность роста данных растений по всем плотностям посева несколько уменьшалась.

Следует отметить, что высота растений изменялась в зависимости от плотности посадки следующим образом: наибольшая высота побега была отмечена у растений с меньшей плотностью посадки, т.е. у амаранта багряного при густоте 30×30 см и у календулы лекарственной – 13×13 см. Высота же побега в загущенных посадках у амаранта багряного (9×9) и календулы лекарственной (3×3), была значительно меньше, и рост побегов приостанавливался раньше, то есть в молодом генеративном состоянии.

Длина главного корня в загущенных посевах была почти в 1,3-1,5 раз больше по сравнению с длиной главного корня растений, произрастающих при меньшей плотности посадки. Это дает основание заключить, что у редко посаженных однолетников большая плотность питания приводит к формированию поверхностной корневой системы, а в загущенных посевах наблюдается существенное углубление корней с целью поглощения более глубоко расположенных слоев воды и минеральных веществ.

Неблагоприятные условия произрастания наиболее опасны на ранних этапах онтогенеза, когда в силу незрелости многих функциональных систем развивающегося организма его жизнеспособность зависит, прежде всего, от наиболее уязвимых звеньев в цепи метаболических процессов. Как показали результаты нашей работы, уже на начальных

этапах онтогенеза у изученных однолетников начинаются активные метаболические процессы. Сразу же после прорастания семян календулы лекарственной и амаранта багряного происходит активизация метаболических процессов, на что указывает появление активности железосодержащих оксидаз. На рисунке 19 (а, б, в) показана динамика изменения активности ферментов пероксидазы, каталазы и полифенолоксидазы у календулы лекарственной и амаранта багряного в онтогенезе.

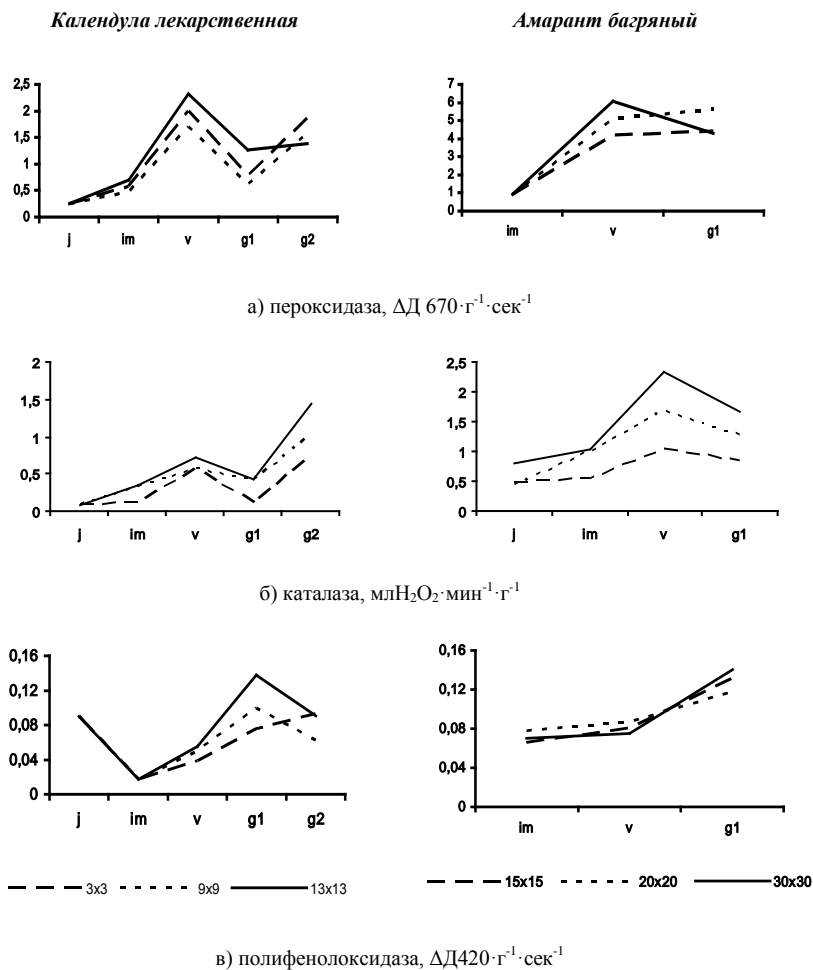


Рис. 19. Изменение активности железосодержащих ферментов в онтогенезе однолетних растений

На начальных этапах онтогенеза (j, im) активность ферментов каталазы и пероксидазы была ниже у обоих исследуемых видов по сравнению с последующими онтогенетическими состояниями. При этом у редко посаженных растений активность железосодержащих ферментов была выше, чем в загущенных посадках.

Сравнивая календулу лекарственную и амарант багряный по активности фермента пероксидазы в онтогенезе, хотелось бы отметить, что наиболее высокая активность этого окислительно-восстановительного фермента отмечалась в виргинильном онтогенетическом состоянии. Известно, что максимальная активность пероксидазы совпадает с периодом наиболее интенсивных метаболических процессов, требующих повышенных затрат энергии. Это подтверждает существующее мнение о том, что пероксидаза может участвовать в процессах биологического окисления в критические в энергетическом отношении периоды развития растений.

Аналогичная тенденция отмечалась и у другого исследуемого нами железосодержащего фермента – каталазы. Так, наиболее высокой каталазной активностью обладали листья растений календулы лекарственной в виргинильном и средневозрастном генеративном состоянии. Это было особенно отчетливо заметно в варианте с наименьшей плотностью посадки 13×13 см. В локусах с большей плотностью посадки (3×3 см) у календулы лекарственной на исследуемых этапах онтогенеза активность этого фермента была несколько ниже. В целом, активность железосодержащих ферментов пероксидазы и каталазы у маранта багряного была в 2-3 раза выше по сравнению с активностью этого фермента у календулы лекарственной.

В литературе высказывается предположение, что действие пероксидазы и полифенолоксидазы, ответственных за окисление фенольных соединений, по-видимому, функционально сопряжены (Якушкина, 2005). Как показали результаты нашей работы (рис. 19, в), активность полифенолоксидазы в имматурном состоянии была низкой, затем постепенно усиливалась и достигла своего пика в молодом генеративном состоянии.

Результаты по динамике изменения активности железа и медьсодержащих оксидаз в онтогенезе совпадают с нашими данными по содержанию белка. Так, на начальных этапах онтогенеза (j, im) содержание белка было низким и значительно (в 2 раза) увеличилось в виргинильном состоянии. При этом содержание белка было выше у амаранта багряного по сравнению с календулой лекарственной.

В данной работе эндогенный фактор – высокая плотность популяции – выступает в роли своеобразного экологического стресса. В результате растения, выросшие в плотных посадках, имели в целом более низкий

уровень ферментативной активности и находились в состоянии пониженной жизненности на всех этапах онтогенеза. Наиболее высокая интенсивность окислительно-восстановительных процессов наблюдалась у редко посаженных растений календулы лекарственной при плотности посадки 9×9 и у амаранта багряного – 30×30 см.

Таким образом, в ходе работы обнаружен двухфазный характер изменения активности железосодержащих ферментов пероксидазы и каталазы в онтогенезе однолетних растений. Пики активности этих ферментов отмечались в виргинильном и средневозрастном генеративном состояниях, в то время как пик активности медьсодержащего фермента – полифенолоксидазы – приходился на молодое генеративное состояние. По-видимому, колебательный характер изменения каталазной и пероксидазной активности у однолетних растений объясняется снижением активности одних ферментов, сопровождающимся одновременно усилением активности других окислительно-восстановительных систем. У амаранта багряного и календулы лекарственной снижение активности железосодержащих оксидаз в молодом генеративном состоянии сопровождается одновременным усилением активности медьсодержащего фермента – полифенолоксидазы.

Возможно, в процессе онтогенеза однолетников происходит смена дыхательных систем: в виргинильном и зрелом генеративном состояниях большой вклад в дыхание вносят железосодержащие оксидазы, а при переходе от прегенеративного в генеративный период усиливается роль медьсодержащих комплексов. Изменение доли вклада в общий дыхательный метаболизм различных ферментативных систем и перестройка систем дыхания имеют большое адаптационное значение.

В ходе онтогенеза не остаются постоянными и показатели водного режима растений. Как показали результаты нашей работы (рис. 20), у амаранта багряного наблюдались незначительные отличия по содержанию общей воды на разных этапах онтогенеза и находились в интервале от 75 до 80%. Суммарное содержание воды у календулы лекарственной было несколько выше (82-92%), чем у амаранта багряного. При этом существенных изменений в содержании общей воды в исследуемых онтогенетических состояниях мы не обнаружили. Однако у амаранта багряного намечается тенденция к снижению содержания общей воды по мере старения. Возможно, что причина такого снижения состоит в уменьшении водопоглощающих и водоудерживающих свойств протоплазмы тканей растений. Густота посадки не оказала существенного влияния на суммарное содержание воды, однако на более поздних этапах онтогенеза, несмотря на снижение способности к набуханию коллоидов протоплазмы, у календулы лекарственной, содержание общей воды было достоверно выше при плотности посева 9×9 см.

В содержании связанной фракции воды (рис. 20, б) в листьях амаранта багряного обозначались два максимума, которые приходятся на имматурное и молодое генеративное состояния. Установлено, что наиболее критическим периодом роста и развития у амаранта является начальный период онтогенеза, когда растение особенно чувствительно к пониженным температурам почвы, воздуха, условиям освещенности и увлажнения (Яртиев, Магомедов, 1990). Неблагоприятные условия произрастания нарушают водный статус растений, вызывая состояние водного дефицита. В данный период растения должны быть очень «сильными», чтобы противостоять неблагоприятным для них условиям среды.

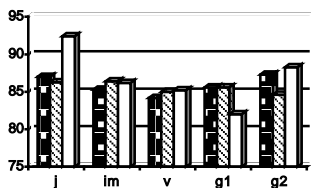
В ходе работы было показано (рис. 20), что содержание связанной фракции воды у календулы лекарственной достигает максимального в имматурном и виргинильном состояниях (более 50%). Большое содержание данной фракции воды в прегенеративных этапах онтогенеза определяет, как и в случае с амарантом, устойчивость молодых растений против неблагоприятных факторов среды.

Учитывая, что количество свободной воды характеризует интенсивность протекания физиологических процессов, а одним из них является транспирация, то следующим этапом нашей работы было определение интенсивности транспирации у амаранта багряного и календулы лекарственной на разных этапах онтогенеза.

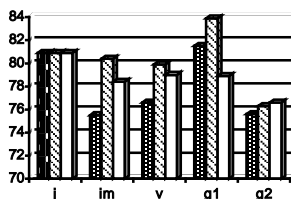
В литературе отмечается, что интенсивность транспирации зависит от возраста растений. С увеличением возраста интенсивность транспирации, как правило, падает (Якушкина, 2005). Опыты, проведенные на растениях календулы лекарственной, в какой-то степени подтвердили указанную закономерность. Аналогичные результаты получены с амарантом в работах А.С. Муравьевой и др. (1991). Ими было показано, что интенсивность транспирации в виргинильный период составила 5,7, а в генеративный – 2,4 ($\text{г} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{дм}^2$). Как видно из рисунка 20 (в), наибольшими показателями интенсивности транспирации отличались растения амаранта багряного, находящиеся в виргинильном состоянии, наименьшими – молодые генеративные.

В наших опытах было показано, что растения амаранта багряного транспирируют значительно меньше (почти в 2 раза), чем растения календулы лекарственной, что объясняется, по-видимому, высокой водоудерживающей способностью амаранта. С помощью «блокатора» плазмалеммы нитрата свинца А.С. Муравьевой с соавт. (1989) было установлено, что высокая водоудерживающая способность клеток амаранта в значительной степени обусловлена сопротивлением плазмалеммы клеток мезофилла выходу воды.

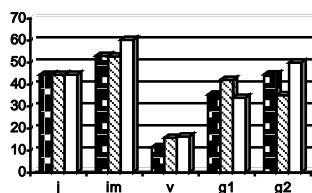
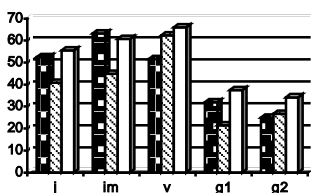
Календула лекарственная



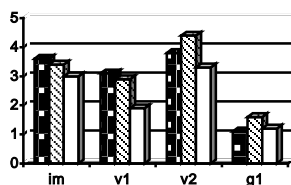
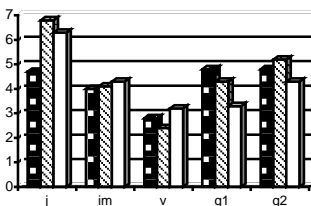
Амарант багряный



а) содержание общей воды, %



б) содержание связанной воды, %



■ 3x3 ▨ 9x9x □ 13x13

■ 15x15 ▨ 20x20 □ 30x30

в) интенсивность транспирации, г·час⁻¹·дм⁻²

Рис. 20. Изменение показателей водного режима в онтогенезе однолетних растений

Транспирация является наиболее лабильной функцией растений, зависящей не только от внутренних факторов, но, возможно, и, в большей степени, от факторов внешних. Фактором среды, оказывающим значительное влияние на процесс транспирации, является температура. С ее повышением увеличивается дефицит влажности воздушного пространства. При наличии в атмосфере дефицита насыщения возникает градиент активности воды в направлении от клеток мезофилла листа к возду-

ху межклетников и от него к атмосферному воздуху, вследствие чего испарение воды возрастает.

Растения амаранта багряного вели себя по-иному. С понижением температуры окружающей среды интенсивность транспирации возрастала. Артефакт, по-видимому, объясняется тем, что амарант обнаруживает относительную независимость от условий окружающей среды, что является его чисто эволюционным признаком (Муравьева и др., 1991).

Таким образом, изучение процессов водного режима однолетних растений показало, что интенсивность транспирации у календулы лекарственной зависела от погодно-климатических условий среды; амарант багряный показал в этом отношении определенную степень консервативности, что указывает на то, что он относится к более засухоустойчивым видам растений.

Содержание свободной воды на определенных этапах онтогенеза амаранта багряного и календулы лекарственной имело известную степень зависимости с интенсивностью некоторых физиологических процессов. Наиболее критическим периодом онтогенеза в отношении водного режима у обоих исследуемых растений оказался прегенеративный этап онтогенеза.

Таким образом, исследование ряда физиологических процессов, а именно изучение показателей водного режима и активности металлсодержащих оксидаз дает основание предположить, что поддержка устойчивого состояния организма обусловлена координацией комплекса физиологических реакций. При произрастании в оптимальных условиях густоты посадки их сопряженность не нарушается. При этом достигается динамический «гомеостаз процессов», отражающий постоянство соотношения скоростей пластического и энергетического обменов. В условиях стресса, вызванного высокой внутривидовой конкуренцией (загущенный посев) происходит перестройка структурных параметров органов растений, что влечет за собой изменение их функциональных свойств и как следствие, формирование менее продуктивных особей с более ранним завершением онтогенеза.

Слабая внутривидовая конкуренция (разреженный посев) стимулирует доминирование более продуктивных растений, с большей длительностью онтогенеза у большинства особей. Большая напряженность внутривидовых взаимоотношений в густых посадках приводит к более медленному развитию растений, уменьшению их размеров и снижению уровня жизнеспособности. В условиях загущения посева происходит разбалансировка физиологических процессов, что влечет за собой дестабилизацию морфогенеза.

В результате проведённых исследований можно заключить, что в процессе онтогенеза однолетних растений в оптимальных внутривидовых взаимоотношениях происходит максимальная сбалансированность физиологических процессов и формирование адаптационного потенциала вида. Сам факт существования устойчивой в пространстве (внутривидовая конкуренция) популяционной системы свидетельствует об адаптации его компонентов. В ходе работы была выявлена экологическая составляющая (слабая и сильная внутривидовая конкуренция), влияющая на формирование структуры популяции.

На основе обобщения полученных результатов возможна разработка целостного представления о формировании адаптивной структуры популяции однолетних растений по совокупности морфологических и физиологических характеристик в различных условиях пространственно-временного континуума.

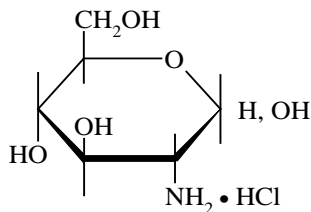
Таким образом, полученные в результате работы данные подтверждают тот факт, что предложенная ранее классификация поливариантности развития растительных организмов должна быть дополнена еще одним надтипом – функциональным, включающим физиологический и биохимический типы поливариантности.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 04-04-49152 «Экологические механизмы адаптации растений к среде обитания и устойчивость популяций».

2.3.2. Солянокислый D-глюкозамин из некоторых видов шляпочных грибов, произрастающих в естественных условиях на территории Республики Марий Эл

Одним из приоритетных направлений исследования природных соединений является выделение, идентификация и изучение физико-химических свойств полисахаридов, гликопротеинов и гликолипидов. С этих позиций одними из самых перспективных объектов для изучения являются биополиаминосахарид – хитин и получаемый из него методом деполимеризации при кислотном расщеплении, моноаминосахарид – солянокислый D-глюкозамин [DGA·HCl], последний представляет несомненный интерес для медицинской химии и является ценным сырьем для дальнейшего синтеза биологически активных веществ.

Солянокислый D(+)-глюкозамин [C₆H₁₃O₅N·HCl], хлоргидрат 2-деокси-2-амино-β-D-глюкозы, D(+)-глюкозамин хлоргидрат, солянокислый хитозамин – это природный аminosахар, структурный аналог глюкозы, где в качестве заместителя у второго углеродного атома имеется не гидроксильная группа, а первичная аминогруппа:



Солянокислый D(+)-глюкозамин является основой субстанции ценных лекарственных препаратов, имеет большое значение в формировании и поддержании целостности сухожилий, кожи, глаз, ногтей, костей, связок и сердечных клапанов. Это вещество используется для лечения артритов, артрозов, инфекционных и онкологических заболеваний, а также в качестве иммуностимуляторов и пищевых добавок. Соединения, синтезированные на основе D-глюкозамина, нашли применение и в других областях таких как: биохимия, биомедицина, сельское хозяйство, косметология. Его потеря тканями, приводит к раннему разрушению клеток, потере клеточных функций, ослаблению соединительной ткани и утрате гибкости. Кроме того, фрагмент D-глюкозамина содержится во многих важных биологических системах: мурамовой кислоте, N-ацетилманнозамине, гиалуроновой кислоте, гепарине, хондроитинсульфате и т.д.

С каждым годом сфера потребления DGA·HCl расширяется, а вместе с ним растёт потребность человечества в дополнительных количествах этого уникального соединения. Поэтому очевидна актуальность расширения сырьевой базы и поиска новых источников получения D-глюкозамин хлоргидрата и хитинсодержащего материала.

Как известно, хитин выполняет во многих организмах (бактерии, клетки грибов, дрожжей, диатомовых водорослей, ракообразных, щетинках полихет, насекомых, и хризифлагеллят) опорные и защитные функции, играет роль кожицы и является главным органическим твердым скелетным веществом. На сегодняшний день в мире общепризнанным объектом для получения DGA·HCl является хитин, выделенный из ракообразных. В то же время, грибы, как источник хитина, обладают рядом преимуществ: высокая скорость роста; минимальные количества минеральных веществ; возможность использования отходов пищевой и микробиологической промышленности. В клеточной стенке [КС] грибов хитин содержится только в виде комплекса с β-глюканом. Хитин-глюкановый комплекс [ХтГК], получаемый из грибов, по своим показателям ни в чем не уступает хитину, кроме того, гораздо легче дает производные.

Учитывая, что основным богатством нашего региона являются леса, мы обратили внимание на шляпочные высшие грибы [ВГ]. Республика Марий Эл издавна славилась своими лесными богатствами, в том числе и грибами, являющимися одним из источников хитина. Грибной сезон в республике Марий Эл начинается с конца марта – начала апреля и заканчивается поздней осенью. Гриб вида *Flammulina velutipes* грибники собирают в течение декабря месяца. Это означает, что фактически круглый год можно использовать свежее исходное сырье плодовых тел шляпочных грибов для получения хитинсодержащего материала. Кроме того, в зимний период можно использовать сушеные и искусственно культивируемые грибы, так как для этого в республике есть все необходимые условия и производственные возможности.

Целью настоящей работы является расщепление хитин-глюканового комплекса, выделенного из некоторых видов ВГ, произрастающих в естественных условиях на территории Республики Марий Эл, до DGA·HCl с препаративным выделением последнего.

Для получения DGA·HCl из ХтГК использованы воздушно-сухие биомассы четырех видов ВГ, произрастающих в естественных условиях в разных районах на территории республики Марий Эл, таких как: класс Basidiomycetes: *Lactarius rufus*, *Amanita muscaria*, *Suillus bovinus*, и класс Ascomycetes: *Morchella esculenta*. ХтГК выделены по методике Ф.Ф. Шарниной с соавт. (2004) и проанализированы на содержание органических веществ, минеральных веществ [МВ], общего азота [N_{Общ.}], [DGA·HCl]. Количество МВ и влагосодержание образцов определено гравиметрическим методом по ТУ 15-01-472-87. Для определения N_{Общ.} использованы метод Кельдаля и метод фотоэлектроколориметрии. Содержание DGA·HCl в гидролизате определено фотометрическим методом по Эльсону-Моргану. Состав подтвержден элементным анализом по азоту, углероду и водороду. Строение ХтГК подтверждено ИК-Фурье-спектрами (в таблетках с KBr). В экспериментах использована аппаратура фирмы «Bruker» – инфракрасный Фурье-спектрофотометр «VECTOR 22». Количество хитина, входящего в состав ХтГК, рассчитано по формуле: $X=N / 6,89 \cdot 100\%$, где X – количество хитина в ХтГК, %; N – содержание азота в ХтГК, %; 6,89% – содержание азота в чистом хитине (Шарнина и др., 2003). Препаративное выделение DGA·HCl произведено кислотным гидролизом ХтГК по модифицированной методике, указанной в работах Ф.Ф. Шарниной с соавт. (2003) и А.В. Полушиной (2004). Степень чистоты проконтролирована методом тонкослойной хроматографии на пластинках «Силуфол – 254» со стандартом в нескольких элюентах; сравнением температур плавления и пробой смешанного плавления; по удельному вращению, определенному на поляриметре СМ-3 УХЛ 4.2 после установления равновесия (α - и β -форм) в течение суток.

Первым этапом наших исследований явилось выделение ХтГК из воздушно-сухой биомассы грибов (табл. 8).

В зависимости от влажности воздуха содержание воды колеблется от 7,5 до 9,5%. Грибная биомасса *S. bovinus*, собранная на болоте, заведомо имеет небольшое содержание МВ, а грибы, произрастающие на песчаной почве *A. muscaria* и *M. esulenta*, напротив, значительно отличаются по зольности, *L. rufus*, собранные на дерново-подзолистой почве, занимает промежуточное значение. Это согласуется с общепринятыми сведениями о том, что содержание ХтГК в ВГ зависит от типа почвы, климатических условий, экологической обстановки местности, в которой данный объект произрастает.

Таблица 8

Характеристика исходного воздушно-сухого сырья

Вид гриба	Влажность, %	МВ, %	N _{общ} , %	DGA-HCl, %
<i>Lactarius rufus</i>	10,2	7,5	3,9	9,8
<i>Amanita muscaria</i>	10,4	9,5	4,8	7,5
<i>Suillus bovinus</i>	7,3	4,8	2,7	4,3
<i>Morchella esculenta</i>	7,0	9,5	3,8	

ХтГК, являясь нерастворимым полимером, не поддается выделению из КС экстракцией напрямую. Для его выделения необходимо последовательно отделить белковую и минеральную составляющие. С этой целью, учитывая особенности химического состава КС, было осуществлено выделение ХтГК по методике, предложенной для низших грибов (Феофилова и др., 1995), с последующим усовершенствованием применительно к высшим грибам (Шарнина и др., 2004). Логика принятой нами последовательности обработки биомассы определена тем, что в первую очередь используется реагент, способствующий наибольшему удалению сопутствующих веществ. На первой стадии таковым является раствор щелочи. Следующая стадия – стадия деминерализации [ДМ] – состояла в обработке полученного полупродукта раствором соляной кислоты. На этом этапе биомасса освобождается от МВ, при этом кислота способствует частичному растворению сахаров. Однако ХтГК содержат меланин, и для его удаления необходимо вводить дополнительную стадию после кислотной обработки. Простейшим методом обесцвечивания является процесс отбеливания раствором перекиси водорода с добавлением гидроксида аммония. Две последующие стадии депротенизации [ДП] и ДМ проводились с целью растворения остаточных количеств белка и МВ соответственно. Характеристики полученных образцов ХтГК соответствуют техническим условиям ТУ 15-01-472-87 для хитинсодержащего материала (табл. 9).

Таблица 9

**Физико-химические характеристики ХтГК выделенных из высших грибов,
в сравнении с хитином Arthropoda**

ХтГК	Содержание, %						
	вых. ХтГК	мин. в-ва	орг. в-ва	азот общ.	DGA·HCl	хитин	глюкан
<i>Am.muscaria</i>	9,5	0,9	99,1	5,6	55,6	81,2	17,9
<i>Lact.rufus</i>	9,0	1,1	98,9	5,1	47,9	73,9	25,2
<i>Mor.esculenta</i>	10,7	0,5	99,5	3,5	39,6	50,7	48,8
<i>Suill.bouinus</i>	6,2	0,3	99,7	3,0	33,0	43,5	56,2
<i>Arthropoda</i> хитин ракообразных	–	0,4	99,6	6,77	70,3	98,2	–

Обращает на себя внимание тот факт, что содержание МВ для *S. bouinus* и *A. muscaria* существенно отличаются от двух других ХтГК. Возможно, природа минеральной составляющей такова, что двукратной обработки кислотой недостаточно для более максимального растворения этого компонента. В целом значения этого параметра попадают в допустимый предел. Наиболее богат хитином ХтГК из *A. muscaria*, наименьшее его количество отмечено для *S. bouinus*. Выход ХтГК из грибной биомассы зависит от вида гриба и колеблется от 6,2 до 10,7%. Все ХтГК представляют собой сыпучие вещества светло-бежевого цвета. Существенного различия в ИК-спектрах хитина ракообразных и ХтГК, выделенных из ВГ, по основным характеристическим полосам не обнаружено.

Выделение DGA·HCl проведено по модифицированной методике (Полушина и др., 2004) с учетом особенностей состава ХтГК (Шарнина и др., 2003). В ХтГК высших грибов содержится значительное количество соли аминоксахара и выход продуктов гидролиза колеблется от 18 до 30% от ХтГК, что связано с содержанием хитина в исходном ХтГК (табл. 10).

Таблица 10

Характеристики, полученных D-глюкозаминов

DGA·HCl из ХтГК гриба	Выход DGA·HCl, %	T пл.с разл., °C	$[\alpha]^{20}$ в воде	Rf 100
<i>M. esculenta</i>	20	210-211	+63	52
<i>L. rufus</i>	26	210-211	+64	52
<i>S. bouinus</i>	18	210-212	+59	53
<i>A. muscaria</i>	30	210-211	+68	53
Хитин краба	70	210	+66	53
DGA·HCl стандарт	–	210	+66	53

Полученный DGA·HCl соответствует нормам по регламенту для субстанции ФСП 42-0314-1478-01 (Паспорт ..., 2003): белый кристаллический порошок без запаха, реакция с реактивом Эрлиха положительна, легко растворим в воде, в виде 20%-ного водного раствора прозрачен, мало растворим в спирте, не растворим в хлороформе, температура плавления 210°C с разложением и соответствует литературным данным, удельное вращение колеблется в районе $[\alpha_D^{20}] = 59-66^0$, что находится в пределах нормы.

Степень чистоты его проконтролирована и оценена методом тонкослойной хроматографии в нескольких элюентах со стандартами (DGA·HCl, фруктоза, глюкоза) с использованием пластинок «Silufol-UV-254»: А) изопропанол:ацетон: 0,2 м молочная кислота (6:3:1), $R_f = 0,57$; Б) этанол:ацетон (3:2), $R_f = 0,53$; В) этанол:ацетон:гексан (2:2:1), $R_f = 0,28$ (рис. 21, позиция 1 на хроматограммах). Проявление хроматограмм осуществлено в парах йода, затем опрыскано смесью анилина, дифениламина в ацетоне и фосфорной кислоты. После этого хроматографические пластинки проявлены нагреванием при 120°C.

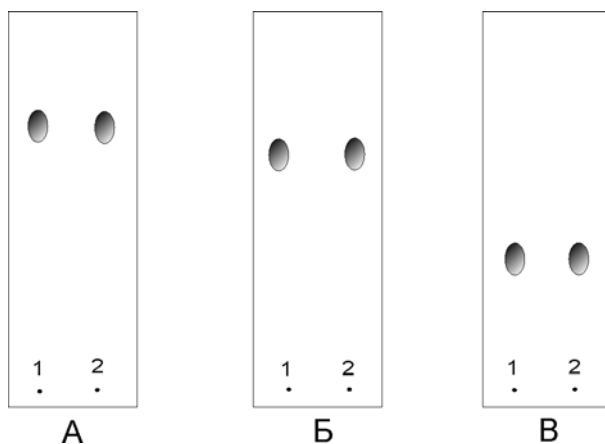


Рис. 21. Общий вид хроматограмм в разных системах:

1 – DGA·HCl из хитина ракообразных – стандарт; 2 – DGA·HCl выделенный из высшего гриба вида *Amanita muscaria*

На пластинках наблюдались по одному пятну для каждого из полученных продуктов красно-бурого цвета, что подтверждает достаточную степень чистоты солей глюкозамина. Значения R_f в отдельных системах практически идентичны для всех продуктов (рис. 21, позиция 1 (стандарт) и 2 (DGA·HCl высшего гриба) на хроматограммах).

Строение DGA·HCl, полученного из ХтГК, подтверждено методом ИК-спектроскопии в сравнении с ИК-спектром стандартного DGA·HCl. При изучении было установлено, что по наличию основных функциональных групп ИК-спектр D-Глюкозамин хлоргидрата, полученного из ХтГК, практически полностью идентичен ИК-спектру DGA·HCl, выделенного из хитина ракообразных.

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что, DGA·HCl, полученный из ХтГК высших грибов, по своему качеству не уступает DGA·HCl, выделенному из хитина ракообразных. Показано, что высшие грибы видов *Lactarius rufus*, *Amanita muscaria*, *Suillus bovinus* и *Morchella esculenta* республики «Марий-Эл» могут рассматриваться как потенциальное сырье для получения DGA·HCl одного из важных для медицины лекарственных препаратов.

2.4. ДИНАМИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ

2.4.1. Временная поливариантность развития кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.) на пойменном лугу

Кровохлебка лекарственная – многолетняя, короткокорневищная, стержнекорневая трава с многоглавым каудексом, поликарпик. Vegetативные розеточные побеги живут до 34 лет, генеративные – пазушные, безрозеточные, однолетние, монокарпические. До средневозрастного генеративного возрастного состояния включительно кровохлебка существует в виде целостной (сначала моно-, потом полицентрической) особи, затем – клона в старом генеративном и субсенильном возрастных состояниях и далее в виде партикул.

Работа выполнена на пойменном лугу реки Угры, притока реки Оки, в Дворцовском расширении поймы (Калужская область, «Залидовские луга», с 1997 г. входящие в национальный парк «Угра»). Наблюдения проводились за развитием маркированных особей кровохлебки лекарственной на постоянных участках. Трудность в осуществлении мониторинга за особями этого вида заключается в невозможности без выкопки отличить особи семенного и вегетативного происхождения, определить границы особей и их возрастные состояния. Поэтому пришлось искать участки, где ценопопуляции (ЦП) кровохлебки имеют семенное происхождение. Для этого предварительно изучали ЦП на временных площадках, где производили раскопки (Изучение ..., 1986).

За годы работы в пойме Угры нам удалось найти только 2 участка, отвечающих этому требованию. В годы начала наблюдений на этих участках у *S. officinalis* не происходило вегетативного размножения. Оба эти участка в центральной пойме, сильно отличающиеся друг от друга,

не являются наиболее характерными по своим условиям для этого вида. Один из них (участок V) расположен на вершине гривы высокого уровня, где кровохлебке не хватает влаги, и она появилась незадолго до начала наших наблюдений. Здесь кровохлебка выступает в роли ассектатора, в пятнах – кодоминанта. Вот одно из таких пятен стало объектом наших исследований. Такие же роли кровохлебка играет в сообществе на средней и нижней части склона глубокого лога, на дне которого весной застаивается вода, поднимаясь иногда до нижней и даже до средней части склона. Выше, на верхней части склона и примыкающей вершине гривы среднего уровня, кровохлебка – кодоминант. Здесь у нее происходит интенсивное вегетативное размножение. За этой полосой ниже следует 1 – 3 м без кровохлебки, а потом появляются отдельные семенные особи и скопления таких особей, особенно на нарушенных местах. Они, разбросанные по склону лога на значительные расстояния, и стали предметом наших наблюдений. На этих участках каждая особь получила свой номер. На участке V каждая особь заключалась в провололочное кольцо, которое раздвигалось по мере роста особи. В логу, из-за удаленности растений друг от друга, это не требуется, но появляется необходимость около каждой особи вбивать кол с яркой меткой, чтобы возможно было ее найти, вешать яркие метки на соседние высокие травы. И в том и в другом случае, необходимо иметь план расположения растений. Наблюдения за маркированными особями проводили 3 – 4 раза за сезон: в конце апреля – начале мая или сразу после схода воды, перед покосом и после отрастания травостоя, и в конце сентября. Для каждой особи определялось возрастное состояние, подсчитывалось число вегетативных и генеративных побегов, листьев, измерялись высота и диаметр особи. Всего за годы работы мы наблюдали на участке V за 77 особями, в логу – за 193. Наблюдения в логу, начатые в 1978 г., на участке V – в 1980 г., продолжают по настоящее время. Ежегодно проводились геоботанические описания участков. В данной публикации материал обработан до 2004 г.

Результаты исследований о динамике развития кровохлебки лекарственной на этих участках опубликованы ранее в наших работах (Ермакова, 1983, 1994, 1997; Ермакова, Сугоркина, 1992; Ермакова, Зайцева, 1993). Последующие годы наблюдений внесли существенные коррективы в наши представления о длительности возрастных состояний, особенно более поздних (g₃, ss, s).

В таблице 11 приводятся данные о максимальном и минимальном времени, в которое конкретные особи проходили то или иное возрастное состояние. В таблице 12 отражена длительность перерыва в цветении (суммарная для конкретной особи) в каждом возрастном состоянии в генеративном периоде и длительность перерыва в вегетации (если он случался не один раз, приводится сумма).

Таблица 11

**Длительность возрастных состояний и онтогенеза
кровохлебки лекарственной**

Участки		Лог		Участок V	
длительность возрастных состояний (месяцы)		мини-мальная	макси-мальная	мини-мальная	макси-мальная
возрастные состояния	индексы				
Проростки	p	–	1,1	0,7	1,0
Ювенильные	j	1,5	15,0	0,7	24,0
Имматурные	im	1,0	12,0	9,0	12,5
Виргинильные	v	11,0	177,0	2,0	117,0
Молодые генеративные	g ₁	11,0	74,0	10,0	48,0
Средневозрастные генеративные	g ₂	1,0	168,0	2,0	70,0
Стареющие генеративные	g ₂₋₃	11,0	230,0	3,0	215,0
Старые генеративные	g ₃	4,0	156,0	12,0	145,0
Субсенильные	ss	9,0	119,0	2,0	129,0
Сенильные	s	4,0	34,0	1,7	132,0
Продолжительность онтогенеза (месяцы)		53,5	986,1	43,1	893,5
Продолжительность онтогенеза (годы)		4,5	82,2	3,6	74,5

Таблица 12

**Длительность перерывов в вегетации и цветении
у кровохлебки лекарственной (месяцы)**

Участки	Лог		Участок V		Лог		Участок V	
	перерывы в вегетации				перерывы в цветении			
индексы	min	max	min	max	min	max	min	max
p	–	–	1,0	3,0				
j	1,0	2,0	0,6	21				
im	1,0	1,0	–	–				
v	0,5	12,0	0,6	10,0				
g ₁	1,5	3,5	8,0	34,0	12,0	72,0	10,0	22,0
g ₂	1,5	12,0	8,0	12,0	1,0	72,0	0	22,0
g ₂₋₃	1,0	1,5	–	–	12,0	48,0	1,3	58,0
g ₃	1,0	3,5	1,0	–	24,0	814,0	1,6	105,0
ss	–	0,5	6,0	11,0				
s	–	–	4,0	12,0				

Перерывы в вегетации случались, как правило, у ослабленных особей и просто слабых (j, ss, s): они раньше завершают вегетацию осенью и позже начинают весной, т. е. срок перерыва включает и естественный перерыв на осень – зиму – начало весны. Другой случай – перерывы в засушливые периоды. Они могут быть одновременно у многих ослабленных (например, сенильных растений). Из приведенных в таблицах сведений видно, что поливариантность развития наблюдается как на одном участке (минимумы и максимумы), так и на разных.

Общая длительность онтогенеза, определенная как сумма продолжительности возрастных состояний отдельно у быстро и медленно развивающихся растений, сильно отличается как на одном участке, так и на разных. Однако в течение жизни особи, этапы медленного и быстрого развития часто сменяются: если особь задерживается в одном возрастном состоянии, то следующее она может пройти очень быстро и наоборот. Поэтому реальная длительность онтогенеза каждого конкретного экземпляра будет где-то между максимально и минимально возможными величинами. В реальных условиях участка V одна особь прошла путь от j до g₃ состояния за 25 лет, другая от im до s и гибели за 11 лет, третья от v до s за 25 лет.

2.4.2. Поливариантность темпов развития в ценопопуляциях *Trollius europaeus* L. на Южном Урале

Развитие ценопопуляций (ЦП) растений сопровождается изменениями качественного и количественного состава их элементов, связанными с уровнем рождаемости, элиминации и поливариантностью онтогенеза. Среди указанных причин разнообразия путей развития ЦП, по нашему мнению, наибольшее значение имеет поливариантность онтогенеза, поскольку за счет изменения темпов онтогенетического развития элементов в ценопопуляциях уменьшаются энергетические затраты, изменяется их пространственное распределение, а также сокращаются потери элементов ЦП и не происходит серьезного нарушения потоков поколений особей, что позволяет сформировать адаптивную популяционную структуру.

Поливариантность темпов развития в настоящий момент предстает как наименее изученный тип поливариантности онтогенеза (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова 1986, 1995, 2001). Тем не менее усилия исследователей позволили в достаточной мере изучить это природное явление (Ермакова, Жукова, 1985), что дало возможность выделить клас-

сы поливариантности (Жукова 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991).

Всего выделено 6 классов поливариантности темпов развития (Жукова, 1995): 1) нормальные темпы развития; 2) замедленное развитие; 3) ускоренное развитие; 4) пропуск одного или нескольких онтогенетических состояний или одного периода; 5) реверсии в более ранние состояния или омоложение; 6) вторичный покой.

Для детального исследования поливариантности темпов развития в конкретных ЦП необходимо проводить многолетние наблюдения за маркированными особями разных онтогенетических состояний (Изучение структуры и..., 1986; Жукова и др., 1989; Заугольнова и др., 1993; Zhukova, 2003).

На Южном Урале, на Юго-Западном склоне хребта Юкала (окрестности города Юрюзани Челябинской области) на стационарных участках нами исследовалась поливариантность темпов развития особей из 3 ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) (по 40 площадок 0,5×0,5 м в ЦП, всего около 300 особей). Изученные участки располагались в экотонном сообществе опушки соснового леса (ЦП № 270), на разнотравном лугу лесной поляны (ЦП № 280), в сосновом лесу (ЦП № 290). Определение онтогенетических состояний особей купальницы европейской проводилось на основании описания онтогенеза вида и выявленных диагностических признаков (Акшенцев, 2000; 2002а; 2002б). Для анализа путей онтогенеза составлены рисунки по методике И.В. Ившина (1999).

Оценка условий местообитаний ЦП при использовании программы Ecoscale (Заугольнова, Ханина, 1996), созданной на основе экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983), показала, что абиотические условия среды на исследуемых участках мало различаются и характеризуются освещенностью, типичной для полукрытых пространств и светлых лесов, влажно-лесолуговым слабо переменным увлажнением, соевым режимом небогатых и бедных азотом, слабокислых (рН = 5,5-6,5) почв.

В результате семилетних наблюдений над разновозрастными маркированными особями купальницы европейской выявлены все 6 классов поливариантности темпов развития.

Сравнение длительности разных онтогенетических состояний *T. europaeus* позволило выделить группы нормального, замедленного и ускоренного темпов развития. В группу с нормальными темпами развития включались особи со средней продолжительностью онтогенетического состояния, близкой к моде рассматриваемой выборки особей купальницы европейской. Соответственно, если длительность его была меньше, чем у класса нормального развития, растение относилось к

классу ускоренного развития, а если больше, – к замедленному. Средняя продолжительность жизни растений разных онтогенетических состояний различалась: наименьшие значения наблюдались у *j* особей, наибольшие – у *g* особей (табл. 13).

Таблица 13

Длительность отдельных онтогенетических состояний
T. europaeus L. и характеристика классов развития

ОС*	Мах длительность ОС*, годы	Длительность ОС* классов развития, годы		
		нормального	замедленного	ускоренного
<i>j</i>	3	1-2	3	<1
<i>im</i> ₁	5	2-3	4-5	1
<i>im</i> ₂	5	2-3	4-5	1
<i>v</i> ₁	6	2-3	4-6	1
<i>v</i> ₂	6	2-3	4-6	1
<i>v</i> ₃	7	2-3	4-7	1
<i>g</i> ₁	7	3-4	5-7	1-2
<i>g</i> ₂	7	3-4	5-7	1-2
<i>g</i> ₃	7	3-4	5-7	1-2

* Примечание: ОС – онтогенетические состояния.

В составе ценопопуляций *T. europaeus* встречались особи нормального, замедленного и ускоренного темпов развития. В ходе онтогенеза наблюдавшихся особей отмечалось переключение с нормальных темпов развития на замедленные или ускоренные или наоборот.

Сравнительно редко у изучаемых особей купальницы европейской отмечались пропуски онтогенетических состояний. Единичные варианты пропусков: $v_2 \rightarrow g_1$, $v_1 \rightarrow v_3$, $v_3 \rightarrow g_2$, $g_1 \rightarrow g_3$, $v_3 \rightarrow g_3$ наблюдались на разных стационарных участках. В единичных случаях отмечались варианты резкого сокращения продолжительности онтогенеза, сопровождавшиеся пропуском большого числа онтогенетических состояний и даже целого периода: $v_3 \rightarrow ss$, $g_1 \rightarrow s$ при поражении особей купальницы европейской фитопатогенными организмами.

Напротив, достаточно часто наблюдались реверсии в более ранние онтогенетические состояния, связанные с омоложением при вегетативном размножении. Образовавшиеся раметы, как правило, моложе материнской особи на одно онтогенетическое состояние, однако раметы генеративных растений омолаживаются значительно сильнее. При стационарных наблюдениях и при изучении гербарного материала из луговых сообществ лесного пояса Южного Урала зафиксированы ред-

кие случаи омоложения $v_1 \rightarrow im_2$, $v_2 \rightarrow im_2$, $im_2 \rightarrow im_1$. Значительно чаще можно обнаружить омоложения типа: $g_2 \rightarrow v_3$, $g_3 \rightarrow v_3$, $g_1 \rightarrow v_1$, $g_2 \rightarrow v_2$.

Временный или вторичный покой наблюдался во многих онтогенетических состояниях кроме im_2 , v_1 , g_2 , ss . Наиболее часто фиксировался вторичный покой у особей прегенеративного периода.

Наблюдения за развитием маркированных особей купальницы европейской в период 1999-2004 гг. на стационарных участках в сообществах лесного пояса Южного Урала гг. выявило огромное многообразие путей онтогенеза (рис. 22, 23, 24) (Акшенцев, 2004б). Анализ путей онтогенеза проведен по совокупности всех отмеченных особей.

У 133 проростков выявлено 14 путей онтогенеза, среди которых наиболее часто встречались 3 основных: (1) $p \rightarrow \dagger$ (34 особи) (знак \dagger обозначает гибель растения); (2) $p \rightarrow j \rightarrow \dagger$ (44 особи); (3) $p \rightarrow j \rightarrow j \rightarrow \dagger$ (47 особей). Другие варианты встречались в 1 или 2-х кратных повторностях (рис. 22А).

Среди 87 ювенильных особей зарегистрировано 24 пути онтогенеза. Среди них так же, как и у проростков, преобладали пути онтогенеза, заканчивающиеся гибелью растений: $j \rightarrow \dagger$ – 51 повторение; $j \rightarrow j \rightarrow \dagger$ – 6; $j \rightarrow j \rightarrow j \rightarrow \dagger$ – 4; $j \rightarrow im_1 \rightarrow \dagger$ – 3 (рис. 22Б).

Пути онтогенеза выживших особей, у j обнаруживается больше, но они значительно реже повторяются. Значительное количество и повторяемость путей онтогенеза проростков и ювенильных особей, оканчивающихся гибелью растений, обусловлено высоким уровнем смертности представителей данных онтогенетических групп.

У имматурных и виргинильных особей количество путей онтогенеза увеличивается, но повторяющиеся пути онтогенеза встречаются достаточно редко. Так, у im_1 на 19 особей зарегистрировано 19 путей онтогенеза (рис. 22В), у 14 особей im_2 – 13 (рис. 22Г), у 15 v_1 – 12 (рис. 23А), у 27 v_2 – 17 (рис. 23Б), у 28 v_3 – 20 (рис. 23В). Наиболее массовые варианты отмечены у виргинильных особей. Вариант $v_2 \rightarrow v_2 \rightarrow v_2 \rightarrow v_2 \rightarrow v_3 \rightarrow v_3$ имел 6 повторностей, вариант $v_3 \rightarrow v_3 \rightarrow v_3 \rightarrow v_3 \rightarrow v_3 \rightarrow v_3$ – 4 повторности. Повторяемость путей онтогенеза обусловлена синхронностью развития особей. Сравнение количества путей онтогенеза и их повторяемости у имматурных и виргинильных растений с ювенильными и проростками выявляет значительные различия. Так, у im и v особей количество путей выше, а повторяемость их ниже, чем у p и j особей.

У особей генеративной фракции повторения путей онтогенеза редки (обнаруживался лишь дважды один повторяющийся путь): у 25 особей g_1 – 25 вариантов (рис. 24А), у 20 g_2 – 19 вариантов (рис. 24Б), у 9 g_3 – 9 вариантов (рис. 24В).

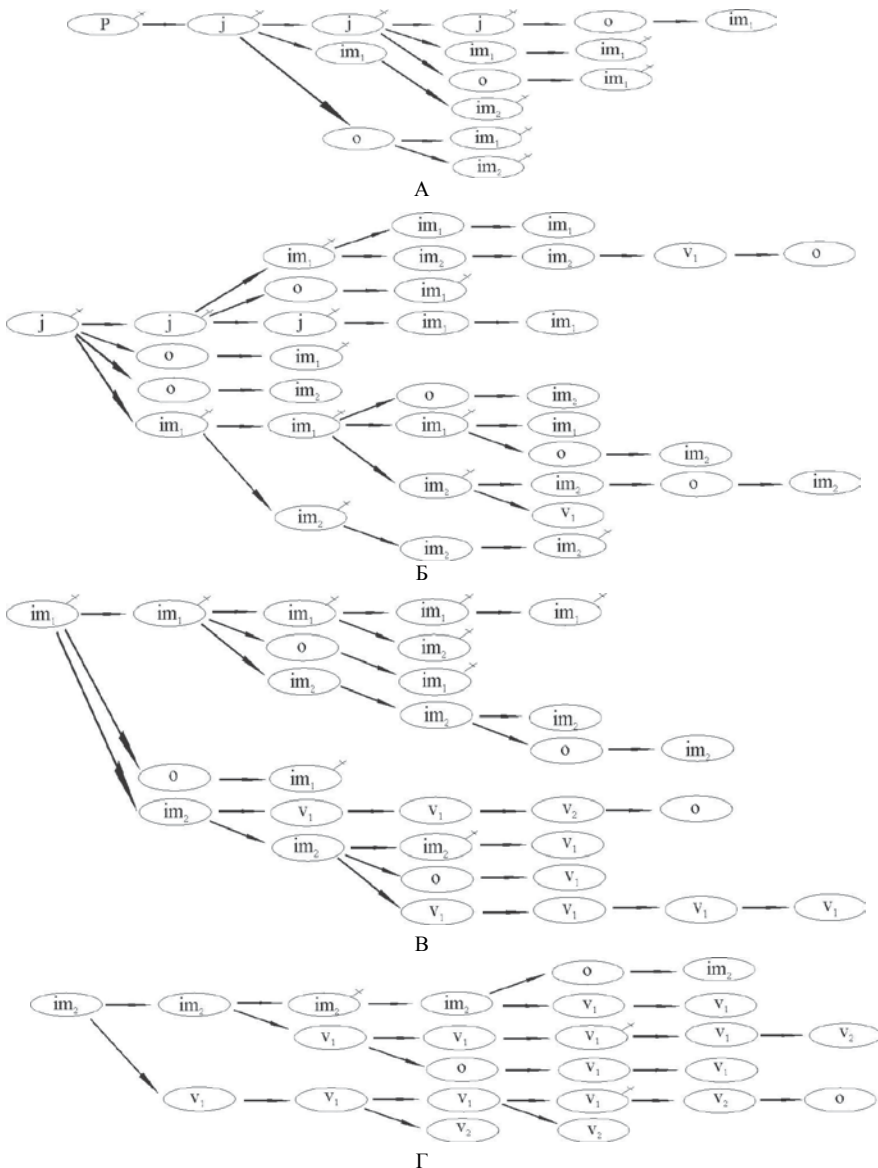
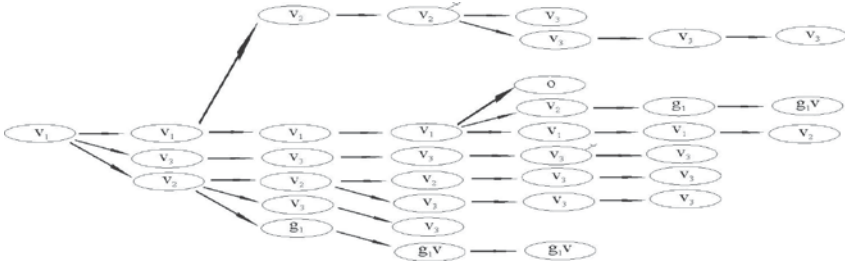
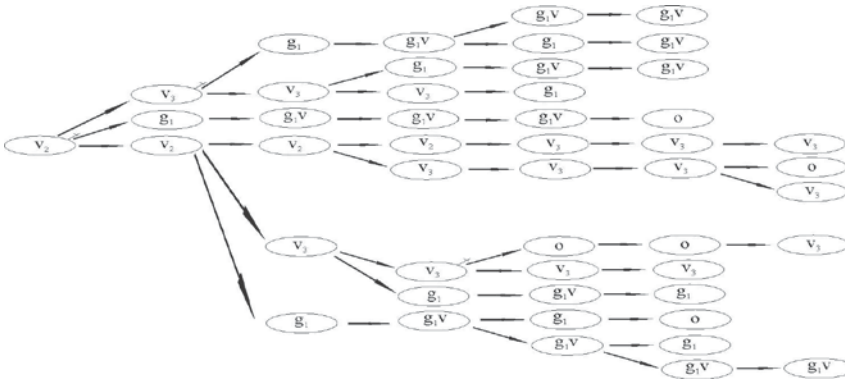


Рис. 22. Многообразие путей онтогенеза особей прегенеративного периода купальницы европейской:

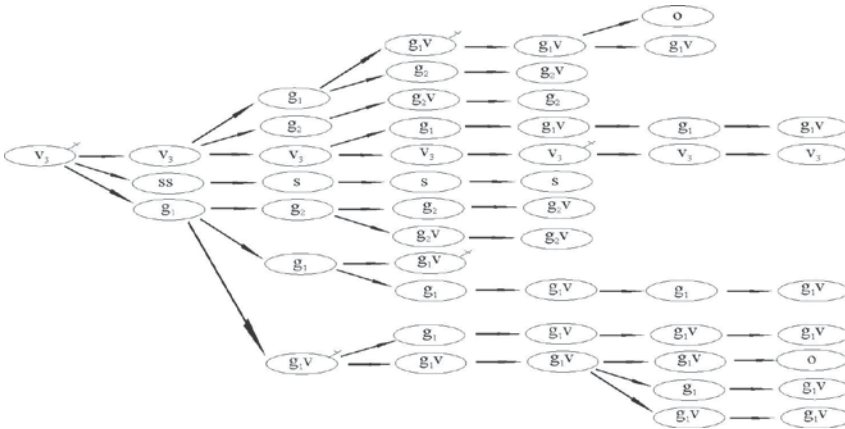
А – проростки, Б – ювенильные im_1 , В – иматурные im_1 , Г – иматурные im_2 (ценопопуляции сообществ лесного пояса Южного Урала)



A



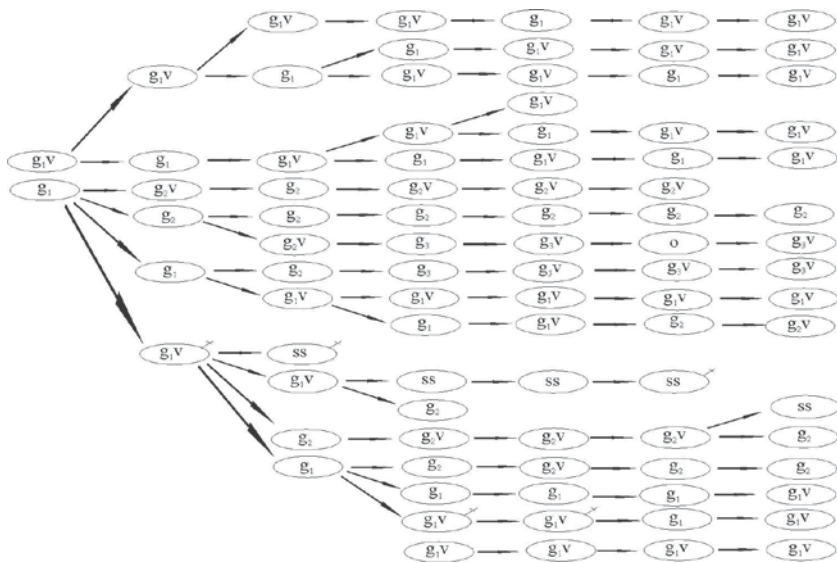
B



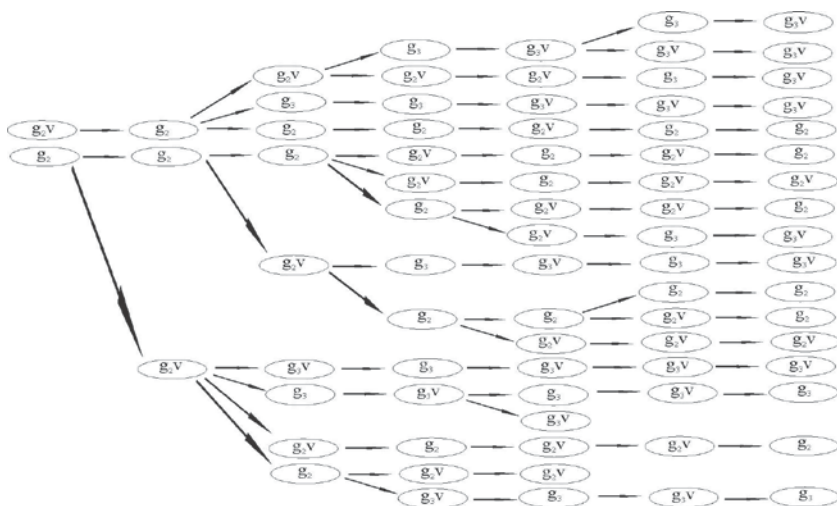
B

Рис. 23. Многообразие путей онтогенеза особей прегенеративного периода купальницы европейской:

A – виргинильные v_1 , Б – виргинильные v_2 , В – виргинильные v_3
(ценопопуляции сообществ лесного пояса Южного Урала)



A



B

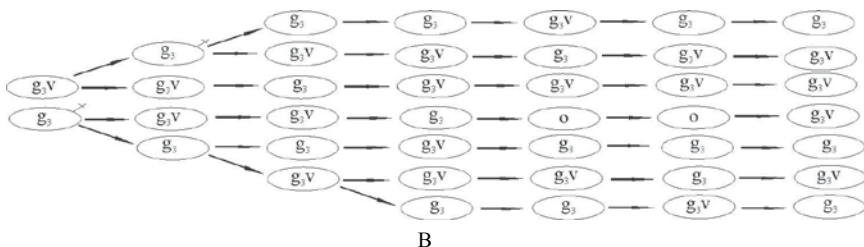


Рис. 24. Многообразие путей онтогенеза особей генеративного периода купальницы европейской:

А – молодые генеративные g_1 ; Б – средневозрастные генеративные g_2 ; В – старые генеративные g_3 (ценопопуляции сообществ лесного пояса Южного Урала)

В итоге результаты наших наблюдений убедительно свидетельствуют о том, что онтогенез каждой особи купальницы европейской протекает индивидуально. Пути развития разнообразны и повторяются лишь у растений, оканчивающих свой онтогенез на начальных этапах раньше срока. На популяционном уровне многообразие путей онтогенеза свидетельствует об индивидуальности любого элемента популяции, что вносит значительный вклад в увеличение ее гетерогенности.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №04-04-49152.

2.4.3. Ритмологическая поливариантность онтогенеза *Tilia cordata* Mill.

Вопросы феноритмов растений изучаются с разных сторон и многими исследователями. Современная фенология накопила большой фактический материал о ритмах сезонного развития отдельных видов, родов и семейств цветковых растений, а также сообществ в целом. В ряде работ популяционно-онтогенетического направления (Паленова, 1993; Жукова, 1995; Фадеева, 1999; Полянская, 2001) показано, что асинхронность сезонного развития особей одной ценопопуляции или разных локальных популяций является механизмом адаптации к постоянно меняющимся условиям среды обитания. По классификации поливариантности (ПВ) онтогенеза Л.А. Жуковой (1995, 2001), данная асинхронность называется ритмологической ПВ. Одной из современных задач фенологических наблюдений является изучение влияния антропогенных факторов на сезонное развитие растений. Однако исследований на популяционном уровне, посвященных изучению изменчивости по ритмам сезонного

развития растений разного биологического возраста в условиях воздушного загрязнения, практически нет.

Объектом нашего исследования была липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.). Исследования проводили в г. Йошкар-Оле в течение 3-х лет. Были выбраны 4 участка, отличающиеся по степени загрязнения среды промышленно-транспортными выбросами (Государственный доклад ..., 1999; Суетина, 1999). Это ООПТ лесопарк «Сосновая роща» (зона наименьшего загрязнения), микрорайон «Дубки» (зона слабого загрязнения), Парк культуры и отдыха им. 30-летия ВЛКСМ (зона умеренного загрязнения) и окрестности фармацевтического завода ОАО «ICN Марбиофарм» (зона умеренного загрязнения). Было изучено 240 деревьев *T. cordata* трех онтогенетических состояний генеративного периода: молодого (g_1), средневозрастного (g_2) и старого (g_3) (Диагнозы и ключи ..., 1989; Разумовский, 1991). С использованием стандартных методов фенологических наблюдений (Серебряков, 1954; Бейдеман, 1974; Елагин, 1975; Булыгин, 1979; Юркевич и др., 1980) в течение вегетационного периода проводили фиксацию фенофаз у деревьев: весной через 1-2 дня, летом и осенью – с интервалом 6-7 дней. Индивидуально у каждой особи фиксировали даты наступления фенофаз: фазы набухания и распускания почек, разворачивания листьев, цветения, пожелтения листьев и листопада. Вычисляли длительность разворачивания листа – филлохрон (Anslow, 1966 – цит. по: Бакулина, 1981), длительность цветения, пожелтения листьев, продолжительность жизни листьев, вегетации и длительность листопада. При обработке данных применяли критерий χ^2 , разложение χ^2 на компоненты (Закс, 1976; Биометрия, 1982), двухфакторный дисперсионный анализ: модель I (Sokal, Rohlf, 1995); в работе использовали множественный t-критерий (Биометрия, 1982).

При оценке сезонного развития деревьев *T. cordata*, относящихся к разным фрагментам локальных городских популяций, выявлена ритмологическая поливариантность, которая проявляется по-разному: у отдельных особей, у разных онтогенетических групп генеративного периода онтогенеза, по годам, в различных экологических условиях.

Исследуя ритмологическую поливариантность онтогенеза в динамике по аналогии с собственно динамической поливариантностью (Жукова, Комаров, 1990), в пределах каждой онтогенетической группы *T. cordata* можно выделить подгруппы особей с разными темпами сезонного развития. За условно нормальный вариант сезонного развития мы приняли средние длительности отдельных фенофаз деревьев в лесопарке (зоне наименьшего загрязнения) и вычисляли соотношения ускорившихся (с короткой длительностью фенофаз) и замедлившихся (с большой длительностью фенофаз) в темпах развития растений по отноше-

нию к этой условной норме. Установлено, что в пределах каждой онтогенетической группы *T. cordata* в лесопарке чаще доминируют особи с нормальным (близким к среднему) темпом сезонного развития (рис. 25). В условиях специфического микроклимата и загрязнения воздуха гетерогенность внутри онтогенетических групп *T. cordata* повышается: увеличивается число особей с ускоренным или замедленным темпом развития у деревьев в g_2 и g_3 группе (рис. 25).

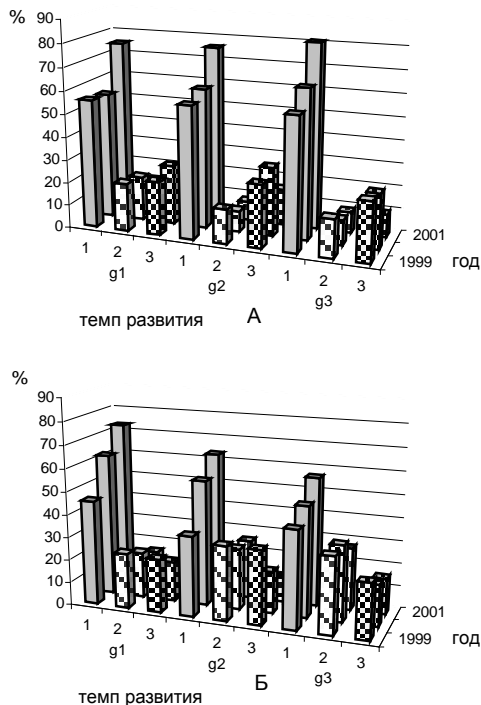


Рис. 25. Соотношение особей *T. cordata* онтогенетических групп с разными темпами сезонного развития в 1999-2001 гг.

Пункты: А – Сосновая роща, Б – Завод

Темп развития: 1 – нормальное, 2 – ускоренное, 3 – замедленное

Индивидуальный учет деревьев позволил проследить, повторяется ли темп сезонного развития отдельной особи по годам, т.е. является ли он генетически обусловленным. Нами обнаружено, что у одной и той же особи изученных видов в основном отмечают переключения темпа сезонного развития с ускоренного на замедленный и т.п., реже он повторяется в течение 2 лет, а совпадения определенного темпа развития в

течение всех 3-х лет исследования очень редки. Замедленный темп развития с продолжительными периодами жизнедеятельности листьев и вегетации обнаружен у одной особи *T. cordata* в лесопарке, у 2-х деревьев в окрестностях Завода в течение 3-х лет отмечались непродолжительная вегетация и замедленный процесс пожелтения листьев и листопада. Следовательно, наблюдаемая в один и тот же период времени разнокачественность особей модельных видов по их фенологическому состоянию объясняется неоднородностью микроклиматической обстановки.

Установлено, что развитие деревьев разного биологического возраста происходит неодновременно. Асинхронность сезонного развития характерна преимущественно для деревьев, находящихся в зоне умеренного загрязнения (Парк и Завод) ($P < 0,01-0,05$). Например, у g_2 и g_3 особей *T. cordata* отмечались более ранние сроки начала фенофаз, быстрое разворачивание листьев, длительное цветение, длительное пожелтение листьев, продолжительность жизни листьев была также растянута во времени (рис. 26).

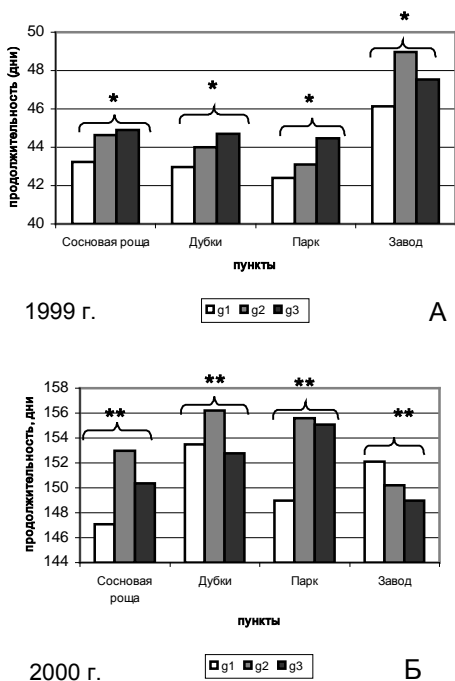


Рис. 26. Длительность пожелтения листьев (А) продолжительность жизни листьев особей *T. cordata* разных онтогенетических групп (Б)

* – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$

Следовательно, в условиях техногенного загрязнения у генеративных деревьев *T. cordata* отмечается ритмологическая поливариантность онтогенеза, заключающаяся в существовании двух феноритмогрупп: 1 – ранняя и продолжительно вегетирующая (средневозрастные и старые генеративные особи *T. cordata*) и 2 – поздняя и непродолжительно вегетирующая (молодые генеративные особи *T. cordata*). По нашему мнению, повышенная энергия жизнедеятельности средневозрастных генеративных растений *T. cordata* определяет как синхронизацию ритма развития (одновременное вступление в фенофазу многих особей), так и более ранний и продолжительный характер их сезонного развития. Большая гетерогенность по феноритмогруппам в условиях города может быть обусловлена действием воздушных токсикантов как асинхронизаторов ритмов роста и развития и различной чувствительностью деревьев разного возраста к ним.

При сравнении сезонного развития деревьев в целом в различных точках города обнаружено следующее. Так, в условиях города весенние фенофазы и цветение у *T. cordata* начинаются раньше на 3-9 дней по сравнению с лесопарком, осенние фенофазы – на 7-21 дней (табл. 14).

Таблица 14

Изменение сроков некоторых фенофаз (дни) особей *T. cordata* в разных пунктах наблюдения по сравнению с контролем

Фенофаза		Дубки			Парк			Завод		
		1999	2000	2001	1999	2000	2001	1999	2000	2001
Начало вегетации		0	+7	0	+7	+7	0	0	+7	0
Развертывание листьев	начало	0	0	0	+6	+6	0	+6	0	0
	конец	0	0	0	+7	+7	0	+7	+7	0
Цветение	начало	+4	+4	0	+6	+4	+3	+6	+6	+9
	конец	0	0	0	0	0	+4	+3	0	+4
Пожелтение листьев	начало	0	+7	0	0	+7	+7	+14	+21	+21
	конец	0	0	0	+6	0	+6	+6	+6	+6
Листопад	начало	0	+7	0	0	+7	+7	+14	+21	+21
	конец	0	0	0	+7	0	+7	+7	+7	+7

Примечание: «+» – ускорение определенной фенофазы; 0 – совпадение с контролем.

Отклонения во времени наступления фенофаз у объектов исследования весной являются незначительными по сравнению с осенними явлениями. По-видимому, аккумуляция токсикантов в листьях приводит к преждевременному окрашиванию листвы и листопаду.

Тенденции в сроках наступления некоторых фенофаз у *T. cordata* в условиях лесопарка и в изученных городских посадках г. Йошкар-Олы в целом отражают, как отмечал А.А. Минин (1998), потепление климата: устанавливаются более ранние весенние и более поздние осенние сроки, увеличивается продолжительность периода вегетации на 7-12 дней.

Таким образом, ритм сезонного развития *T. cordata* может изменяться в зависимости от воздействия экзогенных (погодные условия, загрязнение) и эндогенных (возрастные и индивидуальные особенности) факторов. Выявленная внутрипопуляционная феноритмологическая изменчивость особей – ритмологическая поливариантность онтогенеза – в условиях городской среды способствует адаптации фрагментов локальных популяций *T. cordata* к неблагоприятным климатическим факторам и загрязнению окружающей среды и, следовательно, имеет положительное значение для популяции. Фенологические признаки – сроки и длительность отдельных фенофаз – являются как маркерами онтогенетических состояний генеративного периода особей *T. cordata*, так и качества окружающей среды.

Выражаю глубокую благодарность своим учителям – д-ру биол. наук, проф. Л.А. Жуковой и канд. биол. наук, проф. Э.В. Шестаковой за внимание к работе и ценные рекомендации, а также благодарю д-ра биол. наук, проф. А.С. Комарова за консультации по статистической обработке материалов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 04-04-49152.

Глава 3

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

3.1. РАЗНООБРАЗИЕ АДАПТАЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

3.1.1. Некоторые аспекты матрикальной и внутривидовой изменчивости семян у трех видов семейства бобовых

Большим вниманием в отечественных исследованиях издавна пользуется морфолого-анатомическая изменчивость семян в пределах особи (матрикальная изменчивость), получившая название «гетероспермии» (Гордягин, 1892; Строна, 1962). Наиболее известны работы Р.Е.Левиной (1957; 1981; 1987) и В.Ф.Войтенко (1989) с представителями семейства сложноцветных *Asteracea*, для которых явление гетероспермии неразрывно связано с явлением гетерокарпии (разноплодия) по причине односемянности паракарпных семян (Ключникова, Марков, 1994). Меньшее внимание уделено внутривидовой изменчивости семян. Что же касается изучения ее у бобовых, то из современных работ, посвященных этому вопросу, нам известны только зарубежные (Schaal, 1980).

Работа проведена с тремя мезофильными видами, представителями семейства бобовых – *Fabaceae*: горошком заборным (*Vicia sepium* L.), горошком мышиным (*V. cracca* L.) и чиньей луговой (*Lathyrus pratensis* L.).

В задачи входило: 1) изучение особенностей архитектуры особей в связи с размещением плодов; 2) исследование степени и характера изменчивости массы семени в зависимости от «адреса» размещения семени в плоде и на растении; 3) определение зависимости жизнеспособности семян от их размера; 4) выявление зависимости относительного развития семенной кожуры от общих размеров семени; 5) описание вариативности размеров бруда (семян одного плода) и суммарной массы семян в плодах на популяционном уровне.

Семена вместе с материнскими растениями были собраны в 1998 – 1999 гг. в Клинском районе Московской области. Была проведена работа по изучению вариативности массы семени, причем учитывались такие параметры, как порядковый номер узла на главной оси, от которо-

го отходил цветонос, и порядковый номер семени в плоде. Отсчет узлов вели снизу вверх, от нижних метамеров к верхним. Порядковый номер плода в соцветии определяли, также считая снизу. Семена (реализовавшиеся семязачатки) нумеровали от плодоножки к дистальному концу плода. Таким образом, «адрес» каждого семени был установлен с предельной подробностью. Внешне нормально сформированные семена в сухом состоянии были взвешены на торсионных весах с точностью до 1 мг. Помимо этого определяли общее число закладывавшихся цветков в соцветии, общее число семязачатков и семян в плоде (плоды для подсчета семян, семязачатков или плацент вскрывали с помощью ножниц, иглы или просвечивали электрической лампой), размер бруда (отношение числа нормально сформировавшихся семян в плоде к числу заложившихся плацент) и суммарную массу реализованных семян в пересчете на плод.

Работу по выяснению относительной массы покровов (кожуры) в набухших семенах различной массы проводили в следующем порядке: взвешивание семени, находившегося на влажной ватной подстилке; отделение семенной кожуры с помощью иглы и пинцета; взвешивание зародыша; вычисление массы семенной кожуры.

В 1999 году такая работа с *V. sepium*, *V. cracca*, *L. pratensis* была продолжена. Работу вели с учетом особенностей архитектуры особи, свойственных видам-объектам, определяя осьность (порядок оси) для каждого семени. При оценке общей мощности растений как показатель использовали не только длину оси I-ого порядка, но и общую суммарную протяженность всех осей (надземных побегов).

У *V. sepium* главная ось побега выражена достаточно хорошо. Вероятность встретить боковые оси для данного вида была минимальной. У *V. cracca* главная ось не выражена настолько ярко как у *V. sepium*, и хорошо развита система соподчинённых осей. Особи формируют побеги обогащения – оси до IV-го порядка. У чины луговой могли формироваться побеги обогащения вплоть до V-го порядка.

Количественными параметрами изменчивости служили коэффициент вариации (CV) и индекс Левинса (отношение максимального значения признака к минимальному). Оба параметра, как показывают данные таблицы 15, свидетельствовали о весьма существенной внутривидовой изменчивости массы семени у всех изученных видов – коэффициент вариации почти всегда превышал 20%-ый уровень.

Из данных таблицы 15 явствует также, что и условия года вносили свои коррективы в проявление изменчивости массы семени. Можно видеть, насколько сильно (почти в два раза) изменчивость массы семени у *L. pratensis* в 1999 г. превысила таковую в 1998 г. У двух видов горошка

так же были выявлены различия от 7 до 9%, причем динамика изменения величины CV была противоположной по направлению. Определение подробного «адреса» в терминах осности, номера узла на оси и т.п. для каждого семени с целью выяснения различий между семенами, формировавшимися в разных частях растения, показало, что варьирование массы и, притом существенное, проявляется практически всегда.

Таблица 15

Внутривидовая изменчивость массы семени

Объекты исследования	Коэффициент вариации (CV,%)	Индекс Левинса
<i>Lathyrus pratensis</i> (1998)	19,1	2,8
<i>Lathyrus pratensis</i> (1999)	31,6 ± 1,1	6,0
<i>Vicia sepium</i> (1998)	30,2	3,4
<i>Vicia sepium</i> (1999)	21,5 ± 0,9	7,0
<i>Vicia cracca</i> (1998)	25,3	3,0
<i>Vicia cracca</i> (1999)	32,7 ± 0,9	7,3

Это намного усложняло статистическую процедуру выявления параметров изменчивости, подлежащих сравнению. На деле эта процедура упиралась в выделение субвыборок семян с одинаковым «адресом», объем которых зачастую был недостаточен для получения достоверных статистических параметров. Поэтому пришлось оперировать с субвыборками, в составе которых находились семена по принципу какого-то одинакового элемента адреса (например, занимавшие проксимальную позицию в бобах), а также проводить сопоставление фактически на внутрипопуляционном уровне, а не на уровне особи (собственно матричном), как это хотелось бы сделать.

Прежде чем рассмотреть данные о собственно варьировании массы семени, целесообразно, как это принято делать при изучении семенной продуктивности растений, ознакомиться с данными о соотношении потенциальных и реализованных зачатков. Такой подход при использовании больших выборок сулит получение корректных вероятностных данных.

Если у горошка заборного число соцветий, в составе которых все 100% цветков оказались способными дать плоды, приближалось к 30%, то у чины луговой таких соцветий было менее 20%, а у горошка мышиного их не было совсем. У последнего вида, отличающегося от других многоцветковостью соцветий, средний процент реализации цветков в плоды оказался самым низким. Однако делать вывод о каком-то относительном снижении семенной продуктивности у горошка мышиного по сравнению с двумя другими видами было бы явно преждевременно.

Это убедительно можно доказать, рассмотрев соотношение потенций и реалей на уровне плодов.

У горошка заборного и чины луговой наблюдались значительные расхождения между потенциальными возможностями плодов и их реальной семенной продуктивностью. У горошка мышиного таких расхождений не наблюдалось – кривые распределения по классам числа закладывающихся в плодах зачатков значительно перекрываются кривыми распределения по классам числа реализованных семязачатков.

Такая картина возникает благодаря самому высокому проценту реализации семязачатков у этого вида (величине бруда) по сравнению с двумя остальными. Действительно, по данным 1999 г., величина бруда у горошка мышиного (0,44) была вдвое выше, чем у горошка заборного (0,22) и чины луговой (0,21).

Интересно отметить, что и в отношении распределения вероятности нахождения семени на разных позициях внутри плодов горошек мышиный продемонстрировал наибольшую стабильность. Отчасти это можно объяснить относительной малосемянностью (до 6 семян/плод) его плодов. Чина луговая и горошек заборный дали резко различающиеся картины распределения – даже при совпадении пиков кривых число позиций, в которых семязачатки могли реализоваться в семена, от 1998 к 1999 г. у чины возросло от 8 до 12, а у горошка заборного – от 8 до 13.

Вероятность нахождения семени в первой (считая от плодоножки) позиции у всех трех видов была несколько ниже той, которая была отмечена для 2-й позиции. При этом из-за общего сдвига в сторону большей многосемянности у чины луговой и горошка заборного в 1999 г. частота нахождения семени в первой позиции была в этом году ниже, чем в 1998.

Таким образом, относительно низкий процент реализации цветков в соцветиях горошка мышиного компенсируется как величиной бруда, так и стабильностью характеристик размещения семян в плодах.

Нахождение семени в разных точках на материнском растении и, прежде всего, в разных частях плода (боба) существенно сказывалось на массе семени и некоторых других параметрах.

Относительная масса семенной кожуры у всех трех видов связана отрицательной зависимостью с общей массой семени, из-за чего можно предполагать меньшее значение твердосемянности у наиболее крупных семян. Уравнения регрессии для всех трех видов имели очень близкие параметры: для *Vicia sepium* $R = 0,66 - 0,02 W_{\text{embr}}$ ($r = -0,685$; $N = 49$); для *Vicia cracca* $R = 0,47 - 0,02 W_{\text{embr}}$ ($r = -0,592$; $N = 131$); для *Lathyrus pratensis* $R = 0,66 - 0,02 W_{\text{embr}}$ ($r = -0,596$; $N = 45$), где R – отношение массы кожуры к массе зародыша семени, W_{embr} – масса зародыша в мг.

В результате данного исследования можно сделать следующие выводы:

1. Для трех изученных нами видов бобовых с индетерминированным ростом побегов характерно существенное внутрипопуляционное варьирование массы одного семени, поливариантность их развития, проявляющиеся на уровне одного плода, одной особи и популяции в целом.

2. О степени изменчивости, которая даже в пределах одной и той же популяции может значительно меняться от года к году, свидетельствуют индекс Левинса и коэффициент вариации, значения которого почти всегда превышают 20-процентный уровень.

3. Средняя масса семени, занимающего проксимальное положение в плоде (бобе), как правило, несколько ниже, чем у следующего за ним семени. Из-за сильной вариабельности ближайшего к плодоножке семени по данным 1998 г. [коэффициент вариации $CV = 21,3\%$ (*Lathyrus pratensis*); $39,1\%$ (*Vicia cracca*); $43,8\%$ (*Vicia sepium*)], различия эти были несколько ниже уровня статистической достоверности.

4. Условия года могут существенно влиять на семеношение. В 1999 г. число закладывающихся семязачатков в плоде у чины луговой и горошка заборного резко (почти вдвое) возросло, причем формироваться семена во всех позициях могли вполне нормально и достигать размеров, свойственных тому или иному виду.

5. Частота встречаемости семян, занимающих проксимальное положение, несколько ниже, чем частота встречаемости семян, занимающих вторую позицию. У *Vicia sepium* и в 1998 и 1999 гг. частота встречаемости возрастала вплоть до четвертой позиции, а у чины луговой в 1999 г. из-за резкого увеличения многосемянности плодов произошел сдвиг максимума со второй до 5-8 позиций.

5. Относительная масса семенной кожуры связана отрицательной зависимостью с общей массой семени, из-за чего можно предполагать меньшее значение твердосемянности у наиболее крупных семян. Уравнения регрессии для всех трех видов имеют очень близкие параметры.

3.1.2. Изучение адаптивных механизмов самоподдержания в популяциях однолетников

Исследование процессов самоподдержания популяций растений на сегодняшний день достаточно актуально, так как раскрывает механизмы их внутрипопуляционного разнообразия. В последние десятилетия одним из приоритетных направлений стало изучение почвенного банка семян (ПБС), который является одним из способов, обеспечивающих не только внутрипопуляционное разнообразие, но и разнообразие целых растительных сообществ. Поэтому крайне необходимы знания о механизмах его формирования и функционирования (т.е. реализации).

Такой анализ проведен нами для 3 видов однолетников – сурепки обыкновенной (*Barbarea vulgaris* R.Br.), мари белой (*Chenopodium album* L.) и звездчатки средней (*Stellaria media* (L.) Vill.), семена которых в значительном количестве были обнаружены в почве луговых фитоценозов поймы реки Малая Кокшага.

В отношении биологии и экологии данные виды растений изучены довольно полно. Однако все еще ощущается недостаточность сведений о покое семян не только этих видов, но и вообще дикорастущих растений, особенно при нахождении их в почве. Это связано не только с малой изученностью их покоя и условий выхода из него, но и с длительностью жизни семян. Помимо этого, семена дикорастущих видов сильно отличаются от семян культурных растений своей неоднородностью морфологических и физиологических показателей на внутри- и межпопуляционном уровнях.

Цель исследования – выявить механизмы адаптации *Barbarea vulgaris*, *Chenopodium album* и *Stellaria media*, обеспечивающих их существование в пойменных луговых фитоценозах, оценить роль ПБС в процессах самоподдержания ЦП исследованных видов.

Исследования проводились в луговых фитоценозах прирусловой и центральной частях поймы реки Малая Кокшага. Данные фитоценозы по диапозонным шкалам Л.Г. Раменского с соавторами (1956) характеризуются увлажнением от слабо переменного сухолесолугового до влажнолугового с довольно богатыми и богатыми почвами, с рН от слабокислой до нейтральной, с почвами, достаточно обеспеченными азотом. Условия освещенности схожи с полуоткрытыми пространствами и светлыми лесами.

В исследуемых луговых фитоценозах проводились стандартные геоботанические описания на площадках размером 10x10 м (Полевой экологический ..., 2000). Жизнеспособные семена в почве выявлялись с помощью метода «проращивания семян в почве» Т.А. Работнова (1982). Определение стено-эвривалентности видов проводилось по методике Л.А. Жуковой (2004).

В почве луговых сообществ поймы р. М. Кокшага обнаружено значительное количество семян исследованных видов – от 16 до 971 на 1 м². Накопление значительного количества семян в почве – одна из характерных черт эксплерентности этих видов, которая проявляется в способности создавать значительный запас жизнеспособных семян в почве. В то же время ЦП данных видов принимают незначительное участие в сложении исследованных луговых фитоценозов. При этом закономерно возникает вопрос о механизмах и путях создания и поддержания значительного по размерам ПБС.

Одним из главных свойств однолетников является их высокая семенная продуктивность (Доброхотов, 1961). Для *Barbarea vulgaris*, *Chenopodium album* и *Stellaria media*, являющихся сукцессионными эксплелентами, это обеспечивает возможность быстрого захвата временно освоенной территории. За короткий промежуток времени видо-эксплеленты успевают обсемениться, создать и/или пополнить почвенный банк семян. После дессеминации вступают в действие механизмы, обеспечивающие длительное нахождение семенных диаспор в почве и возможность их прорастания при благоприятных условиях среды.

Одним их наиболее существенных механизмов, обеспечивающих постоянное присутствие в почве жизнеспособных семян является покой, который в настоящее время рассматривается как состояние жизнеспособности, при котором возможность прорастания исключена, несмотря на наличие соответствующих факторов: температуры и влажности почвы, светового режима (Жизнеспособность семян, 1978).

По данным М.Г. Николаевой, М.В. Разумовой, В.И. Гладковой (1985), семена исследованных видов характеризуются неглубоким (*Barbarea vulgaris*, *Stellaria media*) и промежуточным (*Chenopodium album*) физиологическим эндогенным покоем. Неглубокий эндогенный покой обычно проявляется в полном отсутствии прорастания или пониженной всхожести семян, а нередко в сужении диапазона температурных или световых условий прорастания.

Покой семян – это свойство, которое усовершенствовалось под действием естественного отбора из-за неоспоримой адаптивной роли в жизни растений, в первую очередь, сорных. Покой семян обеспечивает виду своеобразную буферную систему, позволяющую переживать катастрофические воздействия среды и допускающие периодическое прорастание (Марков, 1986).

Если покой семян выступает в качестве механизма поддержания резервной части популяций, то процессы прорастания обеспечивают пополнение популяций новыми особями. Процессы прорастания определяются взаимодействием механизмов выхода семян из состояния покоя и потенциальными возможностями среды, отвечающими условиям для реализации прорастания.

Так неглубокий эндогенный тип покоя может быть снят действием многих факторов, в большинстве случаев взаимозаменяемых. Но наиболее действенным фактором является переменная температура (Николаева, Лянгузова, Поздова, 1999), действию которой подвергаются семена в естественных условиях. Для семян, находящихся в промежуточном эндогенном физиологическом покое, для прорастания необходима довольно длительная (1-3 месяца) холодная стратификация.

Однако одним из наиболее существенных абиотических факторов, влияющих на прорастание семян, является увлажнение. Вода – своеобразный пусковой механизм, запускающий все последовательные процессы прорастания семян (Обручева, 2003). Исследованные виды отличаются по отношению к фактору увлажнения. Так, *Barbarea vulgaris* и *Chenopodium album* являются эвривалентными, то есть могут произрастать в ценозах с широкими диапазонами варьирования данного фактора. Поэтому семена этих видов встречаются в значительном количестве в почве лугов как с суходолуговым, так и с влажнолуговым увлажнением. *Stellaria media* характеризуется гемиэвривалентными позициями по отношению к увлажнению, диапазон его значений смещается в сторону более влажных местообитаний.

Одним из механизмов, обеспечивающих постоянное присутствие вида в составе ценоза, является растянутость процессов прорастания их семян. Исследованные нами виды характеризуются прорастанием в течение всего времени эксперимента, порционно, что обеспечивает пополнение ЦП особями прегенеративной фракции в течение всего вегетационного периода. Это, в свою очередь, увеличивает возможность наиболее полного использования ресурсов среды растениями при наступлении благоприятных условий и обуславливает устойчивость фитоценозов в меняющихся экологических условиях (Иванова, 2004). Растянутый характер прорастания и большой по размерам ПБС обуславливают постоянное присутствие эксплерентов в составе растительных сообществ либо в вегетирующем, либо в покоящемся (в виде жизнеспособных семян) состоянии. Эти механизмы обеспечивают самоподдержание популяций.

Порционное прорастание семян *Chenopodium album* обусловлено, кроме того, наличием четырех типов семян, различных по окраске и характеру поверхности семенной кожуры, которые в зависимости от этого прорастают неодинаково. Очевидно, такие полиморфные семена могут использовать два или несколько типов микроучастков, поскольку они предъявляют различные требования к условиям прорастания (Марков, 1986).

Среди основных факторов, стимулирующих переход семян из покоящегося в активное состояние, можно также отметить воздействие света, образование в почве нитратов, достаточную влажность и аэрацию (Roberts, 1981; Tompson, Grime, 1981; Williams, 1983; Pons, 1989). Оптимальные показатели этих факторов варьируют у разных видов в зависимости от видовых особенностей самих семян и от экологических условий, в которых они формируются (Ляшук, 1971; Марков, 1974; Николаева, Воробьева, 1978; Николаева, 1999). В пойменных луговых

фитоценозах создаются достаточно благоприятные условия для прорастания семян большинства видов, в том числе и изученных нами. Холодная стратификация семян обеспечивается отрицательными зимними температурами. Почвы исследованных луговых фитоценозов представляют собой легкие суглинки, хорошо дренируемые, достаточно аэрируемые. Кроме того, в почве встречается значительное количество дождевых червей, увеличивающих ее воздухоемкость.

Анализ экологических потенциалов *Barbarea vulgaris*, *Chenopodium album* и *Stellaria media*, проведенный на основе экологических валентностей по отношению к основным экологическим факторам (освещенность, переменность увлажнения, рН почвы, трофность почв и их богатство азотом) показал, что:

– исследованные виды могут произрастать в местообитаниях с достаточно широкими диапазонами варьирования значений таких факторов, как кислотность почвы, переменность увлажнения и богатство почв азотом;

– *Barbarea vulgaris* и *Chenopodium album* требовательны по отношению к освещенности и предпочитают открытые пространства. Этот факт во многом объясняет приуроченность данных видов к пойменной луговой и аллювиальной эколого-ценотическим группам (ЭЦГ). В то же время *Stellaria media* – вид черноольшанниковой ЭЦГ, является эвривалентом, который может обитать как на освещенных, так и на затененных территориях;

– по отношению к переменности увлажнения почвы *Chenopodium album* и *Stellaria media* проявляют себя как гемистеноваленты, а *Barbarea vulgaris* – эвривалент.

Присутствие в почвах луговых фитоценозов *Chenopodium album*, *Barbarea vulgaris*, *Stellaria media* и их участие в сложении соответствующих ценозов позволяет говорить о том, что экотопические условия местообитания отвечают требованиям данных видов.

Таким образом, одним из способов самоподдержания ЦП однолетников является наличие в их составе постоянного значительного по размерам почвенного банка семян и его взаимодействие с экотопическими условиями местообитания. Образование и функционирование ПБС обеспечивается следующими механизмами и процессами, имеющими адаптивное значение в природных условиях к постоянно меняющимся факторам среды:

- высокой семенной продуктивностью видов-однолетников;
- покоем семян (его наличием или отсутствием, продолжительностью и типом);

- отношением растений к экологическим факторам (увлажнение, переменность увлажнения, богатство почв азотом, рН почвы, освещенность).

Среди ведущих экологических факторов, способствующих прорастанию диаспор из ПБС, можно назвать увлажнение, так как вода выполняет роль триггера, запускающего в осевых органах при достижении критического уровня оводненности последовательно весь основной метаболизм, мобилизацию запасных веществ, подготовку к началу растяжения и собственно прорастание (Обручева, 2003).

Подобные адаптивные механизмы обеспечивают видам-эксплорентам быстрый захват временно освободившихся территорий. Это позволяет в течение длительного времени накапливать значительный почвенный банк семян, что, в свою очередь, способствует длительному переживанию неблагоприятных воздействий, быстрому реагированию массовым прорастанием при благоприятных условиях и поливариантности развития ЦП в разных сообществах.

3.1.3. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений

Согласно концепции Б.А. Юрцева (1982, 1987), флора – это «материальная система местных популяций видов», населяющих определенную территорию. С этих позиций исследование флористического разнообразия проводится с учетом популяционных характеристик видов растений.

Популяционный статус присутствия видов во флоре можно определить на основании типов ценопопуляций (ЦП) растений по известным классификациям, а также по реализации процессов самоподдержания ЦП путем описания их возрастной структуры и расчета индекса восстановления (Жукова, 1987, 1995 и др.). Б.А. Юрцев в своих работах (1968, 1982, 1987) предлагает использовать в качестве характеристики популяций их активность: географическую, внутриландшафтную и парциальную.

Б.А. Юрцевым (1968) разработана пятибалльная шкала измерения внутриландшафтной активности на основании трех показателей: ширины экологической амплитуды, встречаемости в данном ландшафте, уровня численности. Схема определения активности с изменениями (табл. 16) была изложена автором на шестом рабочем совещании по сравнительной флористике «Успехи сравнительной флористики в России» (г. Сыктывкар, 2003 г).

Схема определения ландшафтной активности
(Б.А. Юрцев (1968, 1987) с изменениями)

Обилие	Виды									
	Эвритопные		Гемизвритопные		Гемистено-топные		Стенотопные			
	Повсеместно	Спорадически	Повсеместно	Спорадически	Повсеместно	Спорадически	Обычных экотопов		Редких экотопов	
							Постоянно	Непостоянно	Постоянно	Непостоянно
Обильно	V	>II	IV	II	>III	II	III	II	>II	I
Необильно	IV	II	>III	>II	III	II	<III	<II	II	I
Единично	III	II	III	<II	<III	I	>II	I	I	I

Примечание: I – неактивный; II – низко активный; III – средне активный; IV – высоко активный; V – особо активный.

Позднее были предложены методики определения активности в более точной шкале отношений (Катенин, 1974; Малышев, 1973; Лякавичюс, 1987 и др.), что свидетельствует об актуальности и востребованности методик установления данного популяционного показателя.

Нами на основе принципов Б.А. Юрцева разработана методика количественного учета внутриландшафтной активности ЦП видов растений (Налимова, 2003). Согласно ей, активность определяется по соотношению трех показателей, выраженных в долях: амплитуды экологического пространства ЦП вида по условиям увлажнения, встречаемости и максимального обилия (табл. 17).

Из литературных данных (Шахов, 1945; Экологическая оценка ..., 1956; Раменский, 1971) известно, что чем благоприятнее общие экологические условия на определенной территории, тем большую амплитуду ступеней по шкале определенного фактора занимает ЦП вида и достигает большего обилия и/или покрытия. Увлажнение считается одним из основных экологических факторов (Прозоровский, 1940). Поэтому мы использовали показатель – экологическую амплитуду – только по одному фактору увлажнения. Можно применять амплитуды экологических пространств ЦП и по другим факторам в случае наличия положительной корреляции их с другими показателями.

Введение одинаковых количественных единиц измерения (долей) показателей позволило нам провести математические действия для определения корреляции. Действительно, было установлено, что с высокой вероятностью ($P < 0,001$) при $n = 106$ существует положительная попарная корреляция между используемыми показателями: амплитудой по увлажнению и встречаемостью ($r_s = 0,79$), встречаемостью и обилием ($r_s = 0,51$), амплитудой по увлажнению и обилию ($r_s = 0,50$). Связь между амплитудой по увлажнению и встречаемостью – сильная, а между двумя другими парными показателями – слабая. Наиболее слаба связь между амплитудой по увлажнению и обилием.

Исходя из выявленной зависимости показателей и согласно экспертной оценке для измерения ландшафтной активности нами разработана 4-ступенчатая шкала активности (табл. 17).

Таблица 17

Классификационная таблица показателей ландшафтной активности ценопопуляций видов

Степень (ступени) активности	Показатели активности (в долях)		
	Амплитуда экологического пространства ЦП вида по условиям увлажнения	Встречаемость	Максимальное обилие
Высокая (IV)	более 0,40	более 0,40	1; 0,30
Средняя (III)	от 0,20 до 0,40	от 0,20 до 0,40	0,04
Низкая (II)	от 0,10 до 0,20	от 0,10 до 0,20	0,03
Очень низкая (I)	менее 0,10	менее 0,10	0,01

Амплитуда экологического пространства ЦП вида по увлажнению (Y) рассчитывается как доля отношения разности диапазона экологической позиции ЦП вида по увлажнению ($Ц_{\min} - Ц_{\max}$) от разности общего диапазона увлажнения исследуемого ландшафта ($Л_{\min} - Л_{\max}$). Разность диапазонов вычисляется путем вычитания их ограничительных значений:

$$Y = \frac{Ц_{\min} - Ц_{\max}}{Л_{\min} - Л_{\max}} \text{ (доля)}.$$

Экологические пространства ЦП видов выявляются путем обработки флористических списков геоботанических описаний фитоценозов по отечественным индикационным диапазонным шкалам Л.Г. Раменского с соавторами (Экологическая оценка ..., 1956) и Д.Н. Цыганова (1983) с использованием программного комплекса «Ecoscale 2000» (авторы Л.Г. Ханина, Т.И. Грохлина; О компьютерной реализации ..., 1991). Для определения диапазона увлажнения ландшафта находят значения увлажнения крайних вариантов фитоценозов исследуемой территории по данному фактору аналогично вышеуказанному.

Встречаемость ЦП вида в ландшафте (B) выражается в доле количества площадок с их участием ($\Pi_{ц}$) от общего числа пробных площадок ($\Pi_{о}$). Пробные площадки закладываются во всех типах фитоценозов пропорционально занимаемой ими площади. Обязательность последнего момента оговаривается также в работах других авторов (Марина, 2000 и др.). Например, если площадь степных фитоценозов занимает около 70% ландшафта, то число пробных площадок этих фитоценозов от общего числа должно быть около 70%:

$$B = \frac{\Pi_{ц}}{\Pi_{о}} (\text{доля}).$$

Для характеристики обилия используются предложенные Л.Г. Раменским с соавторами (Экологическая оценка ..., 1956) градации, выраженные через проективное покрытие. Этот выбор обусловлен тем, что данные градации имеют кроме количественных параметров еще качественные (словесные) характеристики. Обилие вычисляется как доля проективного покрытия ЦП вида от проективного покрытия, которое соответствует массовому обилию. Нами принято следующее соответствие градаций обилия долям:

- массовое обилие (8%): $8\% / 8\% = 1$ (доля);
- обильное количество (2,5%): $2,5\% / 8\% = 0,30$ (доля);
- умеренное обилие (0,3%): $0,3\% / 8\% = 0,04$ (доля);
- малое обилие (0,2%): $0,2\% / 8\% = 0,03$ (доля);
- единично (0,1%): $0,1\% / 8\% = 0,01$ (доля).

За обилие ЦП вида берется его максимальное значение, выявленное в ландшафте.

В основе определения степени активности лежит экспертная оценка, согласно которой высокой активностью характеризуются ЦП видов, имеющие более 2/5 амплитуды увлажнения и встречаемости при массовом обилии или обильном количестве; низкой активностью – имеющие менее 1/5 значения соответствующих показателей при малом обилии. ЦП видов с промежуточными характеристиками при умеренном обилии обладают средней активностью. ЦП видов с очень низкой активностью имеют значения соответствующих показателей меньше 1/10 при единичных растениях.

Степень активности ЦП видов определяется, согласно экспертным представлениям, на основе классификационной таблицы по предложенной нами системе соотношений параметров трех показателей активности следующим образом:

1) если три или два параметра активности соответствуют одной ступени, то выбирается данная степень активности;

2) если все три параметра активности относятся к трем разным ступеням, расположенным подряд, то активность соответствует промежуточной ступени;

3) если параметры расположены через одну ступень, то активность соответствует пропущенной ступени;

4) если два первых параметра относятся ко II или II и I ступеням, а третий параметр – к любой другой, то активность соответствует II ступени;

5) если два первых параметра относятся к I ступени, а третий параметр – к любой другой, то активность соответствует I ступени. В двух последних пунктах (4, 5) отражен слабый характер корреляционной связи с показателем обилия.

Примеры определения степени активности по всем пунктам приведены в таблице 18.

Таблица 18

Ландшафтная активность ценопопуляций редких видов растений в ГПЗ «Присурский»

№	Виды	Показатели ландшафтной активности ЦП редких видов											
		Яльчикский участок ГПЗ				Батыревский участок ГПЗ				Алатырский участок ГПЗ			
		У*	В*	О*	А*	У	В	О	А	У	В	О	А
1.	<i>Astragalus austriacus</i> Jacq.	III 0,34	IV 0,49	IV 1,00	IV	III 0,25	III 0,34	IV 1,00	III	–	–	–	–
	<i>Eremogone micradenia</i> Ikonn.	III 0,39	III 0,23	III 0,04	III	III 0,34	II 0,16	III 0,04	III	–	–	–	–
2.	<i>Euphorbia subtilis</i> Prokh.	III 0,28	I 0,08	II 0,03	II	I 0,00	I 0,06	I 0,01	I	–	–	–	–
	<i>Polemonium caeruleum</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	III 0,37	I 0,07	II 0,03	II
3.	<i>Botrychium multifidum</i> Rupr.	–	–	–	–	–	–	–	–	III 0,34	I 0,06	III 0,04	II
	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> Soo	–	–	–	–	–	–	–	–	IV 0,40	II 0,15	II 0,30	III
4.	<i>Astragalus zingeri</i> Korsh.	II 0,13	I 0,06	II 0,03	II	–	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Echinops ruthenicus</i> Bieb.	II 0,17	II 0,10	IV 0,30	II	II 0,18	III 0,22	IV 0,30	III	–	–	–	–
	<i>Trollius europaeus</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	II 0,18	I 0,05	III 0,04	II
5.	<i>Circaea alpina</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	I 0,07	I 0,05	III 0,04	I

Примечание: У* – экологическое пространство ЦП вида по условиям увлажнения; В* – встречаемость; О* – максимальное обилие; У, В, О = ступень активности / параметр активности (в долях); А* – степень ландшафтной активности ЦП вида.

Анализ распределения ЦП редких видов растений по степени активности на Яльчикском (50 видов), Батыревском (22 вида) и Алатырском (34 вида) участках государственного заповедника «Присурский» (Чувашская Республика) показал (рис. 27), что ЦП от 68,2% до 97,1% изученных видов в пределах этих участков характеризовались низкой активностью, из них ЦП около 60 % видов – очень низкой активностью. Средней активностью обладали 2,9% ЦП редких видов на Алатырском участке, а на Батыревском участке – 31,8%. Только на Яльчикском участке ЦП 3 редких для Чувашии степных вида (*Astragalus austriacus* Jacq., *Salvia verticillata* L., *Thymus marschallianus* Willd.) достигали высокой активности (рис. 27).

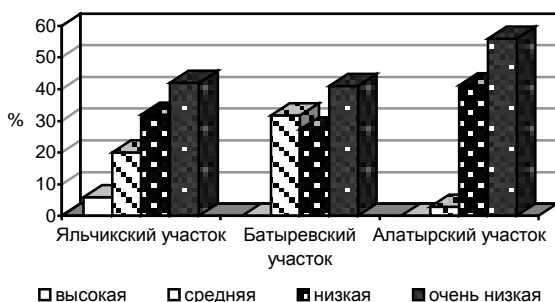


Рис. 27. Спектр ландшафтной активности ЦП изученных редких видов растений в пределах Яльчикского, Батыревского и Алатырского участков ГПЗ «Присурский»

Нами также выявлено, что ЦП более мезофильных видов на Батыревском участке с менее ксерофитизированными условиями проявляли большую активность по сравнению с Яльчикским участком, ЦП кальцефитов на Яльчикском участке с высоко карбонатным субстратом обладали большей степенью активности по сравнению с Батыревским (табл. 18).

Таким образом, разнообразие определенных ландшафтно-климатических условий обуславливает различие позиций ЦП видов, которые можно количественно охарактеризовать внутриландшафтной активностью. Выявление состояния популяций редких растений дает возможность выявить поливариантность их развития и оценить перспективы их существования на изученных территориях, что важно при решении проблем сохранения биоразнообразия.

Выражаю глубокую благодарность моему учителю, популяционному экологу, д-ру биол. наук, проф. Л.А. Жуковой за бесценные консультации при выполнении данной работы, замечания и пожелания.

3.2. ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ОРХИДНЫЕ

3.2.1. Поливариантность развития ценопопуляций некоторых редких видов орхидных Южного Прибайкалья

В настоящее время накоплен достаточно обширный фактический материал, подтверждающий, что поливариантность развития растений – широко распространенное явление в природе. В 60-80-е годы XX века были обнаружены различные модификации онтогенетических состояний (Сабинин, 1963; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1988; Жукова, 1986, 1995, 2001; Жукова, Комаров, 1990 и др.). Это явление получило название поливариантность индивидуального развития или поливариантность онтогенеза. У особей в любом онтогенетическом состоянии может проявляться широкий диапазон изменчивости структурной организации, жизненности, способов размножения и темпов развития в пределах генетической программы онтогенеза, свойственной данному виду (Глотов, Жукова, 1995). В соответствии с этим возможно описание популяционной гетерогенности в пределах каждой онтогенетической группы. Поливариантность онтогенеза обеспечивает расширение экологической ниши вида, способствует сокращению элиминации в постоянно меняющихся условиях среды и поддерживает высокий уровень численности популяций. Это широко распространенный адаптационный механизм популяционного уровня, определяющий гетерогенность, а следовательно, и устойчивость популяции растений в экосистеме.

Цель нашей работы – проанализировать способы реализации различных путей развития ценопопуляций на примере 2-х редких видов орхидных – башмачка капельного (*Cypripedium guttatum* Sw.) и любки двулистной (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) и особенности популяционного развития в различных экологических ситуациях.

Сбор материала проводился в природных ценопопуляциях (ЦП) на территории Южного Прибайкалья в лесных и лугово-лесных сообществах разной степени антропогенной нарушенности. В работе использовались общепринятые популяционно-онтогенетические методы сбора. В каждой ЦП методом трансект закладывались пробные площадки (10-40) размером 1 м². Все особи картировались с учетом их онтогенетических состояний. В качестве счетной единицы у моноцентрического клубнеобразующего вида *P. bifolia* использовалась особь, а у явнополицентрического длиннокорневищного вида *C. guttatum* – особь, партикула, партиальный побег. На основании изучения морфологических признаков надземных и подземных органов орхидных Южного Прибайкалья нами были выделены следующие онтогенетические состояния: р – проростки

(протокормы), j – ювенильные, im – иматурные, vm – молодые вегетативные, vv – взрослые вегетативные, g – генеративные. При расчете онтогенетических спектров в общую численность не включались проростки, т.к. первые 2-3 и более года они ведут подземный образ жизни, а также субсенильные (ss) и сенильные (s) особи, потому что определение их онтогенетических состояний основано, главным образом, на размерах и морфологии подземной части, а массовое выкапывание особей привело бы к уничтожению ЦП редких и исчезающих видов орхидных. По признакам вегетативной сферы виргинильные и временно не цветущие генеративные особи достоверно не отличаются, поэтому мы рассматривали не группу виргинильных особей (v), а группу взрослых вегетативных (vv), куда попали и временно не цветущие генеративные особи. У *C. guttatum* было выделено 5 состояний: j, im, vm, vv и g, а у *P. bifolia* – 4 состояния: j, im, vv и g.

Для оценки состояния ЦП нами использовались различные демографические показатели: общая средняя плотность (M) – численность особей или побегов на единицу всего пространства конкретного фитоценоза и экологическая плотность (Mэ) – численность особей или побегов на единицу обитаемого пространства, непосредственно занятого ЦП; экологическая плотность подроста (Mп) и генеративной фракции (Mг); индекс восстановления (Iв), (Жукова, 1995); коэффициент возрастности (Δ) (Уранов, 1975); индекс эффективности (ω) (Животовский, 2001); скорость развития ЦП (VΔ) и специфическая скорость развития ЦП (rΔ) (Жукова, 1995), которая свидетельствует о старении ЦП и отражает масштабы изменчивости онтогенетической структуры у разных видов в тот или иной период времени. Характеристика ЦП *C. guttatum* и *P. bifolia* в различных местообитаниях и по годам представлена в таблице 19.

Cypripedium guttatum (3 категория) и *Platanthera bifolia* (2 категория) – редкие виды с сокращающейся численностью ЦП, включены в Красную книгу Иркутской области (2001). *C. guttatum* имеет циркумполярный ареал, обитает в хвойных и смешанных лесах, на лесных полянах. Это длиннокорневищная летнезеленая орхидея, имеет симподиальное во взрослом состоянии плагиотропное корневище. В зависимости от почвенных условий корневище залегает на глубине 3-5 (8) см. В условиях Прибайкалья корневище может давать ежегодный прирост, в среднем до 4,2 см (нередко до 7-8 см), с 2-4-мя длинными (до 20 см) тонкими придаточными корнями с хорошо развитой сосудистой системой. Глубина залегания корней – 5-15 см, большинство корней не ветвятся, растут несколько лет, кончик корня имеет желтый цвет, корневые волоски полностью отсутствуют. Продолжительность жизни корневищных участков – 3-5 лет. Особи размножаются преимущественно вегетативно за счет образования боковых побегов из пазушной почки,

расположенной на 2-м метамере корневища. Спящие почки образуют побеги у 85% взрослых особей, наибольший процент вегетативно размножающихся побегов отмечен среди vv и g групп. Вегетативное размножение происходит с частичным омоложением потомства до im и vm онтогенетических состояний. В условиях Южного Прибайкалья *C. guttatum* обычно образует многочисленные скопления с преобладанием взрослых вегетативных (1:5:27:42:25) и низким процентом ювенильных групп – 1-3% (табл. 19). Такой же тип спектра (10:30:48:12) отмечен в ЦП Приморского края (Татаренко, 1996). После весеннего выжигания ветоши и беглых низовых пожаров уменьшается конкуренция со стороны крупнотравья и злаков, что благоприятствует семенному размножению и увеличению численности в ЦП молодых вегетативных групп. Интенсивное ветвление корневища за счет спящих почек, а также значительная его длина (4-8 см) и быстрое отделение дочерних побегов (через 2-4 года) приводит к активному вегетативному разрастанию и быстрому захвату освободившейся территории, особенно в экстремальных условиях (на свежих гарях, вдоль обочины дороги и лесных тропинок). *C. guttatum* свойственны черты толерантности, но в некоторых местообитаниях (на свежих гарях) он проявляет черты реактивности. Таким образом, ЦП вегетативно подвижного вида *C. guttatum* отличаются динамической пространственной структурой. По мере развития ЦП интенсивное вегетативное размножение приводит к формированию довольно крупных скоплений до 348-630 побегов (ЦП-6 и ЦП-8), проективное покрытие этого вида может достигать 80-85% (ЦП-5). Скопления слабо дискретны, практически лишены плотного ядра, отличаются нечеткой ограниченностью и высокой средней плотностью (28,3 в ЦП-7 и 32,0 в ЦП-5) побегов, отсутствием четко выраженных центров, что связано со слабым семенным (образует не более 1-5% плодов) и преимущественно вегетативным размножением (Быченко, Березина, 2004).

На территории исследования *P. bifolia* находится на восточной границе распространения, встречается на лесных полянах и опушках, среди кустарников, в светлых мелколиственных и смешанных сосново-лиственничных лесах с развитым травяным покровом, образует скопления с невысокой численностью и плотностью. Это клубнеобразующий вид с утолщенным веретеновидным стеблекорневым тубероидом. *P. bifolia* – вегетативный однолетник (Любарский, 1994), так как ему свойственно ежегодное замещение старого стеблекорневого тубероида новым. В естественных условиях роль вегетативного размножения в самоподдержании ЦП *P. bifolia* не велика, в отличие от предыдущего вида. Однако в экстремальных условиях (на вырубке или около отстойников шлам-лигнина) может реализоваться потенциальная возможность вегетативного размножения, т.е. образование 2-х почек возобновления

на материнской особи, а также образование придаточных почек на придаточных корнях и старом тубероиде (Быченко, 1997). В условиях Южного Прибайкалья процент плодообразования в ЦП *P. bifolia* значительно выше (от 22,8% до 78,8%), чем у длиннокорневищного вида *C. guttatum* (1-5%). В лесных сообществах он ниже – 43,6-69,1%, на вырубке выше – 70,5-78,8%, поэтому в составе ЦП *P. bifolia* особи присутствуют в значительном количестве (8-34%) (табл. 19). Протокормы обычно находятся вблизи генеративных особей на глубине 1-2 см реже 3 в радиусе 20-40 см, что связано с грибницей, распространяющейся по кругу вокруг материнского растения. Существенную роль в самоподдержании ЦП *P. bifolia* играет семенное размножение. В онтогенетическом спектре преобладают взрослые вегетативные особи (15:21:34:30), а число *j* и *g* значительно колеблется по годам и в разных условиях (табл.19). Пространственная структура характеризуется скоплениями моноцентрического типа с ярко выраженными центрами. Групповое расположение особей вокруг материнских растений повышает частоту посещения цветков опылителями – ночными бабочками (бражниками, совками), а следовательно, увеличивает надежность опыления и создает наиболее благоприятные условия для возобновления (Быченко, 2002; Быченко, Березина, 2004). Плотность скоплений гораздо ниже (1,0-12,8), чем у вегетативно размножающегося вида *C. guttatum* (3,2-35,2).

В отличие от *C. guttatum* особи *P. bifolia* при неблагоприятных факторах (вырубке, пожарах, рекреации и др.) и при нарушении энергетического баланса регулярно переходят в состояние вторичного покоя и существуют в виде подземных органов (стеблекорневых тубероидов). Такие переходы чаще наблюдаются у *j* растений и у *g* после первого цветения или обильного плодоношения (Вахрамеева, Денисова, 1988). Особи *P. bifolia* являются сильно микотрофными, микоризообразующий гриб почти всегда присутствует в придаточных корнях и в утолщенной корневой части тубероида, заражение корней регулярное, наблюдается 2 сезона переваривания гриба: осенний и летний. Наибольшая микотрофность наблюдается у *j* особей (до 55%) и снижается до 30-50% у *vv* и *g* особей (Татаренко, 1996; Быченко, Воронина, 2004). *C. guttatum* является слабо микотрофным растением, интенсивность микоризной инфекции у этого вида увеличивается с возрастом и достигает в старых корнях взрослых растений 25-40%, заражение придаточных корней не регулярное (Татаренко, 1996).

Поливариантность развития ЦП двух видов наблюдалась нами при различных формах длительных антропогенных воздействий. Ежегодное сенокосение до созревания плодов и частичная рубка древостоя в березняке злаково-разнотравном (ЦП-1) способствовали изменению экологических условий обитания орхидных: увеличению освещенности,

уменьшению влажности почвы и воздуха, смене растительного покрова, а в результате привели к изменению структуры ЦП *S. guttatum* (табл. 19): постепенному выпадению *j* группы из состава ЦП, к сдвигу максимума спектра с *vv* на *g* группу, к снижению индекса восстановления (*I_v*) и повышению коэффициента возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω). За 18 лет наблюдений скорость развития ЦП ($V\Delta$) составила 0,01, а специфическая скорость старения ЦП ($r\Delta$) равна 0,04. Эти данные свидетельствуют об отсутствии семенного и о преобладании вегетативного возобновления, а также о постепенном старении ЦП и, согласно классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001), переходе ее из молодой стадии в зрелую. Ежегодное отторжение ассимилирующей части побегов приводит к уменьшению запаса органических веществ в корневище *S. guttatum*, к уменьшению размеров материнских растений и падению интенсивности вегетативного размножения, зависящего также от влажности и богатства почвы. Следовательно, вегетативное размножение не сможет обеспечить длительное самоподдержание ЦП при отсутствии семенного, и в результате ежегодное скашивание приведет к быстрому однонаправленному старению и выпадению ЦП *S. guttatum* из состава ценоза. Это пример сукцессивного типа динамики ЦП.

На краю вырубki сосново-березового разнотравного леса в онтогенетическом спектре *S. guttatum* (ЦП-2) наблюдается варьирование по годам молодых групп (*j*, *im*, *vm*), число *vv* группы относительно стабильно (35-38%); индекс *I_v* увеличился, а индексы Δ и ω снизились, скорость развития $V\Delta$ отрицательная (-0,004), специфическая скорость ($r\Delta$) понизилась до -0,02 (табл. 19). Эти данные свидетельствуют о хорошем семенном возобновлении (число *j* особей в разные годы составляет 0,2-3%), о процессе омоложения и переходе ЦП из стадии зреющей в молодую. Успешному семенному возобновлению в данном местообитании способствует слабая рекреационная нагрузка (сбор грибов и ягод осенью), которая снижает конкуренцию со стороны крупнотравья и злаков, увеличивает доступ семян к почве. Это пример флуктуационного типа динамики ЦП.

На вырубке сосново-березового разнотравного леса в разных местообитаниях (ЦП-3 и ЦП-5) наблюдалась сходная реакция ЦП на один и тот же антропогенный фактор – вырубку: исчезновение *j* группы, сдвиг максимума спектра с *vv* группы на *g* (ЦП-5), уменьшение *I_v* и увеличение индексов Δ и ω , а величины скорости развития ЦП ($V\Delta$) и специфической скорости старения ($r\Delta$) совпадают с таковыми на сенокосном участке в ЦП-1 ($V\Delta = 0,01$, $r\Delta = 0,03$ в ЦП-5 и $r\Delta = 0,06$ в ЦП-3), что указывает на постепенное старение ЦП на вырубках и переходе их из молодой стадии в зрелую. Основные причины исчезновения *j* группы – раннелетние заморозки на открытых, незащищенных местообитаниях,

которые часто приводят к гибели бутонов у *g* растений, а также изменение физико-химических свойств почвы, изменение состава травостоя (разрастание крупнотравья и злаков) и сильная захламленность территории после рубки деловой древесины. Согласно классификации «дельта-омега», все 4 ЦП (6-9) – молодые, нормальные полночленные с присутствием *j* группы (1-2%), со значительной средней плотностью (5,6-28,3) и плотностью подроста (5,2-26,0), с высоким *Iв* (2,8-11,4), что свидетельствует о хорошем семенном возобновлении и выживании *j* особей. При усиленной рекреации в пригородной зоне г. Иркутска (ЦП-10), а также на северо-западном побережье Байкала (ЦП-11), где много «диких» туристов в онтогенетическом спектре наблюдается отсутствие *j* группы, низкая средняя плотность (3,2-7,3), плотность подроста (0,9-2,5) и генеративных побегов (0,4-0,7). Из-за сбора красиво цветущих растений на букеты наблюдается редкое завязывание плодов и обсеменение, из-за сильной уплотненности почвы – плохая приживаемость *j* особей. Основной способ самоподдержания этих ЦП – вегетативный, на что указывает значительное количество в спектре вегетативных *im* и *vm* побегов (29-40%).

Характеристика ЦП *P. bifolia* в различных местообитаниях и по годам приведена в таблице 19. На краю вырубке сосново-березового разнотравного леса (ЦП-1) и на закустаренной опушке березово-тополевого разнотравного леса, вдоль грунтовой дороги (ЦП-6) наблюдается сильное варьирование по годам *j* (10-34%) и *g* (8-40%) онтогенетических групп. Уменьшение *Iв*, увеличение индексов Δ и ω , положительные величины скорости развития ($V\Delta$) и специфической скорости старения ($r\Delta$) ЦП ($V\Delta = 0,01$, $r\Delta = 0,04$ в ЦП-1; $V\Delta = 0,1$, $r\Delta = 0,7$ в ЦП-6) свидетельствуют о трудностях семенного возобновления в связи с зарастанием опушки крупнотравьем, осоками, злаками и о постепенном старении ЦП. Наибольшие погодичные колебания всех онтогенетических, а особенно *g* групп (1,6-69,2%), а также индекса *Iв* наблюдались на вырубке сосново-березового леса (ЦП-2). Это связано, прежде всего, с частыми повреждениями соцветий в стадии бутонизации раннелетними заморозками на открытых участках, приводящими к нерегулярному цветению, плодоношению и, как правило, нерегулярному возобновлению. За 3 года наблюдений произошел сдвиг максимума онтогенетического спектра с *vv* на *g* группу. Высокая положительная скорость развития ($V\Delta = 1,7$) указывает на быстрый процесс старения ЦП-2. На вырубке сосново-березового бруснично-разнотравного леса (ЦП-4) в предгорье Тункинских гольцов наблюдается не только смещение максимума спектра вправо, но и отсутствие *j* особей, уменьшение общей плотности, плотности подроста почти в 2 раза, уменьшение *Iв*, значительное увели-

чение индексов Δ и ω . Скорость старения ЦП ($r\Delta$) в данном местообитании равна 0,1. Все это свидетельствует об ухудшении условий произрастания и возобновления орхидных: уменьшении влажности почвы, высокой плотности почвенного слоя, связанной с усиленной рекреационной нагрузкой – ежегодной заготовкой дров местными жителями, выпасом коров и лошадей. На техногенно нарушенном субстрате около отстойников шлам-лигнина (ЦП-5) нами обнаружено значительное число j (19-23%) и im (23-26%) особей *P. bifolia*, хотя число g невелико (5-13%). ЦП испытывает значительное затенение в результате подроста коренных темнохвойных пород: пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour.). Сомкнутость крон – 0,7-0,8, а общее проективное покрытие (ОПП) травостоя – 40%. Несмотря на сильное затенение и низкий процент g особей, здесь наблюдается значительная численность ЦП (167-169 особей), высокая средняя (8,4-10,6), максимальная плотность (24) и высокая плотность подроста (7,3-10,1), что указывает на хорошее возобновление и приживаемость молодых особей, особенно протокормов. В почвенных образцах (18×20×15 см³) было найдено небольшое количество протокормов (3-5), которые в других местообитаниях найти практически невозможно. Анатомио-микологический анализ показал значительную степень заражения микоризообразующим грибом придаточных корней не только j , но и g особей (5 баллов) *P. bifolia*, что связано с присутствием в почве огромного количества органических веществ, микроэлементов, биостимуляторов, которые способствуют развитию популяций их грибов – симбионтов (Быченко, Воронина, 2004).

Таким образом, ЦП длиннокорневищного вида *C. guttatum* относительно стабильны, с преобладанием vv групп и низким процентом j групп. Смешанный способ самоподдержания способствует сохранению устойчивости этого вида в различных ценозах. В зависимости от экологических условий хозяйственного использования этот вид способен изменять типы стратегии, проявляя черты как толерантности, так и реактивности. Длительное антропогенное воздействие (ежегодное сенокосение, вырубка древостоя, усиленная рекреация) может привести к ослаблению устойчивости ЦП этого редкого вида и исчезновению его из состава лесных сообществ. ЦП клубнеобразующего вида *P. bifolia* менее стабильны, с преобладанием в спектре vv групп и значительным процентом j и im групп. Число j и g групп сильно колеблется по годам и в различных местообитаниях. Основной способ самоподдержания ЦП – семенной, который нередко зависит от условий погоды, экотопа и наличия консортивных связей с микоризообразующими грибами. Длительное

Таблица 19

**Характеристика ценопопуляций *Cypripedium guttatum* (1) и *Platanthera bifolia* (2)
в различных местообитаниях на территории Южного Прибайкалья**

№ цп	года	Соотношение онтогенетиче- ских групп, %	M	Mп	Mг	Ив	Δ	ω	VΔ	гΔ	Тип ЦП по классифика- ции «дельта- омега»
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
j:m:vm:vv:g			<i>Cypripedium guttatum</i>								
1	1988	0:3:32:37:28	10,6	7,7	2,9	2,6	0,22	0,57	0,01	0,04	молодая
	1989	1:4:30:34:31	9,4	6,4	2,2	2,2	0,24	0,59			молодая
	2005	0:0:17:50:33	12,7	8,5	4,2	2,0	0,25	0,61			зреющая
	2005	0:1:4:33:62	17,5	6,8	10,1	0,6	0,35	0,77			зрелая
2	1988	1:6:21:38:34	18,9	12,4	6,5	1,9	0,24	0,60	-0,004	-0,02	зреющая
	1989	0,2:4:21:36,4:38	21,4	13,2	8,3	1,6	0,26	0,63			зреющая
	2004	3:14:25:35:23	9,8	7,5	2,3	3,3	0,20	0,51			молодая
	2005	0:2:43:38:17	8,0	6,7	1,3	5,0	0,18	0,51			молодая
3	1989	0:1:28:40:31	15,6	10,7	4,9	2,2	0,24	0,60	0,01	0,06	зреющая
	1990	0:5:20:39:36	31,5	20,1	11,2	1,8	0,25	0,62			зрелая
4	2004	1:5:27:43:24	19,5	14,9	4,6	3,2	0,20	0,54			молодая
5	1990	2:6:27:43:22	35,2	27,4	7,8	3,5	0,20	0,53	0,01	0,03	молодая
5a	2005	0:1:20:38:41	32,0	18,9	13,2	1,4	0,28	0,66			зреющая
6	2005	1:7:24:43:25	21,8	16,3	5,4	3,0	0,21	0,55			молодая
7	2004	1:6:33:52:8	28,3	26,0	2,3	11,4	0,15	0,45			молодая
8	1988	1:5:28:35:26	19,1	14,1	5,1	2,8	0,25	0,54			молодая
9	1989	2:11:35:43:9	5,6	5,2	0,5	10,6	0,14	0,44			молодая
10	1989	0:9:29:40:22	3,2	2,5	0,7	3,5	0,20	0,53			молодая
11	2004	0:5:40:50:5	7,3	6,9	0,4	18,3	0,14	0,44			молодая
12	2004	0:11:47:26:16	4,8	4,0	0,2	5,3	0,17	0,49			молодая
13	2005	0:5,5:5,5:50:39	4,5	2,8	1,8	1,6	0,26	0,63			зреющая
j:m:vv:g			<i>Platanthera bifolia</i>								
1	1988	18:11,5:59:11,5	2,4	2,1	0,3	7,7	0,14	0,40	0,01	0,04	молодая
	1989	34:23:35:8	4,2	3,9	1,3	11,1	0,1	0,30			молодая
	1990	24:31:34:11	5,7	5,0	0,7	7,7	0,12	0,33			молодая
	2004	10:13:60:17	1,0	0,8	1,2	5,0	0,16	0,45			молодая
	2005	20:20:20:40	1,7	1,0	0,7	1,5	0,24	0,53			молодая
2	1988	12:22:36:30	3,6	2,6	1,1	2,4	0,20	0,72	1,7		зреющая
	1989	26:25:35:14									
	1990	15:1:22:62					0,89				
3	1988	15:15:34:36	3,3	2,1	1,2	1,8	0,23	0,54			молодая
4	1990	23:23:37:17	12,8	10,6	2,2	4,9	0,14	0,38	0,01	0,1	молодая
	2005	0:6:27:67	7,5	2,5	5,0	0,5	0,37	0,79			зрелая
5	2004	23:26:46:5	10,6	10,1	0,5	20,1	0,09	0,30	0,04	0,43	молодая
	2005	19:23:45:13	8,4	7,3	1,1	6,6	0,13	0,38			молодая
6	2004	29:25:25:21	6,5	5,1	1,4	3,7	0,15	0,38	0,1	0,68	молодая
	2005	8:24:25:43	1,4	0,8	0,6	1,3	0,26	0,58			молодая
7	2005	14:34:25:27	5,5	4,0	1,5	2,7	0,19	0,45			молодая
8	2004	24:24:22:30	3,0	2,1	0,9	2,3	0,19	0,46			молодая
9	2005	8:8:21:63	2,7	1,0	1,7	0,6	0,34	0,73			молодая

Условные обозначения:

общая средняя плотность (М) – численность особей или побегов на единицу всего пространства конкретного фитоценоза;

экологическая плотность (Мэ) – численность особей или побегов на единицу обитаемого пространства, непосредственно занятого ЦП; экологическая плотность подроста (Мп) и генеративной фракции (Мг); индекс восстановления (Ив), (Жукова, 1995);

коэффициент возрастности (Δ) (Уранов, 1975);

индекс эффективности (ω) (Животовский, 2001);

скорость развития ЦП ($V\Delta$);

специфическая скорость развития ЦП ($r\Delta$) (Жукова, 1995).

Условные обозначения для ЦП *Cyripedium guttatum*:

ЦП-1 – березняк злаково-разнотравный (Березовый о-в, Иркутская обл.);

ЦП-2 – край вырубki сосново-березового разнотравного леса (п. Пионерский, Иркутская обл.);

ЦП-3 – вырубка сосново-березового разнотравного леса (п. Пионерский, Иркутская обл.);

ЦП-4 – сосново-березовый вейниково-разнотравный лес (п. Пионерский, Иркутская обл.);

ЦП-5 – березово-сосновый разнотравный лес (п. Хойто-Гол, Республика Бурятия);

ЦП -5а – вырубка березово-соснового разнотравного леса (п. Хойто-Гол, Республика Бурятия);

ЦП-6 – сосняк папоротниково-разнотравный (ст. Садовая, Иркутская обл.; 2 год после пожара);

ЦП-7 – ельник зеленомошный (пос. Аршан, ущелье р. Кынгарги, Республика Бурятия);

ЦП –8 – сосново-лиственничный лес (п. Зун-Мурино, Республика Бурятия);

ЦП-9 – смешанный лес (п. Кочергат, Иркутская обл.);

ЦП-10 – смешанный лес (пригородная зона г. Иркутска);

ЦП-11 – сосняк рододендровый (Большие Коты, падь Малая Сенная, Иркутская обл.);

ЦП-12 – тополево-рамышево-грушанковый лес с подростом хвойных пород (отс. шлам-лигнина № 2);

ЦП-13 –тополовый лес с подростом хв. пород (отс. шлам-лигнина № 6 и 7, г. Байкальск).

Условные обозначения для ЦП *Platanthera bifolia*:

ЦП-1 – край вырубki сосново-березового разнотравного леса (п. Пионерский, Иркутская обл.);

ЦП-2 – вырубка сосново-березового разнотравного леса (п. Пионерский, Иркутская обл.);

ЦП-3 – сосново-березовый вейниково-разнотравный лес (п. Пионерский, Иркутская обл.);

ЦП-4 – сосново-березовый бруснично-разнотравный лес (п. Хойто-Гол, Республика Бурятия);

ЦП-5 – тополево-рамышево-грушанковый лес с подростом хвойных пород (отс. шлам-лигнина № 2, г. Байкальск);

ЦП-6 – закустаренная опушка березово-тополево-разнотравного леса, вдоль грунтовой дороги;

ЦП-7 – опушка березово-осинового разнотравного леса (г. Байкальск);

ЦП-8 – закустаренный луг (свалка бытового мусора, г. Байкальск);

ЦП-9 – тополево-березово-душекиевый лес с подростом хв. пород (отс. № 4, г. Байкальск).

антропогенное воздействие (ежегодное сенокосение, выпас лошадей, усиленная рекреация, вырубка) приводят к старению ЦП *P. bifolia* и быстрому исчезновению из фитоценозов.

Использование концепции дискретного описания онтогенеза для двух видов орхидных позволило выявить высокую степень возрастной гетерогенности их популяций, высокую степень зависимости между демографическими показателями и факторами экотопа (степенью его нарушенности). Поливариантность развития ЦП орхидных зависит как от их биоморфологических особенностей (интенсивности семенного и вегетативного размножения, продолжительности онтогенетических состояний, степени омоложения вегетативных зачатков, регулярности перехода в состояние вторичного покоя, от степени микотрофности и интенсивности микоризной инфекции), так и от экзогенных факторов: условий экотопа, длительности и степени антропогенного стресса. Оценка онтогенетического разнообразия и различных проявлений поливариантности развития в популяциях редких и исчезающих видов растений позволит наметить оптимальные пути восстановления их ЦП и рационального использования растительных ресурсов.

3.2.2. Популяционно-онтогенетические исследования редких видов орхидей на территории Республики Татарстан

На территории Республики Татарстан (РТ) все виды сем. Орхидных (*Orchidaceae* Juss.) занесены в Красную книгу РТ (1995). В процессе ведения Красной Книги последние 10 лет проводились исследования, посвященные поиску редких видов, новых мест их обитания и нахождения, а также изучению состава, структуры и состояния их популяций. В настоящее время на территории республики отмечено 30 видов орхидей (Бакин и др., 2000). Постоянный поиск редких растений позволил в 1998 году в долине реки Малый Черемшан (Алькеевский район РТ) на территории ООПТ «Тат-Ахметьевское болото» найти лосняк Лезеля (*Liparis loeselii* (L.) Rich.) (Баранова и др., 2000), тогда было выявлено всего 2 особи. Популяционно-онтогенетические исследования *L. loeselii* впервые были проведены в июле 2005 года.

Liparis loeselii встречается на торфяных болотах в европейской части России, в Западной Сибири и Средней Азии, также отмечается в Западной Европе, Малой Азии и Северной Америке (Вахрамеева и др., 1991). По данным И.В. Татаренко (1996), это растение с недолгоживущим корневищем и одним утолщенным междоузлием в основании стебля (псевдобульбой, надземным побеговым клубнем), направление роста

корневища в зависимости от субстрата варьирует от плагиотропного до ортотропного, почка возобновления закладывается в пазухе второго зеленого листа, одевающего псевдобульбу, апикальная меристема формирует терминальный цветonos. И.В. Татаренко (1996) описаны морфогенез и онтогенез для трех видов рода липарисов: лосняк Макино (*Liparis makinoana* Schlechter), лосняк японский (*L. japonica* (Miq.) Maxim), лосняк Крамера (*L. krameri* Franch. et Savat.). В отечественной литературе не приводится характеристика онтогенеза *L. loeselii*. Критериями для выделения онтогенетических групп были выбраны морфометрические характеристики надземных и подземных побегов: число листьев, количество жилок, длина и ширина листа, высота побега, длина соцветия, число цветков и диаметр псевдобульбы. По нашим данным, ювенильные особи имеют один лист размером 1-1,5 см, при ширине листа – 0,3-0,5 см, имматурные особи чаще имеют побег с 2-мя листьями, длиной 1,5-4 см и шириной – 0,5-1 см, реже одним и появляющимся внизу вторым листом. Виргинильные особи имеют нормальное развитие всей вегетативной сферы, типичной для вида. Листья продолговато-овальные, заостренные, почти супротивные, в количестве – 2, длиной 3,5-7 см, шириной – 1-2 см. Для генеративных особей основными критериями выделения молодых, зрелых и старых особей, наряду с показателями размеров листьев, являются: высота побега, длина кисти и количество цветков в ней. Так, у молодых генеративных особей число цветков варьирует от 2 до 5, у зрелых от 6 до 10, у старых – от 1- до 3, при этом резко снижается высота генеративного побега (5-7 см), длина кисти (1,5-2 см) и уменьшаются размеры листьев, хотя число крупных жилок максимальное – 8-9 штук. Однако для изучения онтогенеза *L. loeselii* необходимо провести исследования в течение 3-5 лет с полным картированием особей.

Ценопопуляция *L. loeselii* приурочена к самой окраине Тат-Ахметьевского болота, около зеркала воды. Эта часть болота представляет собой мохово-травяную сплаvinу с ивой розмаринолистной (*Salix rosmarinifolia* L.) и березой приземистой (*Betula humilis* Schrank), доминантными травами здесь являются пушица многоколосковая (*Eriophorum polystachyon* L.), осока плетевидная (*Carex chordorrhiza* Ehrh.), осока топяная (*C. limosa* L.), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata* L.), хвощ приречный (*Equisetum fluviatile* L.), сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), дремлик болотный (*Epipactis palustris* (L.) Crantz). Данная часть болота более открытая, освещенная и влажная. Площадь, на которой было проведено описание ценопопуляции (ЦП) *L. loeselii*, составила около 150-200 м² (узкая полоса – 5×30 м).

L. loeselii размножается преимущественно семенами, поэтому основной счетной единицей популяционных исследований была особь (генета). Встречается *L. loeselii* небольшими скоплениями по 3-8 особей, что связано с прорастанием семян, как правило, вблизи материнского растения. Если находили генеративное растение, то, раздвигая траву и мох, можно было увидеть очень мелкие ювенильные и имматурные особи. На исследуемой площади было выявлено 67 особей и 15 скоплений.

При определении возрастного спектра орхидей, как правило, учитываются их биолого-экологические особенности, которые принимаются большинством отечественных специалистов по орхидным. Термином «протокорм» обозначают обычно утолщенные, мясистые проростки орхидных, развивающиеся 2-4 года под землей, в подстилке или моховой подушке (Ziegenspeck, 1936; Вахрамеева, 1991; Виноградова, 1993, 1999). Размеры их колеблются от 0,5 до 1,5 мм, найти их сложно, при этом может быть нарушено местообитание, что неблагоприятно скажется на дальнейшем развитии популяции. Для обозначения группы «виргинильных» иногда применяют термин «взрослые вегетативные» (Vm), учитывая то, что в эту группу попадают временно нецветущие генеративные особи, выявить которые можно только при долговременных и постоянных исследованиях (Вахрамеева, Варлыгина 1997; Татаренко, 1996; Фардеева, 1997, 2004 и т.д.). Большинство орхидей отмирают после последнего цветения, не переходя в сенильное состояние, поэтому в природных условиях сенильные растения встречаются крайне редко и не каждый год (Вахрамеева, 1991, 1997; Фардеева, 1997; Суюндуков, 2002; Быченко, 2004). Учитывая данные особенности возрастной структуры орхидных, возрастной спектр, в котором имеются j, im, v, g особи, можно назвать условно полночленным.

Для ЦП *L. loeselii* возрастной спектр имеет бимодальный характер с максимумом на имматурных и молодых генеративных особях (рис. 28). Это связано с быстрым прорастанием семян и более продолжительным генеративным периодом (4-6 лет), что подтверждают онтогенетические исследования И.В. Татаренко (1996) для других видов лосняка. Использование классификаций, предложенных А.А. Урановым (1977), Л.А. Животовским (2001,) выявило, что ЦП *L. loeselii* молодая, полночленная. Для такого редкого вида индексы восстановления и замещения – около 30%, довольно высокие, состояние ЦП устойчиво и перспективно (табл. 20). Скопления *L. loeselii* (2-5) встречались по всей окраине болота, по-видимому, численность ЦП здесь выше и составляет примерно 80-100 особей.

Статистические показатели ценопопуляций *Liparis loeselii* (1)
и *Epipactis palustris* (2) (2005 г.)

Ценопопуляция	Δ	Ив	Из	ó	Тип ценопопуляции
<i>Liparis loeselii</i>					
	0,193	0,29	0,29	0,452	молодая полночленная
<i>Epipactis palustris</i>					
ЦП 1	0,197	0,28	0,28	0,506	молодая полночленная
ЦП 2	0,207	0,29	0,26	0,482	молодая полночленная
ЦП 3	0,257	0,20	0,19	0,589	молодая полночленная

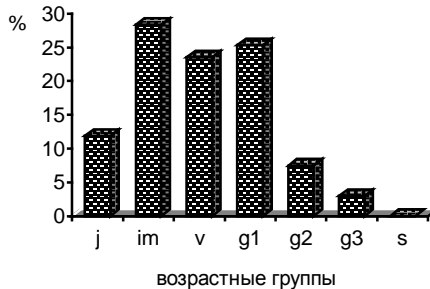


Рис. 28. Возрастной спектр ценопопуляции *Liparis loeselii* (2005 г.)

Вторым исследованным видом был дремлик болотный (*Epipactis palustris* (L.) Crantz.). Это очень декоративный вид, встречается в пределах лесной зоны европейской части России, в Крыму, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, а также в Западной Европе, в Азии и Иране. *E. palustris* размножается семенами и сильно разветвленными корневищами, при этом образуя довольно большие скопления (Аверьянов, 2000; Вахрамеева, 1991).

Впервые для территории республики в пределах ООПТ «Тат-Ахметьевское болото» были проведены популяционно-онтогенетические исследования вида, где основой для определения возрастных групп послужили работы И.В. Татаренко (1996), М.Г. Вахрамеевой (1997), Е.А. Перебора (2002) и М.Б. Фареевой (2004). Счетной единицей был наземный побег семенного или вегетативного происхождения.

Особи *E. palustris* были рассеяны по всей территории и встречались как по окраине болота, так и в зарастающей его части. Это позволило выделить 3 участка, несколько отличающихся между собой по экологическим и фитоценотическим условиям: мохово-травянная славина,

вместе с липарисом (ЦП1); травянная сплавина, переходная зона интенсивного зарастания кустарником и березой приземистой (ЦП2); заболоченный березняк: береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), ивы (*Salix*), здесь отмечено снижение освещенности и влажности (ЦП3).

На всех участках закладывались пробные площади 150 м², где и проводили изучение ЦП *E. palustris* по общепринятым популяционно-онтогенетическим методикам. Данные приведены на рисунке 29 и таблице 20.

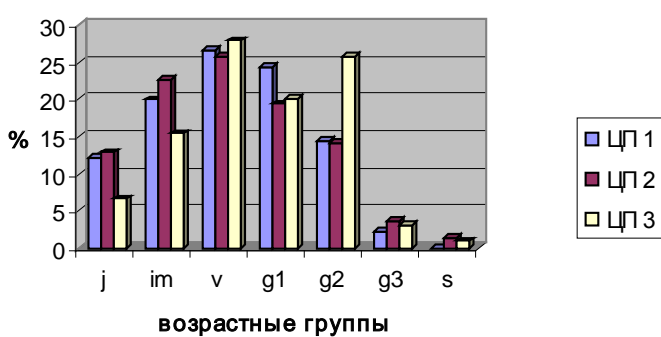


Рис. 29. Онтогенетический спектр ЦП (1; 2; 3) *Epipactis palustris* (2005 г.)

Численность дремлика болотного довольно высокая и составляет на 3-х участках (90; 217; 194). Возрастной спектр ЦП вида был правостороннего типа с максимумом на группе виргинильных и генеративных побегов, что в целом характерно для корневищных орхидей.

В целом популяция *E. palustris* на территории «Тат-Ахметьевского болота» многочисленная, по-видимому, несколько тысяч особей на площади 15 га, молодая, полночленная, находящаяся в оптимальном состоянии.

На территории болота и прилегающих к нему заболоченных лесах были отмечены и другие виды орхидных – мякотница однолистная (*Malaxis monophyllos* (L.) Sw.), пальчатокоренник мясо-красный (*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo), майник овалолостный (*Listera ovata* (L.) R.), дремлик широколистный (*Epipactis helleborine* (L.) Grantz.). Низкая доступность территории, статус охраны, а главное сохранение экотопа позволяет популяциям редких видов растений не только удерживаться на занятой территории, но и увеличивать численность и размеры их популяций.

3.3. ИЗУЧЕНИЕ ОРГАНИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

3.3.1. Разнообразие жизненных форм в популяциях можжевельника обыкновенного в северных районах Республики Татарстан

Нами были изучены ценопопуляции можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) в различных фитоценотических условиях в северных районах Республики Татарстан (РТ), где вид находится в южной части своего ареала. В ходе работы решались задачи изучения возрастного и полового состава популяций можжевельника обыкновенного в различных условиях, а также определение и характеристика жизненных форм можжевельника как адаптация к конкретным условиям обитания.

В Кукморском районе нами рассматривались лесные массивы, представленные ельником разнотравным, сосняком кустарниковым, в которых в составе подлеска присутствует можжевельник обыкновенный. Доминирующими видами древесных растений в этих фитоценозах являются ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). В ряде участков содоминантом выступает липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.). В подлеске кроме можжевельника встречаются рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.), малина (*Rubus idaeus* L.) и шиповник собачий (*Rosa canina* L.). В травяном ярусе обычны растения как бореального, так и неморального комплекса, что характерно для переходной от зоны таежных лесов к зоне широколиственных лесов.

Как правило, в условиях лесного фитоценоза можжевельник обыкновенный представлен древовидной формой, имеющей небольшую высоту и один основной ствол. У растений этого вида в лесу высота ствола достигает обычно от 1 до 1,5 м, а диаметр ствола не превышает 3 см. Основным критерием для определения возрастного состояния у особей этого вида мы используем наличие шишек, параметры высоты и диаметра ствола. Однозначно можно выделить из общего количества растений только женские особи – по шишкам. Мужские особи выделялись по высоте и диаметру растений. Диаметр и высота формально сгруппированных нами особей были обработаны и занесены в таблицы.

На первой площади было учтено 63 одиночные особи. Преобладают генеративные растения. В эту группу включены различные по полу особи, однако их половую принадлежность визуально определить невозможно. Результаты статистической обработки показали неоднородность выделенных групп, поэтому и вариация и ошибка средней арифметической получились высокими.

Под пологом леса молодые особи прегенеративного периода имеются в достаточно большом количестве, однако сеянцев нами встречено не было. Всего на площади в 400 м² учтено 15 особей. Разделить эту группу особей по половому признаку не удастся, так как у можжевельника нет четкого полового диморфизма и необходимы более информативные показатели.

На первой пробной площади преобладают мужские особи можжевельника. Диаметр ствола в среднем равен у женских особей 1,3 см; у мужских – 2,6 см, высота ствола в среднем составляет 2,5 м.

Нами была предпринята попытка составления возрастных спектров, хотя мы не смогли разделить пока генеративный период на отдельные возрастные состояния. Тем не менее можно сделать вывод о неполночленности спектра, в нем отсутствуют проростки, доминируют особи генеративного периода, среди которых хорошо выделяются группы мужских и женских особей.

У всех учтенных нами особей отмечалось наличие одного главного ствола и боковых ветвей. Рассмотренные нами растения представляли собой жизненную форму типичного небольшого дерева с доминирующим главным стволом. Все особи генеративного периода – мезофанерофиты. Это небольшие деревья с главным стволом. Мы считаем такую форму исходной формой для можжевельника обыкновенного в условиях, приближенным к наиболее типичным для данного вида. В зависимости от варьирования условий обитания жизненная форма может изменяться.

Можжевельник обыкновенный в северных районах республики может занимать открытые, свободные от леса территории, где формирует оригинальные сообщества и выступает как доминант. В таком фитоценозе с доминированием *J. communis* в первом ярусе сохраняются лесные травянистые растения и некоторые кустарники, видовое разнообразие трав представлено в основном луговыми растениями. Аналогичные фитоценозы нередки в северных районах республики. Пробная площадка была заложена на открытой, безлесной территории, в верхней части склона. Травяной покров представлен сорно-луговыми, луговыми и немногочисленными лесными растениями: овсяница красная (*Festuca rubra* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), клевер ползучий (*T. repens* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), подорожник средний (*Plantago media* L.), мятлик луговой узколистный (*Poa pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) Arcang), горечавка перекрестнолистная (*Gentiana cruciata* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.) и полукустарничек – костяника (*Rubus saxatilis* L.). На таких территориях обычно пасут скот и ведут сенокос. Однако наличие

колочих куртин можжевельника обыкновенного позволяет сохраниться лесным растениям.

В условиях открытых пространств, где этот вид формирует чистые вторично производные насаждения, на месте коренных еловых лесов, в которых можжевельник приобретает жизненную форму кустарника, в течение всей жизни особи формируется не один единственный ствол, а несколько или много, существующих бок о бок и постепенно сменяющих друг друга. Длительность жизни этих многочисленных стволиков у *J. communis* может быть очень большой от 100 до 300 лет. В этом случае у можжевельника обыкновенного формируются куртины, в которых от центра в радиальном направлении куст постепенно разрастается.

По нашим наблюдениям, такие куртины характерны только для условий открытых пространств. По очертанию и пространственному облику такие куртины не одинаковы. Наблюдения показали, что формируются подушковидные куртины с округлым очертанием кроны – это мужские особи, а остроконечные и с более сжатой кроной – это женские особи. Этот тезис, выдвинутый нами, требует многократной проверки.

На пробной площади, заложенной на открытой территории, было учтено 19 куртин. Здесь нами определены генеративные особи (в малых количествах). С небольшой разницей преобладают женские генеративные куртины. Их показатели были обработаны статистически.

Во всех случаях материалы статистической обработки дают значительную вариацию по всем признакам. Это выделение возрастных групп свидетельствует о недостаточной информативности выбранных показателей. Эти исследования требуют продолжения.

Все рассмотренные нами экземпляры *J. communis* представляли собой кустарниковую форму, которая является наиболее адаптивной для открытых пространств, где обилие света и незащищенность можжевельника обыкновенного от многих климатических факторов вызывает формирование многоствольной кустарниковой формы – подушковидных куртин с многолетними дополнительными стволиками. В условиях лесного фитоценоза затенение крупными деревьями «заставляет» можжевельник тянуться к свету и формирует древовидную форму. Образующиеся на открытых пространствах подушковидные кусты можжевельника обыкновенного в литературных источниках (Серебрякова, 1972) и нами рассматриваются как вторичные, производные от древовидной формы.

На крутых склонах холмов Вятского Предуралья в Кукморском районе РТ (на границе с Кировской областью), в экстремальных экологических условиях формируются можжевельниковые насаждения. Под экстремальностью условий мы подразумеваем скудность почвенного горизонта, недостаточное увлажнение, постоянный смыв элементов ми-

нерального питания, обусловленные особенностями рельефа и местонахождения таких участков. Растительный покров крутых склонов крайне скудный. Среди травянистых растений встречаются мятлик луговой узколистный (*Poa angustifolia* L.), пупавка красильная (*Anthemis tinctoria* L.), полынь равнинная (*Artemisia campestris* L.), икотник серозеленый (*Berteroa incana* (L.) DC.). Из кутсраников наряду с можжевельником встречается шиповник собачий.

На пробной площади нами учтено 13 особей генеративного периода, соотношение полов в данной ценопопуляции примерно равное. Молодые особи прегенеративного периода нами не встречены.

Возрастной спектр в ценопопуляции явно неполноценный, с доминированием особей взрослой генеративной фракции. Особи прегенеративного периода отсутствуют (рис. 30). Так же, как и в других ценопопуляциях, показатели диаметра и высоты растений сильно варьируют в связи с тем, что взятые растения относятся к разным возрастным группам. Все рассмотренные нами особи *J. communis* в условиях крутых склонов имели стелющуюся форму. По литературным данным (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972), в крайних условиях существования деревья и кустарники принимают форму стелющихся, или шпалерных, прижимающихся к почве, что дает им преимущества при колебаниях показателей теплового и водного режима. В условиях Вятского Предуралья можжевельник обыкновенный приобретает форму с активно полегающим, стелющимся стволом и кроной, где молодые концы ветвей приподнимаются вертикально. Корневая система – поверхностная. Это так называемые стланцы. Такая жизненная форма позволяет растениям активно приспособиться к интенсивной солнечной радиации, к высокой для него температуре (выше оптимальной), к смыву питательных веществ, к водной эрозии. Конечно, при активном оползневом процессе целые участки субстрата могут «съезжать» с крутого склона, вместе с куском субстрата «съезжают» и отдельные особи можжевельника обыкновенного.

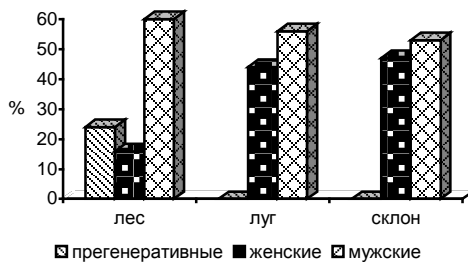


Рис. 30. Онтогенетические спектры можжевельника обыкновенного в различных экологических условиях

Таким образом, по нашим данным, можжевельник обыкновенный на территории северных районов республики, находясь в южной части ареала, может иметь различную жизненную форму: от небольшого дерева до стланцевой формы. Древовидная форма растений является показателем оптимальных условий жизни и местообитания (Пономарева, 1978). По-видимому, жизненная форма «дерево» является для этого вида исходной. Кустарниковая жизненная форма формируется под воздействием условий среды: при высокой интенсивности освещения, при резких изменениях температурного и водного режимов по сравнению с условиями леса. Стланцевая форма возникает в условиях, малоблагоприятных для древесных форм, в нашем случае это склоны с углом наклона от 30° до 70°. По литературным данным, деревья формируют стланцы близ северных границ леса, в субальпийском поясе гор и на скалистых уступах (Пономарева, 1978). В изученных нами условиях можно видеть переход от одной жизненной формы к другой: на плато в лесу можжевельник обыкновенный представлен древовидной формой, на склоне – это стланник, у подножия, на возвышенностях, на безлесной территории – кустарник. Эти формы позволяют ему адаптироваться к разнообразным фитоценотическим и геоморфологическим условиям обитания.

Можжевельник обыкновенный – чрезвычайно пластичный вид, он представляет собой прекрасный пример поливариантности развития особей и популяции в различных условиях обитания обширной таежной зоны.

3.3.2. Некоторые особенности ценопопуляций ландыша майского в степных лесах

Всестороннему познанию структуры и жизненности видовых ценопопуляций растений в составе различных фитоценозов уделяется в настоящее время большое внимание исследователей (Жукова, 1995; Жизнь популяций ..., 1998; Экология и генетика ..., 1998; Популяция ..., 2001; Методы популяционной ..., 2004, Принципы и способы ..., 2004). Из травянистых растений лучше всего изучены ценопопуляции луговых и лесных видов (Любарский, 1964; Кропотова, 1970; Крылова, 1983; Смирнова, 1987; Жукова, 1995). Все упомянутые выше работы выполнены преимущественно в условиях лесной зоны, а за ее пределами, в частности в зоне степей, видовые ценопопуляции растений изучены крайне мало. Это в полной мере касается не только зональных (степных), но и аazonальных (луговых) и экстразональных (лесных) сообществ. Этим и продиктовано осуществление данной работы.

Мы изучали ценопопуляции ландыша майского (*Convallaria majalis* L.), который представляет собой летнезеленый длиннокорневищный травянистый многолетник, криптофит, энтомофил, зоохор, сильвант, мезотроф, ксеромезофит, сциогелиофит, мезотерм (Матвеев, Филиппова, Демина, 1995; Бакин, Рогова, Ситников, 2000). В почве развивается сложная система ортотропных и плагиотропных корневищ ландыша майского с придаточными корнями. Ортотропное корневище с укороченными междуузлиями имеет верхушечную моноподиально нарастающую почку, ежегодно дающую надземный годичный побег, состоящий из погруженной в почву укороченной оси с терминальной почкой, 3-5 низовых чешуйчатых, стеблеобъемлющих листьев с замкнутым влагалищем, одного ланцетного чешуевидного листа с незамкнутым влагалищем, в пазухе которого развивается цветonos и 2 (реже 1-3) зеленых листа с ланцетной или продолговато-эллиптической пластинкой (Крылова, 1974). Годичные узлы от верхушечной почки, листовые рубцы и рубцы от цветonosов позволяют определить возраст корневищ и годы цветения (Борисова, 1967; Кропотова, 1970; Крылова, 1974).

Исследования осуществлялись в Красносамарском лесничестве Самарской области (Красносамарский стационар Самарского государственного университета с 1974 г.) в долине р. Самары в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей обыкновенного чернозема на биомониторинговых пробных площадях (табл. 21).

В каждом сообществе выкапывали при регулярно-агрегативном отборе по 30 сложных (полицентрических) особей ландыша с сохранением всей системы корневищ и парциальных побегов (Любарский, Полуянова, 1984). Они подвергались соответствующим измерениям, взвешиванию, подсчетам для получения показателей, отраженных в таблицах 22-25.

Как видно из таблицы 22, наибольшая длина корневища сложной особи ландыша в расчете на 1 надземный парциальный побег свойственна для ценопопуляций в мелколситвенных осино-березовых лесах на влажном песке (пл. 23), а наименьшая – в липовой дубраве на свежаватом песке (пл. 6). В липовых дубравах (пл. 6, 8, 31) данный показатель увеличивается по мере возрастания трофности почвы (от песков к супесям и суглинкам), а также – почвенного увлажнения (от свежаватого к влажноватому и влажному). Это же отмечается в осинниках и мелколситвенных осино-березовых лесах, формирующихся на неполноразвитых слабогумусированных песчаных почвах на надпойменной песчаной террасе (арене) р. Самары (пл. 21, 22, 23). Данное правило проявляется и в искусственных сосняках (ландыш майский внедряется из окружающих естественных лесонасаждений), как это можно видеть на примере сосняков на свежаватом песке на арене (пл. 23а) и свежем засоленном суглинке в пойме (пл. 16).

Наибольшей скоростью прироста ответвлений корневища характеризуются сложные особи в ценопопуляции ландыша в осиннике на свежевatom песке (пл. 21), а наименьшей – в искусственном сосняке в стадии изреживания на свежевatom песке (пл. 23а).

Данные лесонасаждения во многом сходны между собой. Они располагаются на выровненных участках арены на неполноразвитых слабогумусированных свежеватых песчаных почвах, характеризуются невысокой (0,5-0,6) сомкнутостью древостоя в возрастной стадии изреживания, достаточно хорошо выраженной подстилкой (3-4 см) и значительным для формирования травостоя относительным световым довольствием (60,0-70,2% по сравнению с открытым местом). Снижение скорости роста корневищ ландыша в искусственном сосняке (пл. 23а) по сравнению с естественным осинником (пл. 21) в сходных лесорастительных условиях связано, возможно, с конкуренцией с преобладающими здесь длиннокорневищными нелесными злаками (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Hierochloë odorata* (L.) Beauv.), осокой (*Carex supina* Wahlenb.) и дерновинным ксерофитом (*Festuca valesiaca* Gaudin). В искусственном сосняке в стадии смыкания, развивающемся в пойме на засоленном (солонцевatom) свежем суглинке (пл. 16), скорость прироста корневищ ландыша существенно возрастает (табл. 22). Это совпадает с доминированием в составе травостоя типично лесных видовых ценопопуляций (табл. 21).

Анализ полученных нами результатов в естественных дубравах (пл. 6, 8, 31), осиннике (пл. 21), мелколситвенных осино-березовых лесах (пл. 22, 23) и искусственных сосняках (пл. 16, 23а) свидетельствует о том, что скорость роста корневищ ландыша майского прямо не связана с плотностью, трофностью и увлажнением почвы, с составом и сомкнутостью древостоя, мощностью лесной подстилки и относительным световым довольствием (табл. 21 и 22).

Максимальная мощность (или массивность) корневищ сложных особей ландыша отмечена в ценопопуляции, развивающейся в дубняке на свежеватой супеси (пл. 7) в верхней части переходного склона от арены к пойме, а также в мелколситвенном осино-березовом лесу на свежем песке (пл. 22) на арене (табл. 21 и 22). Однако ни в дубравах, ни в осинниках, смешанных мелколиственных лесах и искусственных сосняках четкой зависимости исследуемого признака от контролируемых экологических условий (табл. 21), как и в предшествующем случае, не обнаружено (табл. 22). По-видимому, скорость роста и мощность корневищ зависит от погодных условий разных лет (количество осадков, температура воздуха и почвы, эвапотранспирация и др.), которые в степной зоне, как известно, достаточно контрастны.

Характеристика лесонасаждений с ценопопуляциями ландыша майского на Красносамарском стационаре

№ пл. (3)	Шифр (1) и наименование лесонасаждений по А.Л. Бельгарду, 1971	Со-мк-ну-тость	Световое довольствие, %	Средняя мощность подстилки, см	Почва	Преобладающие в травостое виды (в скобках – среднее проективное покрытие (2), %)
6	В $\frac{П_{1,2}}{\text{тен-III}}$ 6Лс4Дч, ед.БпОс. Липовая дубрава с примесью березы повислой и осины теневой структуры в стадии изреживания на свежаватом песке	0,7	12,5	5,0	Луговато-черноземная неполноразвитая выщелоченная малогумусированная (3,96%) мощная песчаная на песке (pH=6,56)	<i>Convallaria majalis</i> (27), <i>Polygonatum multiflorum</i> (17), <i>Chelidonium majus</i> (8), <i>Carex supina</i> (8), <i>Lathyrus pisiformis</i> (5), <i>Viola mirabilis</i> (4), <i>Poa nemoralis</i> (4)
7	Дс $\frac{СП_{1,2}}{\text{тен, III}}$ 10Дч, ед.Вш Дубняк с примесью вяза шершавого и кустарниковым подлеском (клен татарский, бересклет бородавчатый) теневой структуры в стадии изреживания на свежаватой супеси	0,6	29,1	3,0	Луговато-черноземная выщелоченная малогумусированная (4,79%) мощная супесчаная на песке (pH=7,1)	<i>Calamagrostis epigeios</i> (10), <i>Convallaria majalis</i> (10), <i>Polygonatum multiflorum</i> (8), <i>Heracleum sibiricum</i> (7), <i>Carex contigua</i> (5), <i>Aegopodium podagraria</i> (5), <i>Nepeta pannonica</i> (94), <i>Chelidonium majus</i> (4)
8	Дс $\frac{СП_{2,3}}{\text{тен-III}}$ 9Лс1Дч, ед.Вш Липовая дубрава с примесью вяза шершавого теневой структуры в стадии изреживания на влажноватой супеси	0,8	2,3	4,0	Луговая выщелоченная среднегумусированная (6,08%) мощная супесчаная на песке (pH=7,3)	<i>Aegopodium podagraria</i> (30), <i>Convallaria majalis</i> (20), <i>Aristolochia clematidis</i> (18), <i>Chelidonium majus</i> (11), <i>Polygonatum multiflorum</i> (11), <i>Glechoma hederacea</i> (4)

№ п.л. (3)	Шифр (1) и наименование лесонасаждений по А.Л. Бельгарду, 1971	Со-мк-ность	Световое доволь-ствие, %	Средняя мощность подстилки, см	Почва	Преобладающие в травостое виды (в скобках – среднее проективное покрытие (2), %)
31	Е $\frac{СГЗ'_3}{тен,к-III}$ 6Лс4Дч, ед.Вш Краткопоясная липовая дубрава с примесью вяза шершавого и кустарниковым подлеском (из клена татарского) теневой структуры в стадии изреживания на влажном засоленном суглинке	0,8	1,2	5,0	Аллювиальная луговая насыщенная солонцеватая среднегумусированная (6,55%) мощная среднесуглинистая на аллювиальных тяжелосуглинистых отложениях (рН=7,42)	<i>Aegopodium podagraria</i> (37), <i>Aristolochia clematitis</i> (15), <i>Chelidonium majus</i> (10), <i>Convallaria majalis</i> (10), <i>Brachypodium pinnatum</i> (8), <i>Lathyrus vernus</i> (4)
16	ОЧ $\frac{СГЗ'_2}{п/осв-II}$ 10Со, ед.ВшБп Искусственный сосняк с естественной примесью вяза шершавого и березы повислой полуосветленной структуры в стадии смыкания на свежем засоленном суглинке в краткозаливаемой пойме	0,8	54,5	5,0	Аллювиальная дерновая насыщенная солонцеватая среднегумусированная (6,19%) мощная среднесуглинистая на аллювиальных среднесуглинистых отложениях (рН=7,2)	<i>Convallaria majalis</i> (15), <i>Aristolochia clematitis</i> (10), <i>Chelidonium majus</i> (10), <i>Viola tricolor</i> (10), <i>Melica nutans</i> (4), <i>Glechoma hederacea</i> (4), <i>Poa nemoralis</i> (4)
23а	ОЧ $\frac{П_{1,2}}{п/осв-III}$ 10Со Искусственный сосняк полуосветленной структуры в стадии изреживания на свежаватом песке	0,5	70,2	4,0	Чернозем неполноразвитый глубокоовскипающий слабогумусированный (1,47%) повышенномощный песчаный на песке (рН=7,02)	<i>Elytrigia repens</i> (20), <i>Chelidonium majus</i> (15), <i>Calamagrostis epigeios</i> (10), <i>Hierochloë odorata</i> (10), <i>Convallaria majalis</i> (8), <i>Carex supina</i> (8), <i>Festuca valesiaca</i> (4)

№ пл. (3)	Шифр (1) и наименование лесонасаждений по А.Л. Бельгарду, 1971	Со-мк-нутость	Световое довольствие, %	Средняя мощность подстилки, см	Почва	Преобладающие в травостое виды (в скобках – среднее проективное покрытие (2), %)
21	В $\frac{\text{П}_{1-2}}{\text{п/осв-III}}$ 10Ос Осинник полуосветленной структуры в стадии изреживания на свежем песке	0,6	60,0	3,0	Луговато-черноземная неполноразвитая выщелоченная слабогумусированная (<1%) среднемогучная песчаная на песке	<i>Convallaria majalis</i> (60), <i>Polygonatum multiflorum</i> (5), <i>Carex supina</i> (4), <i>Fragaria viridis</i> (4), <i>Galium aparine</i> (4), <i>Calamagrostis epigeios</i> (4), <i>Bromopsis inermis</i> (4)
22	АВ $\frac{\text{П}_2}{\text{п/осв-II}}$ 9Бп10Ос, едДч Осино-березняк с примесью дуба черешчатого полуосветленной структуры в стадии смыкания на свежем песке	0,8	40,0	2,0	Лугово-черноземная неполноразвитая выщелоченная слабогумусированная (<1%) мало-могучная (24см) песчаная на песке	<i>Equisetum hyemale</i> (30), <i>Convallaria majalis</i> (15), <i>Glechoma hederacea</i> (15), <i>Brachypodium pinnatum</i> (10), <i>Chelidonium majus</i> (5), <i>Bromopsis inermis</i> (4)
23	АВ $\frac{\text{П}_3}{\text{п/осв-III}}$ 6Бп3Ос1Вш Осино-березняк полуосветленной структуры в стадии изреживания на влажном песке	0,7	53,0	2,0	Луговая неполноразвитая выщелоченная слабогумусированная (<1%) мало-могучная (40 см) песчаная на песке	<i>Aegopodium podagraria</i> (70), <i>Equisetum hyemale</i> (8), <i>Convallaria majalis</i> (8), <i>Polygonatum multiflorum</i> (5), <i>Filipendula ulmaria</i> (5)

Примечание. (1): АВ – боровые, В – суборовые, Дс – дубравные, Е – галофитоидно-дубняковые позиции; ОЧ – подзона обыкновенного чернозема; П – песок, СП – супесь, СГЗ' – засоленный суглинок в краткосаливаемой пойме; 1-2 – свежешавый, 2 – свежий, 2-3 – влажноватый, 3 – влажный типы увлажнения; п/осв – полуосветленная, тен – теневая световая структура, к – кустарниковый подлесок; П – стадия смыкания, Ш – стадия изреживания; Лс – липа сердцевидная, Дч – дуб черешчатый, Бп – береза повислая, Ос – осина, Вш – вяз шершавый, Со – сосна обыкновенная; (2): проективное покрытие выражено как средняя арифметическая значений со 100 учетных площадок 1×1 м; (3): использована нумерация пробных площадей, принятая на Красносамарском стационаре.

Число растущих корневищ, а также количество надземных парциальных побегов в составе сложной особи ландыша в ценопопуляциях липовых дубрав (пл. 6, 8, 31) увеличивается при переходе от свежевато-го песка (пл. 6) к влажноватой супеси (пл. 8), то есть с возрастанием трофности и увлажнения почвы, но уменьшается в условиях засоленных (солонцеватых) суглинков (пл. 31). По-видимому, засоление почвы угнетает рост ортотропных корневищ и формирование надземных побегов. Это наблюдается и в искусственных сосняках при переходе от свежевато-го песка (пл. 23а) к свежему засоленному (солонцеватому) суглинку (пл. 16) (табл. 21 и 22).

Возрастание почвенного увлажнения на незасоленных почвах одно-значно способствует увеличению числа растущих корневищ и формирующихся надземных побегов в составе сложных особей ландыша, что наглядно проявляется на песчаных почвах в осино-березовых лесонасаждениях при переходе от свежевато-го к свежим и влажным позициям (пл. 21, 22, 23). Состав и сомкнутость древостоя, наличие или отсутствие кустарникового подлеска, мощность лесной подстилки, состав, соотношение видовых ценопопуляций и световое довольствие травостоя (табл. 21) достоверного значения при этом не имеют (табл. 22).

Как видно из таблицы 23, высота надземных парциальных вегетативных побегов ландыша в ценопопуляциях, развивающихся в дубравах (пл. 6, 7, 8, 31), осинниках, мелкоколситвенных осино-березовых лесах (пл. 21, 22, 23), уменьшается с увеличением увлажнения от свежевато-го до влажного (табл. 1). Высота генеративных парциальных побегов ландыша в дубравах, наоборот, при этом увеличивается.

И в дубравах, и в мелкоколситвенных осино-березовых лесах с уменьшением почвенного увлажнения снижается общее число надземных парциальных побегов ландыша в расчете на 1 м^2 , но увеличивается площадь листовой поверхности сложных особей, приходящаяся на 1 надземный парциальный побег.

Если сравнить между собой сходные по составу древостоя липовую дубраву на свежаватом песке (пл. 6) и краткопоемную липовую дубраву на влажном засоленном суглинке (пл. 31), то можно отметить, что при переходе от первого лесонасаждения (на арене) ко второму (в пойме) в ценопопуляциях ландыша уменьшается высота надземных вегетативных побегов, число, площадь листьев и надземная фитомасса сложных особей в расчете на 1 надземный парциальный побег (табл. 23). При этом возрастают трофность и увлажнение почвы, сомкнутость древостоя и затененность травостоя (табл. 21). Но высота генеративных побегов, число надземных парциальных побегов на 1 м^2 , подземная фитомасса сложных особей, приходящаяся на 1 надземный парциальный

побег, наоборот, больше в липовой дубраве на влажном засоленном суглинке в пойме, чем на свежаватом песке на арене.

Исследованные нами лесонасаждения с доминированием осины и березы повислой (пл. 21, 22, 23) существенно различаются по составу древостоя и травостоя, но они сходны по характеру почвенного покрова, представленного малоплодородными песками (табл. 21). В осиннике на луговато-черноземной неполноразвитой выщелоченной слабогумусированной среднетощей песчаной почве в свежаватом типе увлажнения (пл. 21) в ценопопуляции ландыша майского нами отмечены наибольшие значения продукционных показателей (высота надземного вегетативного побега, число надземных парциальных побегов на 1 м^2 , число и площадь листьев, надземная и подземная фитомасса сложных особей в расчете на 1 надземный парциальный побег), чем в насаждениях с преобладанием березы на свежей и влажной слабогумусированной очень маломощной песчаной почве (пл. 22 и 23). При переходе от осино-березняка на свежем песке (пл. 22) к осино-березняку на влажном песке (пл. 23) уменьшаются высота надземных вегетативных и генеративных парциальных побегов, площадь листовой поверхности и надземная фитомасса сложной особи в расчете на 1 надземный парциальный побег, а число надземных парциальных побегов на 1 кв. м, число листьев и подземная фитомасса сложной особи в расчете на 1 надземный парциальный побег возрастают.

В искусственных сосняках все определяемые нами продукционные показатели ценопопуляций ландыша снижаются при переходе от свежаватого песка на арене (пл. 23а) к свежему засоленному суглинку в пойме (пл. 16) (табл. 23).

При сравнении сходных между собою по лесорастительным условиям (слабогумусированные свежаватые пески) естественного осинника (пл. 21) и искусственного сосняка (пл. 23а) оказывается, что ценопопуляция ландыша майского по всем продукционным признакам (табл. 23) в осиннике развита существенно лучше, чем в сосняке. Поскольку оба лесонасаждения характеризуются аналогичной экологической структурой (полусветленная в стадии изреживания), близки по сомкнутости древостоя (0,5-0,6) и световому довольствию травостоя (60-70,2%), то различия в развитии ценопопуляций ландыша в них могут быть связаны с особенностями биогенного влияния травостоя и химического состава лесной подстилки.

Как видно из таблицы 24, в липовых дубравах (пл. 6, 8, 31) доля генеративных побегов, доля завязавшихся и количество созревающих плодов сложной особи в расчете на 1 генеративный побег уменьшаются при переходе от свежаватого песка к влажноватой супеси и к влажному засоленному суглинку, то есть с увеличением трофности и увлажнения

Таблица 22

Вегетативная подвижность особей ценопопуляций ландыша майского в лесонасаждениях Красносамарского стационара (n=30)

№ пл	Длина корневища сложной особи (СО) на 1 парциальный побег, см	Скорость прироста ветвей корневища СО, см/год	Мощность корневища СО, мг/см	Число растущих корневищ СО, штук	Количество надземных парциальных побегов в составе СО, штук
6	20,0 ± 6,9	24,1 ± 7,5	2,3 ± 0,8	0,52 ± 0,19	5,5 ± 1,5
7	25,8 ± 9,2	18,5 ± 8,1	8,6 ± 0,7	0,33 ± 0,14	3,4 ± 1,8
8	23,8 ± 7,0	22,7 ± 6,7	2,0 ± 0,6	0,62 ± 0,21	7,4 ± 1,2
31	28,3 ± 9,2	34,1 ± 8,3	3,2 ± 1,1	0,38 ± 0,13	2,6 ± 1,0
16	26,7 ± 2,4	35,0 ± 7,9	2,5 ± 0,8	0,15 ± 0,01	1,3 ± 0,8
23a	21,6 ± 7,8	17,5 ± 5,7	4,8 ± 2,3	0,72 ± 0,23	2,9 ± 0,9
21	30,2 ± 4,8	36,1 ± 6,9	2,8 ± 0,4	0,87 ± 0,26	3,9 ± 0,2
22	23,3 ± 4,1	19,9 ± 4,6	8,1 ± 0,6	0,33 ± 0,17	2,8 ± 0,3
23	32,1 ± 8,2	25,9 ± 5,8	2,2 ± 0,6	0,2 ± 0,1	2,0 ± 0,3

Таблица 23

Продуктивность ценопопуляций ландыша майского в лесонасаждениях Красносамарского стационара

№ пл	Высота вегетативного парциального побега, см (n=310)	Высота генеративного парциального побега, см (n=90)	Число парциальных побегов на 1м ² , штук (n=50)	Число листьев сложной особи (СО) на 1 парциальный побег, штук (n=310)	Площадь листовой поверхности СО на 1 парциальный побег, см ² (n=147)	Надземная фитомасса СО на 1 парциальный побег, г (n=147)	Подземная фитомасса СО на 1 парциальный побег, г (n=147)
6	30,7 ± 5,6	23,2 ± 1,5	49,6 ± 2,5	1,88 ± 0,09	69,7 ± 3,1	0,49 ± 0,27	0,65 ± 0,15
7	28,9 ± 5,8	23,0 ± 4,2	48,4 ± 2,2	2,13 ± 0,11	69,0 ± 2,6	0,83 ± 0,12	0,68 ± 0,26
8	28,8 ± 4,7	23,3 ± 1,7	59,6 ± 2,3	1,75 ± 0,2	61,24 ± 1,9	0,33 ± 0,16	0,42 ± 0,13
31	23,3 ± 3,9	29,3 ± 3,7	105,6 ± 2,9	1,76 ± 0,09	28,0 ± 1,2	0,46 ± 0,18	0,7 ± 0,27
16	24,1 ± 3,1	18,1 ± 2,4	2,7 ± 0,9	1,45 ± 0,1	34,54 ± 1,8	0,21 ± 0,1	0,56 ± 0,21
23a	28,3 ± 3,9	24,0 ± 3,7	5,7 ± 1,6	1,89 ± 0,07	71,9 ± 1,4	0,62 ± 0,2	0,64 ± 0,3
21	33,2 ± 4,2	25,2 ± 1,3	115,2 ± 4,7	1,95 ± 0,03	83,7 ± 3,2	0,77 ± 0,24	0,87 ± 0,24
22	30,8 ± 7,2	31,5 ± 4,9	55,6 ± 1,9	1,83 ± 0,05	72,3 ± 5,6	0,63 ± 0,16	0,77 ± 0,17
23	26,1 ± 0,8	21,7 ± 4,4	88,0 ± 1,8	1,91 ± 0,06	52,2 ± 3,5	0,53 ± 0,2	0,73 ± 0,35

почвы. При этом существенно снижается также световое довольствие травостоя: от 12,5 до 1,2% (табл. 21). В насаждениях с доминированием осины и березы наибольшей потенциальной способностью к генеративному размножению характеризуется ценопопуляция *C. majalis* в осиннике на свежаватом песке (пл. 21). При преобладании березы в древостое (пл. 22, 23) в ценопопуляциях ландыша майского потенциальная способность к генеративному размножению снижается с возрастанием увлажнения песчаной почвы от свежего до влажного. Это же зафиксировано в искусственных сосняках при переходе от свежаватого песка к свежему засоленному суглинку (табл. 24).

Таблица 24

Оценка потенциальной способности ценопопуляций ландыша майского к семенному размножению в лесонасаждениях Красносамарского стационара (n = 90)

№ пл	Доля генеративных побегов в ценопопуляции, %	Количество цветков сложной особи (СО) на 1 генеративный парциальный побег, штук	Количество плодов СО на 1 генеративный парциальный побег, штук	Доля завязавшихся плодов СО на 1 генеративный парциальный побег, %
6	16,3	7,6 ± 0,11	5,1 ± 0,15	64,7 ± 1,5
7	51,6	8,9 ± 0,6	3,3 ± 0,22	33,8 ± 1,9
8	8,7	7,1 ± 0,12	4,4 ± 0,1	63,5 ± 1,5
31	4,0	8,0 ± 0,13	3,0 ± 0,6	37,5 ± 1,1
16	0,82	8,1 ± 0,2	1,7 ± 0,1	12,7 ± 0,41
23а	5,9	8,3 ± 0,14	2,3 ± 0,18	27,5 ± 1,2
21	2,8	10,4 ± 0,7	6,0 ± 0,23	56,7 ± 2,1
22	30,2	8,3 ± 0,12	4,4 ± 0,11	55,5 ± 1,8
23	6,1	9,9 ± 0,16	2,6 ± 0,18	28,9 ± 1,2

При сравнении ценопопуляций ландыша майского, развивающихся в экстраэональных степных лесах, то есть в «условиях географического несоответствия» (Бельгард, 1971), с таковыми в лесной зоне, где находится экологический оптимум лесных видов, в том числе и *C. majalis*, обнаруживается следующее.

Если среднее количество надземных побегов у одной сложной особи и средняя доля генеративных побегов в ценопопуляциях ландыша майского значительно больше в лесной зоне, то по всем остальным биоморфологическим признакам (табл. 25) отмечается преобладание в условиях степных лесов.

Здесь у ландыша майского больше прирост и мощность корневища, количество и плотность надземных побегов, высота парциальных побегов и длина листьев, число листьев и площадь листовой поверхности сложной особи в расчете на один надземный парциальный побег, а также – количество цветков на генеративном побеге. В этом проявляется своеобразие адаптации ландыша майского к развитию в условиях степных лесов.

Сравнительная биоморфологическая характеристика ценопопуляций ландыша майского в условиях лесной и степной зоны

Показатель	Лесная зона		Степная зона
	Московская обл. (1)	Республика Татарстан (2)	Самарская обл. (Красносамарское лесничество) (3)
Средний годичный прирост плагнот-ропного корневища у сложной особи, см	-	15,7	26,8
Средняя мощность корневища сложной особи, мг/см	-	12,96	24,4
Среднее количество надземных парциальных побегов в ценопопуляции на 1м ²	58,5	44,3	74,2
Среднее количество надземных побегов у одной сложной особи, штук	-	3,1	2,6
Средняя высота надземного парциального побега, см	27,8	24,4	28,7
Средняя длина листа, см	11,3	-	14,5
Средняя ширина листа, см	3,6	5,1	5,1
Среднее число листьев сложной особи на 1 парциальный побег, штук	-	1,78	1,89
Средняя площадь листовой поверхности сложной особи на 1 парциальный побег, см ²	-	55,7	62,2
Средняя доля генеративных побегов в ценопопуляции, %	-	20,6	12,9
Среднее количество цветков на 1 генеративном побеге, штук	-	7,5	8,5

Примечание. (1): по данным И.Л. Крыловой (1974); (2): по данным Е.Л. Любарского (1964), Т.В. Роговой, Л.С. Соболевой, М.Б. Фардеевой (1987); (3): наши результаты.

В результате работы можно сделать следующие выводы:

1. Биоморфологические свойства сложных особей ландыша майского, отражающие их вегетативную подвижность, потенциальную способность к генеративному размножению и продуктивность, в условиях экстразональных степных лесов зависят от особенностей биотопа в различных по составу древостоя естественных (дубравы, осинники, осиноберезняки) и искусственных (сосняки) насаждениях.

2. Наилучшее развитие сложных особей ландыша по всем исследованным признакам свойственно для ценопопуляции, формирующейся в естественном осиннике полуосветленной структуры в стадии изреживания на свежаватом слабогумусированном песке в суборевых позициях.

Данное насаждение характеризуется средней сомкнутостью древостоя (0,6), хорошо развитой лесной подстилкой (3 см), существенным (60%) световым довольствием травостоя, в котором доминируют ценопопуляции лесных видов.

3. С нарастанием трофности (при переходе от слабо- и малогумусированных песков к среднегумусированным супесям и суглинкам) и увлажнения (от свежееватого до влажного) почвы в условиях дубрав и осино-березняков увеличиваются число растущих корневищ, количество надземных парциальных побегов в составе сложной особи, длина корневищ и подземная фитомасса сложной особи в расчете на 1 надземный парциальный побег, а также число надземных парциальных побегов в ценопопуляции, приходящихся на 1 м². При этом отмечается уменьшение площади листовой поверхности, надземной фитомассы сложной особи ландыша майского в расчете на 1 надземный парциальный побег и высоты вегетативных парциальных побегов.

4. В искусственных сосняках при переходе от свежееватых песков к свежим солонцеватым суглинкам возрастает число надземных парциальных побегов в расчете на 1 м², длина корневищ, подземная фитомасса и число листьев сложной особи *C. majalis*, приходящихся на 1 надземный парциальный побег.

5. С увеличением трофности и увлажнения почвы в дубравах, осино-березняках и искусственных сосняках снижается доля генеративных побегов, доля завязавшихся и созревающих плодов сложных особей ландыша майского в расчете на 1 надземный парциальный побег.

6. Засоление (солонцеватость) почвы в дубравах и искусственных сосняках сопровождается уменьшением числа растущих корневищ и надземных парциальных побегов в составе сложных особей ландыша. В сосняках при этом снижается высота вегетативных и генеративных парциальных побегов, число листьев, площадь листовой поверхности, надземная и подземная фитомасса сложных особей в расчете на 1 надземный парциальный побег, а также количество надземных парциальных побегов в ценопопуляции ландыша, приходящихся на 1 м².

7. Состав и сомкнутость древостоя, наличие или отсутствие кустарникового подлеска, мощность лесной подстилки, световое довольствие и состав видовых ценопопуляций травостоя не оказывают достоверного влияния на число растущих корневищ и количество образующихся надземных парциальных побегов, скорость роста и мощность (массивность) корневищ сложных особей *C. majalis*.

8. По сравнению с лесной зоной в экстразональных степных лесах у ландыша майского больше прирост и мощность корневищ, количество и плотность надземных побегов, высота надземных парциальных побегов

и длина листьев, число листьев и площадь листовой поверхности сложной особи в расчете на 1 надземный парциальный побег, а также количество цветков на генеративных побегах. В этом проявляется своеобразие адаптации ландыша майского к условиям степной зоны.

9. Проведенные исследования четко показывают поливариантность развития особей и популяций *C. majalis* в лесной и степной географических зонах, как и в разных экосистемах одной зоны при изменении трофности и увлажнения почвы.

3.3.3. Поливариантность возрастной структуры ценопопуляций *Adonis vernalis* L. в условиях разной экспозиции склонов

Адонис весенний (*Adonis vernalis* L.) по Н.А. Адольфу (1930) относят к европейско-азиатской группе многолетних видов рода *Adonis*. Он хорошо растет в местах с неглубокими подземными водами, избегает высоких мест, сильно увлажненных, а также богатых карбонатных почв. Распространение адониса весеннего на север в пределах Приволжской возвышенности тесно связано с лесостепными участками и почти совпадает с северной границей черноземов (Пошкурлат, 2000).

На территории Республики Татарстан (РТ) адонис весенний встречается как в лесостепной зоне – юго-восток и юго-запад Закамья и юг Предволжья, так и в лесной зоне на севере РТ. В северо-восточном Предволжье, северо-западном и северо-восточном Низменном Заволжье имеется несколько участков степной растительности с *Adonis vernalis*, приуроченных к карбонатным почвам – по правобережью р. Волги, левобережью р. Казанки; правобережью р. Вятки. Если на юге РТ ценопопуляции (ЦП) *A. vernalis* отмечаются на участках зональной степной растительности, занимая площади по несколько десятков гектар, то в условиях лесной зоны ЦП *A. vernalis* распространяются в основном по остепненным крутым берегам рек и склонам южной экспозиции узкими полосами или пятнами не более чем на 5-10 гектар, представляя собой участки экстразональной растительности. В этом случае на состояние ЦП *A. vernalis* будут оказывать воздействия как антропогенные, так и климатические факторы среды (Фардеева и др., 2003). Вследствие этого становятся актуальными исследования ценопопуляций *A. vernalis* не только в благоприятных климатических условиях произрастания, но и в более экстремальных – на границе ареала (Балтасинский – ЦП 1, 2; Арский – ЦП 3, 4, 5, 6, 7, 8; Высокогорский – ЦП 9, 10, 11, 12; Верхнеуслонский – ЦП 13, 14, 15 районы РТ), районы даны по мере удаления с севера и северо-востока на северо-запад РТ.

Изучение состояния ценопопуляций редкого для РТ вида проводилось в течение 2001–2005 гг. на территориях с различными экологическими условиями, степенью антропогенной нарушенности и типом природопользования. Всего было исследовано 15 ЦП *A. vernalis*, расположенных на склонах разных экспозиций (южной, юго-западной и юго-восточной), где закладывались пробные площади размером 100 м². В работе использовали общепринятые популяционно-онтогенетические, геоботанические и статистические методы. Работы Н.А. Цибановой (1960) и Н.П. Пошкурлат (2000) послужили основой для определения онтогенетических состояний *A. vernalis*. Для анализа состава, структуры и состояния ЦП адониса весеннего счетной единицей была выбрана особь. Определяли численность и плотность ЦП, рассчитывали индексы возратности, замещения и восстановления, эффективности и «дельта-омега» (Жукова, 1995, Животовский, 2001). Строили возрастные и базовый спектры. Данные по параметрам представлены в сводных таблицах (табл. 26; 27).

Таблица 26

Возрастная структура *Adonis vernalis* L. в исследованных ценопопуляциях

№ ЦП экспозиция склона	Возрастные группы								
	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	Σ
1. ЦП 2 ю-з	0	0	0	73/35,8	101/49,5	5/2,45	12/5,8	2/0,98	204
2. ЦП 1 ю-в	0	2/1,13	0	67/37,8	82/46,3	3/1,7	9/5,1	14/7,9	177
3. ЦП 3 ю-з	0	13/4,14	15/4,7	100/31,8	171/54,5	5/1,6	2/0,6	8/2,5	314
4. ЦП 4 ю-в	0	17/6,8	2/0,8	32/12,8	164/65,5	9/3,6	21/8,4	5/2	250
5. ЦП 5 ю	60/10,8	124/22,4	107/19,3	67/12,1	81/14,6	57/10,3	57/10,3	0	553
6. ЦП 6 ю	0	17/8,1	5/2,4	31/14,76	85/40,5	50/23,8	19/9,04	3/1,4	210
7. ЦП 7 ю-в	0	7/2,73	11/4,3	29/11,3	97/37,9	61/23,8	48/18,75	3/1,17	256
8. ЦП 8 ю-з	8/1,8	19/4,28	24/5,41	67/15,1	215/48,5	73/16,5	30/6,7	7/1,6	443
9. ЦП 9 ю-в	0	34/14,53	19/8,12	79/33,76	40/17,09	157/67,09	34/14,53	13/5,56	234
10. ЦП 10 з	0	51/10,56	12/2,48	160/33,12	62/12,83	150/32,05	28/5,73	20/4,14	483
11. ЦП 11 ю-з	0	27/7,65	22/5,95	139/39,37	49/13,88	63/17,85	37/10,48	17/4,82	353
12. ЦП 12 ю-з	2/0,4	51/10,1	12/2,4	169/33,4	212/41,9	28/5,5	12/2,4	20/3,9	506
13. ЦП 13 з	0	22/18,1	4/3,3	20/16,5	58/48	3/2,5	10/8,3	4/3,3	121
14. ЦП 14 ю	0	5/2,083	49/20,4	20/8,3	39/16,25	106/44,2	16/6,66	5/2,083	240
15. ЦП 15 ю-з	3/1,2	16/6,425	7/2,81	25/10,04	87/34,9	67/26,9	41/16,46	3/1,2	249

Примечание: В числителе – абсолютные значения (количество), в знаменателе – доля особей конкретной группы от общего числа особей в %, «0» отсутствие онтогенетических групп.

Наибольшая численность особей на 100 м², как правило, отмечается на более прогреваемых склонах (южной и юго-западной экспозиции). Численность ЦП (2, 4, 7, 9) несколько снижается на склонах юго-восточной экспозиции, что особенно проявляется на севере и северо-востоке РТ и свидетельствует о не очень благоприятных климатических условиях лесной зоны. Наименьший показатель численности отмечен на склоне западной экспозиции в ЦП 13, что, по нашим данным, связано, скорее, с нарушением охраны и несанкционированной пастьбой скота на склоне, а также конкуренцией со стороны степного разнотравья: ковыль перистый (*Stipa pennata* L.), мордовник шароголовый (*Echinops sphaerocephalus* L.), василек русский (*Centaurea ruthenica* Lam) и большого количества кустарников (вишня степная (*Cerasus fruticosa* Pall. or (Pall.) Borkh. or (Pall.) Woronow, слива колючая, терн (*Prunus spinosa* L.). Иногда снижение численности ЦП *A. vernalis* на склонах южной экспозиции вызвано конкуренцией со степным разнотравьем: ковыль перистый (*Stipa pennata* L.), типчак (*Festuca valesiaca* Gaudin и т.д.), что особенно сказывается в Предволжье. Оказывается, что на территории лесной зоны РТ (хвойно-широколиственные и широколиственные леса с небольшим участием ели финской) наиболее благоприятные климатические и фитоценотические условия складываются на склонах юго-западной экспозиции. Здесь произрастают в основном травы суходольных лугов, в этом случае конкурентные отношения за природный ресурс несколько снижаются, и популяция *A. vernalis* оказывается в наиболее благоприятных экологических условиях.

Только 3 исследованные ЦП (8, 12, 15) *A. vernalis* были полночленными (20 %), на одной ЦП (5) отсутствовали только сенильные особи (6 %), на 9-ти ЦП (3, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14) – только проростки (60 %). Часто отсутствие проростков связано либо со временем сбора (май, начало июня), либо с густым травостоем. В первом случае они еще не появились, а во втором – их трудно найти. ЦП (1, 2) не имели в своем составе особей прегенеративной фракции (13,3 %). Таким образом, на самом севере РТ (Балтасинский р-н, на границе с Республикой Марий-Эл) ЦП (1, 2) были также неполночленные, но здесь уже отсутствовали не только проростки, но и ювенильные и иматурные особи. Показатели различных индексов и типология ценопопуляций представлена в сводной таблице 27.

Таблица 27

Основные демографические показатели ЦП *Adonis vernalis* L.

№ ЦП и экспозиция склона	Индекс возрастной (Δ)	Индекс восстановления (I_B)	Индекс замещения (I_3)	Средняя энергетическая эффективность популяции (ω)	«Дельта – Омега» ($\Delta-\omega$)	Тип и полночленность ЦП
1	2	3	4	5	6	7
ЦП 1 ю-в	0,286	0,220	0,174	0,638	зреющая	неполн., нормальная (max g_1 и v)
ЦП 2 ю-з	0,285	0,265	0,189	0,612	зреющая	неполн., нормальная (max g_1 и v)
ЦП 3 ю-з	0,223	0,256	0,225	0,606	зреющая	полн., нормальная (max g_1 и v)
ЦП 4 ю-в	0,291	0,066	0,062	0,687	зреющая	полн., нормальная (max g_1)
ЦП 5 ю	0,195	0,166	0,166	0,403	молодая	полн., нормальная (max j , im)
ЦП 6 ю	0,327	0,069	0,066	0,705	зрелая	полн., нормальная (max g_1)
ЦП 7 ю-в	0,385	0,045	0,044	0,746	зрелая	полн., нормальная (max g_1)
ЦП 8 ю-з	0,299	0,081	0,077	0,615	зреющая	полн., нормальная (max g_1)
ЦП 9 ю-в	0,360	0,1	0,09	0,690	переходная	полн., нормальная (max g_2)
ЦП 10 з	0,311	0,18	0,16	0,572	молодая	полн., нормальная (max v , g_2)
ЦП 11 ю-з	0,299	0,26	0,21	0,563	молодая	полн., нормальная (max v)
ЦП 12 ю-з	0,235	0,270	0,221	0,572	молодая	полн., нормальная (max g_1 и v)
ЦП 13 ю-з	0,282	0,22	0,1916	0,638	зреющая	полн., нормальная (max g_1 и j , v)
ЦП 14 ю	0,352	0,064	0,060	0,701	зрелая	полн., нормальная (max g_2)
ЦП 15 ю-з	0,375	0,044	0,042	0,729	зрелая	полн., нормальная (max g_1 , g_2)

Примечание – полн. – полночленная

Из 15 исследованных ценопопуляций, произрастающих в лесной зоне РТ, молодые ценопопуляции составляют 26,6%; зреющие – 40%; переходные – 6,7%; зрелые – 26,6%. На склонах юго-западной и западной экспозиций отмечено 42,8% молодых ЦП, 57,14% – зреющих и 14,28% – зрелых. На склонах юго – восточной экспозиции молодые ЦП

не отмечены, преобладают зреющие – 50% и зрелые – 25%, а также переходные – 25%. На южных склонах молодые ЦП составляют 33,3%, а зрелые – 66,6% .

Сравнивая условия произрастания адониса весеннего на севере республики в лесной зоне и на юго-востоке в лесостепной зоне, можно отметить некоторые различия. В лесной зоне РТ преобладают в основном серые лесные слабоподзолистые, реже суглинистые, сильно и средне подзолистые почвы, однако ЦП *A. vernalis* приурочены к карбонатным почвам овражно-балочных и склоновых систем, которые здесь наиболее прогреваемы. На юге РТ это в основном выщелоченные, типичные или карбонатные черноземы по водораздельным участкам и склонам. Климат северного региона несколько более прохладный и влажный, чем на юге. Формационный состав сообществ, где отмечается *A. vernalis*, также различен. На юге это в основном участки каменистых степей, луговых степей, опушки широколиственных лесов и березняков, на севере – большие участки суходольных и остепненных лугов, возникших на месте вырубок и пожаров хвойно-широколиственных и широколиственных лесов с небольшим участием ели финской.

В целом состояние популяции *A. vernalis* на территории лесной зоны РТ довольно хорошее. Большая часть остепненных участков с *A. vernalis* и другими степными видами в РТ имеют статус ООПТ (особо охраняемые природные территории). Данные территории составили 74,4% из исследованных ценопопуляций. Здесь сохраняются условия экотопа, что, по-видимому, для редких видов растений является наиболее важным. На участках неохраемых (ЦП – 1, 5, 6, 15) некоторые популяционные показатели снижаются, что часто вызвано сенокосным и пастбищным использованием земель.

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ

4.1. МНОГООБРАЗИЕ ПУТЕЙ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ

4.1.1. Роль гидрологических памятников природы Республики Марий Эл в сохранении биоразнообразия

На территории Республики Марий Эл ведущая роль в сохранении природных комплексов и объектов отводится государственному природному заповеднику «Большая Кокшага» и национальному парку «Марий Чодра». К сожалению, значение других категорий особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в природоохранном процессе зачастую недооценивается. В то же время такие ООПТ, как государственные природные заказники и памятники природы в рамках региона могут нести важную природоохранную нагрузку. На наш взгляд, огромную роль в сохранении природных комплексов и их отдельных компонентов Республики Марий Эл играют памятники природы, позволяющие обеспечить локальную охрану и восстановление небольших по площади природных объектов.

Особое место занимают гидрологические памятники природы, составляющие почти 45% от общего числа этой категории ООПТ в республике. Это озера, реки и родники. Такие объекты, как родник Зеленый ключ, озера Яльчик, Глухое, Кичиер, Шап, Таир, Карась имеют рекреационное и эстетическое значение. Большинство гидрологических памятников природы имеют большую научную и природоохранную ценность. Так, в лесных речках Шуйка и Ирека обитает редкий представитель ихтиофауны, занесенный в Красную книгу Российской Федерации, – хариус европейский (*Thymallus thymallus* L.) К сожалению, мониторинг состояния популяций этого вида не организован, и это не позволяет оценить современное состояние и перспективы данного вида в республике.

Зачастую для сохранения редких видов бывает недостаточно только одних охранных мероприятий. Подобная ситуация сложилась в отношении водяного ореха или чилима (*Trapa natans* L.s.l.). В настоящее время в республике этот вид отмечен в озерах Большой Марььер, Малый Марььер и Шушьер. В озеро Шушьер водяной орех в небольших количествах был занесен в 1983-1985 гг. Ежегодный контроль отмечает дина-

мичное развитие популяции (Дробот, 1997, 2003). В последние годы в озере численность ценопопуляций *T. natans* составляла 90-97 растений. С 1993 г. данный водоем входит в состав государственного природного заповедника «Большая Кокшага».

Противоположная ситуация дестабилизации численности популяции водяного ореха отмечается на озерах Большой Марьер и Малый Марьер. До недавнего времени эти озера являлись одними из последних мест произрастания водяного ореха на территории республики (Соловьева, Абрамов, 1981). С 1982 г. на базе памятников природы «Большой Марьер» и «Малый Марьер» организован государственный заказник регионального значения «Марьерский». Но, несмотря на упрочение природоохранного статуса, предполагаемого улучшения состояния популяций *T. natans* не произошло. Кроме того, наметилась устойчивая тенденция к сокращению численности популяций чилима. На озере Большой Марьер популяция сократилась с 52 тысяч растений в 1985 г. до 3,5 тысяч в 2003 г. На озере Малый Марьер в настоящее время водяной орех появляется спорадически в результате выноса плодов из озера Большой Марьер по протоке, соединяющей озера (Дробот, 1998). По нашему мнению, подобная ситуация является отражением процессов эвтрофикации, обусловленных как гидрологическими особенностями озер, так и последствиями пожаров 1972 г. (разложение упавших в воду деревьев). С нашей точки зрения, для предотвращения деградации и сохранения популяций редких видов необходимо проведение мелиоративных мероприятий по очистке акваторий озер, в частности, от избытков сапротеля.

Такие озера как Шордоер, Лисичкино, Карасьяр, Нужъяр, Светлое (Юринский район), Светлое (Звениговский район) характеризуются наличием в их экосистемах редкого представителя флоры России полушника щетинистого – *Isoetes setacea* Durieu (*I. echinospora* Durieu, *I. tenella* Desv.). В озере Светлое (Юринский район) этот вид был описан по сборам Б.В. Василькова в 1931 г. (Васильева, Абрамов, 1981; Красная книга Республики Марий Эл, 1997). Специальные исследования, проведенные в 1999-2004 гг., позволили обнаружить в озере Светлое не более десятка растений полушника. Данный вид, по всей видимости, исчезает в результате вытеснения элодеей канадской, интродуцированной в этот водоем. Состояние популяций полушника щетинистого на озерах Лисичкино, Карасьяр и Нужъяр не вызывает тревоги. Многолетние наблюдения показывают, что за последние 15-17 лет площади, занимаемые этим растением в литоралих указанных озер, расширяются. В настоящее время полушник щетинистый на этих озерах занимает практически всю литоральную зону до глубин 2,5 м (Дробот, 1999, 2000; Дробот, Голо-

венкин, 1999). Популяция полушника щетинистого в озере Шордоер в настоящее время деградирует в связи с процессами естественной эвтрофикации и текущего заболачивания. Популяция данного вида в озере Светлое (Звениговский район) требует скорейшего изучения, поскольку данный водоем интенсивно осваивается туристами.

Кроме редких представителей Красной книги РФ в акваториях большинства указанных озер и их охранных зон встречаются редкие представители региональной флоры и фауны, например, ежеголовник злаковидный (*Sparganium gramineum* Georgi). До сих пор этот вид был известен лишь в озере Светлом (Юринский район) по сборам Б.В. Василькова 1931 г. (Васильева, Абрамов, 1981; Красная книга Республики Марий Эл, 1997). Специальные исследования 2001 г. подтвердили сохранность данного вида в этом озере. Кроме того, ежеголовник злаковидный регулярно отмечается в озере Лисичкино. Наиболее значительна его популяция в оз. Карасьяр, где с 1998 г. по 2004 г. площадь, занимаемая популяцией данного вида, увеличилась с 30 м² более чем в 3 раза (Дробот, 2000; 2003). Популяция ежеголовника злаковидного в озере Светлое (Звениговский район) требует изучения и, возможно, усиления охранных мероприятий в связи с возрастающей рекреационной нагрузкой.

Также следует указать на регулярные встречи в акваториях озер Нужъяр и Карасьяр редких представителей орнитофауны, занесенных в Красную книгу РФ: гагары чернозобой (*Gavia arctica* L.), скопы (*Pandion haliaetus* L.) (Дробот, Зуиков, Караваяев, Головенкин, 2000). В литературе последние упоминания о гнездовании гагары в Республике Марий Эл датируются началом XX века (Воробьев, 1926). В наших исследованиях, проводимых в районе указанных озер с 1998 г., наблюдалось до двух пар взрослых птиц, в отдельные годы отмечалось до четырех птенцов. Несмотря на то, что гнезд скопы в охранный зоне озер не обнаружено, данные озера играют важную роль в качестве территорий кормовых участков.

Фауна редких и охраняемых беспозвоночных на территориях гидрологических ООПТ республики немногочисленна. За годы исследований в охранный зоне оз. Лисичкино были встречены восковик отшельник (*Osmoderma eremita* Scop.), в охранный зоне оз. Карасьяр и оз. Нужъяр – махаон (*Papilio machaon* L.).

Из редких представителей фауны республики следует отметить журавля серого (*Grus grus* L.) – на озерах Карасьяр, Нужъяр, Лисичкино, Шордоер, Светлое (Юринский район), Большой Марьер, Малый Марьер; голубую орденскую ленту (*Catocala fraxini* L.), красотку-

девушку (*Calopteryx virgo* L.) – на озере Карасьяр, цикаду горную (*Cicadetta montana* Scop.) – на озере Лисичкино.

В планктоне озер отмечены редкие для региона гидробионты: *Holopedium gibberum* Zaddach и *Ophryoxus gracilis* Sars (озера Карасьяр, Нужъяр, Лисичкино), *Tropocyclops prasinus* Ficher (озеро Лисичкино), *Heteroscope appendiculata* Sars (озеро Нужъяр) (Дробот, 1999, 2000, 2001, 2003; Дробот, Головенкин, 1999; Drobot, Zuikov, Karavaew, Golovenkin, 2000).

Таким образом, популяции редких видов растений-гидробионтов и представителей орнитофауны характеризуются неодинаковой численностью на разных ООПТ и поливариантностью развития экосистем, компонентами которых они являются.

Следует отметить, что большинство проведенных исследований осуществлялись в инициативном порядке и только в отдельных случаях финансировались Министерством экологии и природопользования Республики Марий Эл. В связи с этим обследовано лишь ограниченное число гидрологических ООПТ, а большое количество групп организмов вообще осталось за чертой наблюдений. Это не дает возможности в полной мере оценить вклад водных памятников природы в охрану редких видов флоры и фауны. Можно предположить, что расширение сферы исследований позволит выделить новые, не менее важные и интересные научные и природоохранные аспекты этой категории ООПТ.

Исходя из вышесказанного следует отметить, что гидрологические памятники природы Республики Марий Эл имеют большое научное, природоохранное, просветительское и рекреационное значение. Они выполняют важную функцию по сохранению и восстановлению популяций редких представителей Российской и региональной флоры и фауны. Таким образом, указанные категории ООПТ республики являются важным элементом экологического каркаса Среднего Поволжья и играют значительную роль в поддержании экологического баланса в регионе.

4.1.2. Разнообразие развития луговой растительности на местах нарушений

Работа выполнялась как особое исследование в ходе 40-летнего мониторинга (1965-2005 гг.) состояния Залидовских лугов Дворцовского расширения поймы реки Угры в Дзержинском районе Калужской области (с 1997 г. луга входят в национальный парк «Угра»).

В середине 80-х годов мы обратили внимание на изменение растительности под большими стогами, которые в те годы стали складывать

из тяжелых рулонов и оставляли до зимы. Наблюдения проводили с 1986 г. на постоянных участках, ими стали подстожья (стоговины) разных лет. Ежегодно маркировали все установленные на лугу стога, отмечали их кольями и металлическими номерами. Число участков мониторинга сначала возрастало (до 184), затем уменьшалось, т.к. изменили способ хранения сена, с 1993 г. рулоны стали увозить под крышу животноводческого комплекса. В настоящее время наблюдения ведутся за травостоем около 40 подстожий.

Процессы, происходящие при установке стога и после его снятия, подробно исследованы ранее (Ермакова, Сугоркина, 1993, 2002, 2003). Изменения растительности луга можно разделить на 2 этапа: нарушения, происходящие под влиянием погребения под стогом, и восстановления растительности – демутиационные процессы, происходящие после уборки стога. Установка стога оказывает катастрофическое воздействие на растительность луга, после снятия стога сохраняется около 50 % видов, которые, как правило, подавляются в своем развитии. Хуже всего стогование переносят виды с поверхностной корневой системой (наземно-ползучие, некоторые корневищные), чувствительные к недостатку воздуха и не имеющие запасов питательных веществ. По реакции на стогование все виды были разделены нами на 6 типов.

К типу 1 отнесены виды, популяции которых отмирают под стогом полностью, но спустя время после снятия стога частично восстанавливаются за счет запаса семян в почве и семян, занесенных извне. При восстановлении растительности подстожья численность этих видов остается незначительной. К типу 2 отнесены виды, в популяциях которых на первом этапе также выпадают все взрослые особи, но сразу после снятия стога появляется подрост, численность популяции в ходе демутиации возрастает. К типу 3 относится большинство видов, сохранившихся под стогом, которые вследствие ухудшения жизненного состояния и сокращения плотности популяций уменьшают долю участия в травостое. Основная часть взрослых особей этих видов в первый год освобождения из-под стога не цветет. В ходе восстановления растительности появляется семенное возобновление, численность популяций постепенно восстанавливается. К типу 4 относятся немногие виды, выжившие взрослые особи которых, отрастая, повышают жизненное состояние, одновременно появляется подрост. Это виды с виолентными и пациентными свойствами (Раменский, 1938). Для них характерны некоторые черты эксплерентности, массовое появление семенных особей на освобожденных местах. Тип 5 объединяет виды, взрослые растения которых при отрастании сохраняют прежний уровень жизнестойкости. Отмечается омоложение популяций этих видов за счет внедрения семен-

ных особей или вегетативных зачатков. Виды могут быть отнесены к пациентам-эксплерентам или виолентам-эксплерентам. К типу 6 отнесены виды-эксплеренты, популяции которых появляются на подстожьях вследствие семенного возобновления. Часть их (группа «а») несвойственна данному участку луга, другая часть (группа «б») объединяет виды, нехарактерные для Залидовских лугов. Луговые растения обладают способностью проявлять свойства разных фитоцено типов в зависимости от условий. Так, например, на одних подстожьях ценопопуляции костра безостого (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) отмирают полностью (тип 1), в других случаях в ходе восстановления растительности взрослые особи вида отрастают, сохраняя прежний уровень жизнестойкости (тип 5) (Ермакова, Сугоркина, 1993; 2003), т.е. отмечены факты поливариантности развития разных ЦП одних и тех же видов.

Особенности хода восстановительных процессов растительности рассмотрим на примере сходных по положению и времени возникновения 3-х подстожий, которые появились в 1992 г. после снятия стогов, установленных в одно время в 1991 году в одном типе растительности в центральной части поймы. Тип 23 представлен на лугах среднего уровня луговоовсянничниками, отнесенными при геоботаническом картировании (1965-1966 гг.) к настоящим мезофитным лугам. Луга сильно засорены свербигой восточной (*Bunias orientalis* L.). Подстожья расположены на вершинах грив, имеют большие размеры: подстожье 180 – 37×7 м², подстожье 182 – 37×7 м², подстожье 183 – 57×6,5 м². Стога были поставлены целиком или частично на подстожья прошлых лет, и находятся под наблюдением 13 лет. Растительность на лугах, где были поставлены стога, была представлена злаково-разнотравными и разнотравно-злаковыми ассоциациями. Эти подстожья в 2002 году уже плохо выделялись на лугах.

Список доминантов на подстожьях 180, 182 и 183 состоит из 15 видов (табл. 28): лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.), костер безостый, свербига обыкновенная, чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), герань луговая (*Geranium pratense* L.), будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.), мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.).

Таблица 28

**Доминирующие виды на подстожьях, годы доминирования
и встречаемость, (%)**

№	Виды	Подстожья					
		180		182		183	
		Годы	%	Годы	%	Годы	%
1	<i>Alopecurus pratensis</i>	1997, 1999	15,4	1993-1998	46,2	1992, 1994, 1995, 1997-1999	46,2
2	<i>Anthriscus sylvestris</i>	1996, 2003, 2004	23,1			1994, 2000, 2004	23,1
3	<i>Bromopsis inermis</i>	1998	7,7	1996, 1999	15,4		
4	<i>Bunias orientalis</i>	1992-1996, 1998-2004	92,3	1992-2004	100	1992-2004	100
5	<i>Carduus crispus</i>	1993, 1997	15,4			1992, 1993	15,4
6	<i>Cirsium setosum</i>					2002	7,7
7	<i>Dactylis glomerata</i>	1998-2002, 2004	46,2	1996, 2001, 2002, 2004	30,8	1998, 2000-2003	38,5
8	<i>Elytrigia repens</i>	1996-1998, 2002, 2004	38,5	2003	7,7	1996	7,7
9	<i>Festuca pratensis</i>	2000, 2001, 2004	23,1	1999, 2000, 2003	23,1	1994, 1996, 1999-2002, 2004	53,8
10	<i>Geranium pratense</i>					1997, 1998, 2003, 2004	30,8
11	<i>Glechoma hederacea</i>			2001, 2003, 2004	23,1		
12	<i>Heracleum sibiricum</i>	1995, 1996, 2001	23,1	1999-2001	23,1	1992, 1995-1997, 2000, 2001	46,2
13	<i>Poa angustifolia</i>					1999	7,7
14	<i>Poa trivialis</i>	1999	7,7			1995, 1997	15,4
15	<i>Taraxacum officinale</i>	2003	7,7	1999, 2003	15,4	2003	7,7

Постоянным доминантом на подстожьях 182 и 183 и почти постоянным на подстожье 180 была свербига восточная (табл. 28). В отдельные годы к ней присоединялись другие виды. На подстожье 180 наиболее часто это были ежа сборная и пырей ползучий; на подстожье 182 – лисохвост луговой и ежа сборная; на подстожье 183 – овсяница луговая, борщевик сибирский, лисохвост луговой и герань луговая, эти виды имеют высокий процент встречаемости в группе доминантов. Число доминирующих видов на подстожьях 180 и 182 изменялось от 1 в 1-й

год после снятия стога, до 1-2 – на 2-й год, 1-4 – на 3-й год, 2-5 – на 4-й год, 2-4 – на 5-й год, 2-6 – на 6-й год, 1-5 – на 7-й год, 5-6 – на 8-й год, 3-4 – на 9-й год, 4-5 – на 10-й год и 2-5 – на 11-й год наблюдения, то есть монодоминантность на молодых подстожках сменилась ди – полидоминантностью в последующие годы. На подстожье 183 наблюдали иную динамику числа доминантов: 2 доминирующих вида было на второй год наблюдения, в 1-й и последующие годы в травостое подстожья было 4-5 доминирующих видов, т.е. травостоем этого участка все годы мониторинга характерна полидоминантность.

Список постоянных видов на подстожках 180, 182 и 183 состоит из 17, 12 и 10 видов, соответственно. Эти виды сохранились на подстожках с 1992 по 2004 гг. Общих постоянных видов для 3-х подстожий было 5: лисохвост луговой (типы 4, 5 по реакции на стогование), овсяница луговая (типы 2 и 3), ежа сборная (тип 3), свербига восточная (типы 3, 5), борщевик сибирский – (типы 3, 5). Многие из них принадлежат к типам 3 и 5, популяции которых выживают под стогом, но при этом ухудшают свое жизненное состояние (тип 3) или сохраняют прежний уровень жизнеспособности (тип 5).

Видовое разнообразие травостоя подстожий изменялось по годам наблюдений разнонаправленно, то есть флюктуационно, а в общем изменение числа видов имеет сукцессионный характер с тенденцией однонаправленного, неуклонного возрастания. На 13-м году их существования число видов превысило изначальное (1992 г.) на подстожье 180 на 19 видов, на подстожье 182 – на 7 видов, на подстожье 183 – на 6 видов. В 2004 г. число видов было: на подстожье 180 – 45, на подстожье 182 – 45, на подстожье 183-39. В ходе мониторинга изменялся состав видов по хозяйственным группам (злаки, осоки, бобовые, разнотравье). На подстожье 180 число видов злаков возросло с 6 до 12, бобовых от 1 до 4, разнотравья – от 20 до 30. На подстожье 182 число видов злаков увеличилось в ходе наблюдения с 6 до 9 видов, бобовых от 0 до 3-4 видов, число видов разнотравья колебалось между 17 и 27 видами. На подстожье 183 число видов злаков колебалось от 5 в 1-й год до 8-10 на 6-й и последующие годы; число видов бобовых менялось от 1 в 1-й год до 2-3 в последующие годы наблюдений, число видов разнотравья изменялось в пределах от 17 до 30. Приведенные цифры говорят о сходных тенденциях изменений состава видов по хозяйственным группам.

На смежных с подстожьями 180, 182 и 183 участках лугов также зафиксированы колебания по годам наблюдений общего числа видов и числа видов по хозяйственным группам. Отличия растительности подстожий 180, 182 и 183 от растительности смежных участков по числу видов меньше, чем мы наблюдали на подстожках прошлых лет в 1986-1991 годах (Ермакова, Сугоркина, 1993, 2003). По-видимому, на дина-

мике растительности подстожий и смежных участков сказывается то, что стога в последнее время ставили полностью или частично на нарушенные участки, на уже образовавшиеся подстожья от снятых ранее стогов. Сказывается также большая засоренность лугов по сравнению с ранними годами мониторинга. Число доминирующих видов на смежных участках подстожий 180, 182 и 183 за все годы наблюдения составило соответственно 11, 7 и 9. В составе доминантов на смежных участках подстожья 180 не встретились: купырь лесной, пырей ползучий, борщевик сибирский, мятлик обыкновенный; на смежных участках подстожья 182: костер безостый, будра плющевидная, борщевик сибирский; на смежных участках подстожья 183: купырь лесной, борщевик сибирский, мятлик обыкновенный. Эти виды играли роль доминантов только на местах бывших стогов.

Наблюдения за восстановлением растительности на подстожьях, возникших в один год в одном типе растительности, показало сходные тенденции в динамике восстановления числа и состава видов. Особенностью травостоя подстожья 183 является полидоминантность в ходе демуляции, только во второй год наблюдения облик ценоза определяли два доминанта: свербига и чертополох курчавый, общее проективное покрытие которых составило 100%.

Вывоз рулонов сена сразу после покоса, казалось бы, снял вопрос о катастрофическом воздействии стогов на растительность Залидовских лугов, но наблюдения показывают, что похожее на установку стогов воздействие оказывает плохо собранное сено, рассыпанный на лугу рулон сена, забытые на лугу рулоны. Поэтому освобождению лугов от сорных видов и улучшению качества корма способствует тщательная уборка сена и быстрый вывоз сена с площади лугов под навесы на животноводческих комплексах.

Таким образом, мониторинг подстожий, с одной стороны, дает четкую картину поливариантности развития этих микроценозов, с другой – демонстрирует эквивинальность на конечных этапах демуляционных процессов.

4.1.3. Ритмы сезонного развития некоторых лесных сообществ национального парка «Марий Чодра»

Многовариантность (поливариантность) сезонного развития особей одной ценопопуляции (ЦП) или разных локальных популяций является механизмом адаптации к постоянно меняющимся условиям обитания. В настоящее время работы по изучению особенностей сезонного развития

разных фитоценозов продолжаются (Паленова, 1993; Жукова, 1995; Полянская, 2001; Турмухаметова, 2005).

Цель работы – изучение особенностей ритмов сезонного развития ельника черничного, сосняка черничного и осинника липово-снытевого в 1996-1998 гг. в национальном парке «Марий Чодра». В работе использована общепринятая методика фенологических наблюдений (Юркевич, Ярошевич, 1986). Частота наблюдений составила весной – 2-3 дня, летом – 5-6 дней.

Ельник черничный. Исследуемый участок расположен в понижении, весной затопляется. Почвы супесчаные. Древесный ярус представлен *Picea abies* (L.) Karst с примесью *Pinus sylvestris* L. Единично встречаются *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L. Сомкнутость крон – 0,9. Из кустарников отмечены единичные кусты *Euonymus verrucosa* L., *Viburnum opulus* L., *Frangula alnus* L., *Rubus idaeus* L. В травяно-кустарничковом ярусе – 14 ЦП видов растений. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi* L., *Hylocomium splendens* L. В этом фитоценозе позже всего тает снег. В 1997 году снег полностью растаял 3 мая. Развитие травного покрова началось позже по сравнению с другими фитоценозами, но сроки цветения особей в ценопопуляциях многих видов могут совпадать из-за более быстрого развития растений или задерживаются на один-три дня. Первыми зацветают *Luzula pilosa* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Oxalis acetosella* L. Позднее, с небольшим опозданием (на 1-3 дня) по сравнению с другими изученными фитоценозами, начинают и более продолжительно цветут *Fragaria vesca* L., *Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) W.F.Schmidt, *Orthilia secunda* L. Встречаются единичные цветущие экземпляры *Rubus idaeus* L. и *Rubus saxatilis* L. В течение всего периода наблюдений *Convallaria majalis* L. и *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. находились в вегетативном состоянии. В ельнике черничном преобладают летнезеленые растения (63,2%), вероятно, это связано с экологическими факторами, равномерным освещением в течение всего вегетационного периода. Доминирует по сравнению с другими фитоценозами и группа вечнозеленых растений (21,1%), в то же время отсутствуют ЦП коротковегетирующих видов.

Сосняк черничный расположен на плоском водоразделе с супесчаными почвами. Древесный ярус представлен *Pinus sylvestris*, к которой примешиваются единичные экземпляры *Betula pendula* и *Populus tremula*. Сомкнутость крон – 0,5-0,6. Разреженный кустарниковый ярус состоит из *Juniperus communis* L., *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* L. В окнах обильно возобновляется ель финская (*Picea x fennica* (Regel.) Kom.). Травяно-кустарничковый ярус образован ЦП 34

видов растений. Проективное покрытие травяного покрова – 90-95%. Доминирует черника, образующая сплошные заросли. Моховой покров образован *Dicranum polisetum* L., *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Под кронами хвойных деревьев весеннее таяние снега и прогревание почвы происходит медленнее, чем в мелколиственных лесах. Медленный весенний прогрев почвы и напочвенного слоя влечет за собой задержку в развитии травяного покрова, особенно заметную при сравнении исследуемых ЦП в сосняке черничном и в осиннике липово-снытевом. Сроки цветения *Luzula pilosa* и *Oxalis acetosella* в сосняке черничном задерживаются на 3-5 дней, в то же время, за счет большего количества света и быстрого развития генеративных побегов, цветение *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium* совпадают в обоих ценозах. *Orthilia secunda*, *Melica nutans* L. зацветают в сосняке черничном раньше, чем в осиннике. В конце мая цветут *Viola canina* L., *Trifolium repens* L., *Fragaria vesca*, *Convallaria maialis*, *Stellaria graminea* L., *Rubus saxatilis*, *Geum urbanum* L. В конце июня наступает второй пик цветения растений за счет лесных летне-цветущих и сорных видов, которых здесь больше, чем в других фитоценозах. В июле наблюдается цветение в ЦП нескольких поздноцветущих видов – *Melampyron pratense* L., *Goodaera repens* (L.) R. Br., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Chamerion angustifolia* (L.) Holub, *Solidago virgaurea*, *Calamagrostis arundinacea*. Преобладающими феноритмгруппами в сосняке черничном являются летнезеленые (72,2%) и вечнозеленые (15,9) растения, но в отличие от ельника черничного здесь встречаются коротковетвистые растения, что, вероятно, связано с более благоприятным световым режимом (табл. 29).

Осинник липово-снытевый. Участок расположен на плоском водоразделе с супесчаными почвами. В древесном ярусе встречаются *Populus tremula*, *Betula pendula*, единично *Picea abies*. Сомкнутость крон – 0,8. Подлесок образован *Tilia cordata* Mill., *Sorbus aucuparia*, *Acer platanoides* L., *Frangula alnus*, *Padus avium* L., *Viburnum opulus*. Травяно-кустарничковый ярус мозаичного сложения, состоит из ЦП 30 видов трав. Доминирующим видом является *Aegopodium podagraria* L. Проективное покрытие травяного покрова – 70%. Выделяются синузии эфемероидов. Моховой покров образован *Pleurosium schreberi* и *Hylocomium splendens*. После таяния снега в конце апреля, более раннего по сравнению с другими исследуемыми фитоценозами, начинается формирование и рост новых вегетативных и генеративных побегов зимнезеленых видов, подготовленных к раннему цветению еще подснежным развитием. В это время снег еще полностью не сходит, но почва уже оттаивает и слегка прогревается, температура воздуха в дневное время

обычно достигает устойчивых значений 3-5 С°. В конце апреля – начале мая цветет *Pulmonaria obscura* Dum. В этот период на деревьях и кустарниках только начинается разворачивание листовых почек и достаточно велико количество света, проникающего к почве. Постепенно, один за другим, используя благоприятные условия, цветут ранневесенние растения: *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Adoxa moschatellina* L., *Ranunculus cassubicus* L. Затем цветут *Luzula pilosa*, *Carex ericetorum* Poll., *Oxalis acetosella*, *Viola mirabilis* L., *Vaccinium myrtillus*, *Stellaria holostea* L. Во второй половине мая развитие травяного покрова происходит при некотором затенении, создаваемом распускающейся листвой осины, березы, липы, клена. Цветут следующие виды: *Trientalis europaea*, *Convallaria maialis*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Milium effusum* L. В конце июня листва древесного яруса полностью сформировалась и затенение напочвенного покрова достигает максимума. В фазу цветения вступают *Paris quadrifolia* L., *Rubus saxatilis* L., *Ortilia secunda* и др. Постепенно число цветущих растений уменьшается.

В августе, когда в большинстве ЦП заканчивается фаза плодоношения, продолжают цветение *Solidago virgaurea* и *Melampyron pratense*. Для данного фитоценоза характерно наибольшее число коротковетвистых растений (7,7%) по сравнению с другими фитоценозами (табл. 29).

Таким образом, сезонное развитие данных фитоценозов протекает различно. Сравнивая ритм сезонного развития ЦП растений в изученных трех лесных фитоценозах в 1996-1998 гг., следует отметить следующие их особенности:

1. Начало и продолжительность вегетации. Более раннее начало вегетации отмечено в осиннике липово-снытевом (25.04 – 30.04), где происходит более раннее таяние снега и прогревание почвы (табл.). С некоторым запозданием начинают вегетировать растения в сосняке черничном (28.04 – 3.05) и ельнике черничном (28.04 – 30.04). В осиннике липово-снытевом наблюдалась наибольшая продолжительность вегетации (167-173 дня), в других фитоценозах – одинаково (161-165 дней). Характерно, что окончание вегетации происходит одновременно во всех фитоценозах.

2. Наступление и продолжительность фазы цветения. Наиболее раннее начало фазы цветения отмечено в осиннике липово-снытевом (30.04. – 5.05), что также связано с более благоприятным световым и тепловым режимом. В осиннике липово-снытевом наибольшее количество (12) раноцветущих видов, использующих для цветения более светлую часть вегетационного периода до массового распускания листьев на

**Ритмы сезонного развития некоторых лесных сообществ
национального парка «Марий Чодра»**

№	Фенофазы	Ельник черничный			Сосняк черничный			Осинник липово-снытевый		
		1996	1997	1998	1996	1997	1998	1996	1997	1998
1	начало вегета- ции	28.04	30.05	30.04	28.04	3.05	30.04	25.04	30.04	28.04
2	окончание вегетации	7.10	10.10	8.10	6.10	10.10	8.10	14.10	12.10	7.10
3	длительность вегетации	163	161	165	162	161	165	173	166	167
4	начало цвете- ния	1.05	2.05	6.05	7.05	7.05	8.05	30.04	30.04	5.05
5	окончание цветения	5.08	6.08	24.07	10.08	5.08	18.08	6.08	4.08	28.07
6	длительность цветения	97	97	80	96	98	107	99	97	84
7	начало плодо- ношения	25.05	21.05	19.06	20.05	17.05	15.05	8.05	3.05	14.05
8	окончание плодоношения	15.09	1.09	30.09	4.09	10.09	11.09	5.9	17.9	28.9
9	длительность плодоношения	114	104	113	108	117	116	131	131	142

деревьях. Однако продолжительность фазы цветения (96-107 дней) наибольшая в сосняке черничном. Здесь же фаза цветения растянута, она охватывает все летние месяцы.

3. Фаза плодоношения. Наибольшая продолжительность фазы плодоношения отмечена для осинника липово-снытевого (131-142 дня), более кратковременна – в ельнике черничном (104-114 дней) и сосняке черничном (108-117 дней).

4. Ритм развития листового аппарата. Графики сезонного ритма ценопопуляций видов показывают, что одни виды имеют ассимилирующую поверхность в течение сравнительно небольшого периода, другие сохраняют ее круглый год (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые). Как мы уже отмечали, преобладающей группой во всех исследуемых фитоценозах являются летнезеленые виды (63-72 %). По ритму сезонного развития листового аппарата изученные фитоценозы относятся к борреальному типу, имея летний подъем и зимний спад, что соответствует графику изменения температур.

Таким образом, сезонное развитие исследованных фитоценозов протекает различно. Для большинства растений этих фитоценозов характерен весенне-летний период активного роста. Небольшие группы ЦП

составляют виды растений с двумя периодами роста (весенне-летний и осенний) и с непрерывным ростом в течение всего периода вегетации. При этом разнообразные процессы жизнедеятельности идут в ЦП большинства видов в течение всего периода, чередуясь во времени, иногда захватывая и зиму, обеспечивая более полное использование местообитаний во времени и пространстве к изменяющимся сезонным условиям. Как отмечал И.Г. Серебряков (1966), важнейшие годовые ритмы роста и развития обусловлены внутренними закономерностями (эндогенные ритмы). Соответствие ритмики климатическому фактору вырабатывается через адаптивное изменение состава популяций и отбор на популяционно-видовом уровне. Наиболее сильным синхронизатором эндогенных ритмов является микроклимат и эколого-фитоценоотические факторы, выступающие в роли синхронизаторов второго порядка, а также историей флоры и растительности данного района.

Благодарю своих научных руководителей: д-ра биол. наук, проф., заслуженного деятеля науки РФ Л.А. Жукову и канд. биол. наук, проф. Э.В. Шестакову за внимание и помощь в работе.

4.2. ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ

4.2.1. Дискретные модели динамики биоразнообразия растительных сообществ при случайных уничтожающих воздействиях

Подходы и методы математического моделирования лесных сообществ и экосистем достаточно разнообразны и развиваются для решения очень широкого ряда задач: от краткосрочного прогноза продуктивности чистых древостоев (Карев, Скоморовский, 1999) до общего анализа лесообразовательного процесса (Исаев и др., 2005). Оценка разнообразия почвенного покрова и его динамики при различных сценариях ведения лесного хозяйства зачастую представляется весьма желательной, но трудновыполнимой задачей.

В литературе известны попытки моделирования биоразнообразия растительного покрова как на глобальном уровне (Haxeltine, Prentice, 1996; Bonan et al., 2003; Svirezhev, Zavalishin, 2003 и др.) в связи с проблемами глобального изменения климата, так и на локальном уровне (Kellomäki, Väisänen, 1991; Haxeltine, Prentice, 1996; Skov, Svenning, 2003 и др.), где ставится задача оценки динамики видового богатства растений в различных типах леса с учетом экологических параметров среды.

Мы рассмотрим теоретические модели, анализирующие условия сохранения биоразнообразия при различных предположениях об условиях местообитаний. Эти модельные результаты создают основу для теоретического обоснования сохранения биоразнообразия и его динамики при разных условиях.

Наиболее известным результатом является определение относительного распределения обилия видов в сообществе. Предполагая, что сообщество находится в динамическом равновесии, можно показать, что виды по обилию (численности) описываются логарифмически нормальным распределением. При этом в сообществе существует сравнительно немного обильных видов и много редких видов с низким обилием. В то же время при наличии воздействий типа внешних нарушений, загрязнений, иммиграции и т.п. распределение относительного обилия описывается степенным (геометрическим) законом (Мэгарран, 1992; Huston, 1994; Putman, 1995). Эти исследования достаточно многочисленны и подкреплены большим числом экспериментальных данных. Кроме этого, такой же результат был получен для сообществ растений с помощью аналитического моделирования и компьютерного эксперимента (Pachepsky et al., 2001). В этой работе было показано, что определяющим фактором, приводящим к логнормальному распределению, является дискретность особей, их индивидуальные свойства и пространственные взаимодействия между ними. Биоразнообразие сохраняется в виде мозаики локусов разных видов видоспецифичного размера, причем введение в модель конкурентного потребления ресурса и учет разного потребления почвенного питания в онтогенезе растения не влияют на этот результат. В то же время на другой модели, также учитывающей пространственные взаимоотношения, показано, что популяция растений, занимая территорию, меньшую некоторой критической, может исчезнуть, несмотря на высокую плотность, доступность подходящей территории, которую можно заселить, и отсутствие вредителей или сильных конкурентов. Это объясняется специфическими пространственными структурами, создающимися в процессе развития популяции (Darwen, Green, 1996).

Эти задачи тесно связаны с анализом влияния фрагментации ландшафта после внешних, преимущественно антропогенных, воздействий и условиями сохранения биоразнообразия. Антропогенная фрагментация ведет к уменьшению биоразнообразия, потому что при этом уничтожаются отдельные виды, нарушаются связи в сообществе и прерываются эволюционные процессы (Leakey, Levin, 1995).

Задача анализа влияния фрагментации на биоразнообразие в многовидовых сообществах решалась в работах Д.Тильмана (Tilman, 1994;

Tilman et al., 1994; Tilman, Kareiva, 1997). При основном предположении об иерархической организации конкурентных взаимоотношений на достаточно простой модели, представляющей собой систему обыкновенных нелинейных дифференциальных уравнений, было показано, что фрагментация ландшафта приводит к последовательному исчезновению видов. Доля исчезнувших видов может быть разной в зависимости от видоспецифичных параметров. Так, при уничтожении 10% местообитаний лесная экосистема может потерять до 5% видов (Tilman et al., 1994), в то время как такой же процент уничтожения может вызвать потерю половины видов в сообществе коралловых рифов (Stone, 1995).

Предположение об иерархических взаимоотношениях в этих моделях фактически сводится к соотношению, что наилучший конкурент, то есть выживающий в худших условиях, является наихудшим колонизатором, то есть хуже всех занимает свободное пространство. В общем, это предположение выполняется, например, в случае ограничения по ресурсу. Вид, который выживает при дефиците ресурса хуже, заменяется тем, который выживает лучше, то есть более сильным конкурентом (Tilman, 1982). В условиях лесной экосистемы это не всегда так. Во многих случаях основным препятствием для сохранения биоразнообразия является отсутствие свободных мест для заселения другими видами, в том числе и сильными конкурентами (Hubbel et al., 1999; Tilman, 1999). Другими словами, вид, победивший в конкретном местообитании, не всегда является наилучшим конкурентом, ему просто посчастливилось первым его занять.

Однако для того чтобы аккуратно рассмотреть особенности занятия видами позиций в ценозе, необходимо создать модель, учитывающую пространственную мозаику одновидовых локусов. Такая модель была предложена в работе (Sole et al., 2004) с использованием техники случайных клеточных автоматов (Комаров, 1988; Durrett, Levin, 1994; Vascompte, Sole, 1996). Кратко опишем вычислительные эксперименты, которые были проведены с этой моделью. Предположим, что на двумерной решетке каждый узел в начале эксперимента может быть занят (или оставаться пустым) каким-либо из S видов. Динамика модельного сообщества на следующем шаге определяется двумя элементарными процессами: 1) каждый занятый узел может быть освобожден с некоторой вероятностью, зависящей от вида и от задаваемого внешнего воздействия; 2) каждый свободный узел может быть занят каким-либо из S видов с вероятностью, зависящей от того, какие виды находятся в ближайших четырех узлах. Очевидно, что это простейшая модель не учитывает возраст и разную длительность жизни растений разных видов, а также различный радиус распространения зачатков. В этой моде-

ли нет преимущественного рейтинга конкурентов, авторы называют ее моделью с нейтральной конкуренцией.

В отсутствии уничтожения распределение «вид-обилие» имеет вид, близкий к логарифмически нормальному, а при введении внешней интенсивности уничтожения это распределение становится геометрическим. Однако наиболее важным результатом является сложное поведение числа видов при постепенном увеличении интенсивности уничтожения. Случайное уничтожение при некоторой критической интенсивности приводит к возникновению очень маленьких групп растений, которые уже не в состоянии самоподдерживаться, и в результате происходит резкое уменьшение биоразнообразия. Аналогичный результат был получен ранее (Комаров, 1988) при анализе выживания популяции короткокорневищных растений при разной интенсивности случайного уничтожения.

Таким образом, модельный анализ простейших многовидовых сообществ растений позволяет сделать следующие выводы об изменении биоразнообразия при фрагментации местообитаний, приводящих также к случайному уничтожению популяционных локусов: 1) соотношение «вид-обилие» описывается разными распределениями при стационарной динамике без внешних воздействий, что может служить, в частности, и диагностическим критерием; 2) при разных предположениях о характере конкуренции и удержании позиций разными видами реакция сообщества на уничтожение локусов оказывается разной. Если в случае иерархической конкуренции потеря биоразнообразия происходит постепенно, то при нейтральной конкуренции убывание разнообразия имеет вид ступеньки, резко уменьшаясь при некоторой критической интенсивности уничтожения («эффект тропинки»). Это обеспечивает поливариантность развития близких по видовому составу сообществ.

С методологической стороны значение этих моделей заключается в том, что они демонстрируют необходимость учета пространственной структуры сообщества (Комаров, 1988; Durrett, Levins, 1994). Конкуренция у растений всегда носит пространственный характер, и модели, не учитывающие это, могут приводить к неправильным выводам. Отметим, что в упомянутых выше работах параллельно с вычислительным экспериментом, проводимым на дискретных пространственных моделях, анализируются и аналитические модели, описывающие те же самые процессы, но представляющие численности растений как непрерывные функции, а конкуренцию как среднее взаимодействие по некоторому участку территории. Результаты сравнения говорят не в пользу аналитических моделей, которые утрачивают важные свойства динамики со-

общества, естественным образом возникающие при дискретном представлении сообщества и учете пространственных взаимоотношений.

К рассмотренным выше моделям также примыкают модели инвазии видов (Higgins, Richardson, 1996; Cumming, 2002), в которых при разных предположениях о характере и скорости распространения видов анализируется время занятия территории. Модели для анализа скоростей инвазии популяций трех разных жизненных форм приведены в работе Н.В. Михайловой и др. (1996).

Нахождение условий сосуществования видов в гетерогенной среде пока в теоретическом виде не решена. По-видимому, путь к ее решению лежит через анализ экологической валентности и толерантности видов (Жукова, 2004) и анализ как простейших теоретических моделей многовидовых сообществ растений с разными предпочтениями факторов, так и моделей совместного произрастания конкретных видов на неоднородной по факторам территории (Zhukova, Komarov, 2005).

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

4.2.2. Анализ пространственно-временных данных прогнозного моделирования для оценки лесного биоразнообразия

Принятая в современном мире новая парадигма устойчивого экологически ориентированного ведения лесного хозяйства предлагает критерии и индикаторы устойчивого ведения лесного хозяйства (criteria and indicators for sustainable forest management C&I SFM) как инструмент оценки состояния лесных ресурсов планеты и мониторинга за динамикой их изменения (Европейский ..., 1995; Критерии и индикаторы ..., 1995; Состояние лесов ..., 2003; Ministerial ..., 1993; Montreal Process ..., 2003). Россия, являясь полноправным участником международной лесной политики, тоже проводит работы в этом направлении (Критерии ..., 1998). Однако как в России, так и во всем мире сохраняется значительный разрыв между C&I SFM, как политическим инструментом или объектом исследовательских работ, и C&I SFM как реальным инструментом планирования стратегии и тактики ведения лесного хозяйства. В статье описана современная информационная технология, которая поможет перевести разговор о C&I SFM в практическую плоскость, создать реальный инструмент для арендаторов, лесопользователей, лесоустроителей, специалистов лесхоза, помогающий экологически ответственно планировать лесохозяйственные мероприятия. Технология описана на примере оценки лесного биоразнообразия – одного из крите-

риев устойчивого ведения лесного хозяйства. Задачей данной работы было исследование возможности применения для оценки биоразнообразия лесных экосистем отдельных параметров стандартных таксационных описаний и данных прогнозного моделирования, полученных на их основе.

Совокупность предложенных C&I SFM национального и регионального уровней (Национальный доклад ..., 2003; The improved pan-European indicators ..., 2003) позволяет оценить состояние лесных экосистем и направление изменений в управлении лесами. В последнее время с очевидностью встает проблема разработки аналогичного инструмента оценки воздействия лесохозяйственной деятельности на развитие лесных экосистем на локальном уровне (Книзе, Романюк, 2004; Mrosek, 2001; Spangenberg, 2002).

C&I SFM локального уровня нужны для оценки качества стратегического, тактического и операционного планирования ведения лесного хозяйства, и, прежде всего, они должны стать полезным инструментом практикам ведения лесного хозяйства для выбора оптимального из альтернативных вариантов ведения лесного хозяйства, поддержки принятия решения на уровне арендованных участков, лесничеств, лесхозов, национальных парков и пр. Для внедрения C&I локального уровня в практику лесного хозяйства необходимо решить несколько задач. Во-первых, эта задача выбора и обоснования набора критериев и индикаторов локального уровня, определения их размерности. Необходимость оценки состояния лесных экосистем с помощью набора параметров выдвигает вторую задачу – поиск и выбор методов получения интегральной оценки состояния лесного насаждения (от интегральной оценки конкретного выдела до лесничества / лесхоза) на базе набора C&I локального уровня. Третьей задачей является создание инструмента (комплекса компьютерных программ), который обеспечит внедрение C&I в практику ведения лесного хозяйства.

Оптимальное решение перечисленных задач возможно в рамках разработки информационной технологии. Необходимость обращения к современным информационным технологиям связана с двумя важнейшими обстоятельствами. Во-первых, лес – объект очень сложный в управлении: продуктивность насаждений находится в зависимости от большого числа различных абиотических и биотических факторов, результаты воздействий (управления) на эти системы сказываются через десятки-сотни лет. Во-вторых, вокруг лесных экосистем сталкиваются зачастую противоположные интересы множества людей: от лесопромышленника до простого грибника, что требует при определении стратегии воздействий и управления поиска разумного, научно обоснован-

ного компромисса. C&I SFM локального уровня в сочетании с современными информационными технологиями могут стать реальным инструментом, который будет способствовать достижению компромисса – сохранения устойчивости, разнообразия лесных экосистем и высокой продуктивностью насаждений.

Ядром такой информационной технологии является математическое моделирование, которое обеспечит прогнозирование развития лесных экосистем при имитации разных вариантов (сценариев) ведения лесного хозяйства. В последние десятилетия это направление анализа сложных систем интенсивно развивается (Chertov et al., 1999; Portè and Bartelink, 2002). В перспективе такая технология объединит с прогнозным моделированием географическую информационную систему (geographical information systems – GIS), модули визуализации и исследовательского анализа пространственно распределенных данных (exploratory spatial data analysis – ESDA), модуль принятия решений (decision support system – DSS). Подобные комплексы уже разрабатываются в настоящее время (Паленова и др. 2001; Booth et al., 1993; Chertov et al., 2005; Davis, Martell, 1993; Erdle, Sullivan, 1998; Kangas et al., 2000; Naesset, 1997; Pukkala, 1993; Varma et al., 2000).

В нашей работе предлагаемая технология реализована в программном модуле, объединяющем прогнозно-аналитический комплекс программ FORRUS-S (Чумаченко, 1998; 1993; Chumachenko et al., 2003) и интеллектуальную информационно-аналитическую систему CommonGIS (Andrienko, Andrienko, 1999; Andrienko et al., 2003). Использование предложенного модуля позволяет виртуально проводить различные лесохозяйственные мероприятия в реальных лесных насаждениях, получать прогноз динамики основных параметров лесных насаждений, оценивать последствия планируемых воздействий через 100-200 лет, обеспечивает применение различных методов анализа пространственно-временных данных прогнозного моделирования и различные варианты визуализации результатов.

Прогнозно-аналитический комплекс программ FORRUS-S был разработан для имитационного моделирования и анализа прогнозов динамических процессов, протекающих в лесных массивах. Исходными данными для моделирования являются стандартный набор таксационных описаний и планы лесонасаждений, сбор и хранение которых организованы в России для территорий лесхозов, заповедников и национальных парков. Программно FORRUS-S состоит из Модели естественного развития, Модели экзогенных воздействий (в том числе и лесохозяйственных) и набора сервисных программ. Модель имитирует существенные процессы, протекающие в лесных насаждениях: прирост, т.е. изменение

основных характеристик древесных пород, спонтанное изреживание и естественное возобновление древостоя. В ходе моделирования прогнозируется изменение средних таксационных характеристик насаждений (высоты, диаметра, возраста, запаса и др.), изменение их породного и возрастного состава. Изменение параметров рассчитывается для каждого выдела моделируемой территории. Выходные данные прогнозного комплекса могут быть интерпретированы в терминах учета лесного фонда, популяционной биологии и экологии древесных видов. Модель экзогенных воздействий комплекса программ FORRUS-S обеспечивает решение прикладных задач, например, имитацию различных вариантов рубок ухода, лесовосстановительных мероприятий и т.д. Все алгоритмы работы программ этой модели построены на основе нормативов назначения и проведения лесохозяйственных мероприятий, принятых в лесном хозяйстве Европейской части Российской Федерации (Наставления ..., 1993; Основные положения ..., 1994; Основные положения ..., 1993).

Компьютерный пакет CommonGIS – инструмент для исследовательского диалогового анализа пространственно-временных данных. Программа объединяет возможности традиционных ГИС с двумя новейшими функциями: 1) интерактивной манипуляцией над динамично создаваемыми тематическими картами; 2) визуального анализа временных рядов данных. В CommonGIS возможны манипуляция, обработка и визуализация сложных многомерных таблиц, описывающих временные ряды пространственно распределенных данных, с использованием карт и статистических диаграмм. Это позволяет интерактивно манипулировать картами и графиками, динамично связывая комплементарные окна. Возможно представление данных в виде анимации тематических карт (Andrienko et al., 2001), которая осуществляется под контролем пользователя. В состав CommonGIS входят удобные инструменты для вычислений в реальном времени производных атрибутов.

Проблема сохранения биоразнообразия по своей значимости приобрела глобальное значение, поскольку углубление экологического кризиса ведет не только к изменению климатической ситуации на планете, но и к существенному обеднению биоты.

В списке C&I SFM сохранение биологического разнообразия – один из важнейших критериев. Биологическое разнообразие включает в себя разнообразие экосистем, разнообразие видов и генетическое разнообразие (Критерии ..., 1998; Юрцев, 1991; The improved pan-European indicators ..., 2003).

Основой для оценки уровня биологического разнообразия лесных экосистем всей территории России и составления прогнозов его измене-

ния при разных режимах ведения лесного хозяйства могут служить материалы лесной таксации и лесоустройства. Фактически действующая в нашей стране инвентаризация лесного фонда является формой систематизированного отображения различных аспектов биоразнообразия лесов и лесных ландшафтов. Такие понятия, как тип леса, тип местообитания, порода деревьев, состояние деревьев, классы диаметра и возраста, бонитет и т.п. можно рассматривать в качестве категорий биоразнообразия компонентов лесных экосистем.

Для оценки биоразнообразия лесных экосистем на локальном уровне выделы лесотаксационного плана можно рассматривать в качестве однородных пространственных элементов, а все их характеристики считать отображением различных аспектов биоразнообразия лесов и лесного ландшафта. В Европейской части России средний размер лесотаксационного выдела (при 1 разряде лесоустройства) составляет 3-5 га. Оценка биоразнообразия на уровне выдела ограничена тем, что не все параметры биоразнообразия могут быть выявлены на такой небольшой площади. Тем не менее на основе таксационных данных возможно проводить анализ биоразнообразия растительного покрова на нескольких пространственных уровнях: (1) таксационных выделов (уровень фитоценоза, выделенных в ранге ассоциации); (2) типов леса или групп типов леса (уровень фитоценозов или фитоценозов, выделенных в ранге формации по признакам древесного яруса и экотопа); (3) части территории (например, по кварталам или категориям защитности лесных земель) или всей исследуемой территории (лесничество, лесхоз, национальный парк). Оценка состояния лесных экосистем на нескольких иерархических пространственных уровнях позволит проанализировать биоразнообразие и его динамику с учетом специфики пространственно-временных характеристик элементов растительного покрова. Таким образом, при анализе будет учтена разномасштабная мозаично-иерархическая структура растительного покрова и ландшафта лесных территорий (Восточно-европейские ..., 2004; Маслов, 1990; Сочава, 1972; Gauch et al., 1981; Pickett et al., 1987; Whittaker, 1977).

Задачей данной работы было исследование возможности применения для оценки критерия биоразнообразия лесных экосистем отдельных параметров стандартных таксационных описаний и данных прогнозного моделирования, полученных на их основе. Было проанализировано поведение следующих параметров: запас по основным лесобразующим породам (общий, по породам и группам пород); площадь по основным лесобразующим породам (по отдельным породам и группам пород); площадь, занятая одно- многовидовыми выделами; площадь, занятая породами по группам типов стратегий, по сукцессионному статусу;

площадь, занятая древостоями разных онтогенетических состояний; площадь, занятая 1-2-3 ярусными древостоями; площадь, занятая древостоями разной полноты, бонитетов; доля площади, занятой насаждениями с разным уровнем освещенности на уровне почвы, и пр. В таблице предложен ряд возможных параметров для оценки биоразнообразия лесных экосистем и особенности интерпретации каждого из них.

Предложенные характеристики были использованы для сравнения уровня биоразнообразия отдельных выделов. Кроме того, на их основе были получены оценки биоразнообразия как основных типов растительных сообществ, представленных на оцениваемой территории, так и лесного массива в целом, т.е. получены оценки уровня биоразнообразия экосистем лесничества.

Для проведения прикладных исследований было выбрано Опытное лесное хозяйство «Русский лес», расположенное на юге Московской области. Территория относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов (Растительность ..., 1980). Видовой состав насаждений представлен преимущественно березой (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), елью (*Picea abies* (L.) Karst), сосной (*Pinus sylvestris* L.), осиной (*Populus tremula* L.) с участием дуба (*Quercus robur* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill). Средний состав насаждений – 5Б2Е2С1Ос+Д,Лп. Средний возраст насаждений 53 года, средняя полнота – 0,73, средний бонитет – 1,4. Исторически сложилось, что территория ОЛХ «Русский лес» в течение длительного периода времени находилась под сильным антропогенным воздействием (распашки, пожары, многократные рубки), поэтому в настоящее время на территории хозяйства практически отсутствуют леса зонального типа (табл. 30).

Для моделирования было выбрано Данковское лесничество ОЛХ «Русский лес», его площадь составляет 7351 га. В качестве исходных данных использованы таксационные описания и планы лесных насаждений 2000 г. Моделирование динамики насаждений проведено по следующим сценариям ведения лесного хозяйства: А) «Нормативное хозяйство» – моделирование полного цикла лесохозяйственных мероприятий, согласно нормативным документам, принятым для лесхозов России; В) «Типичные нарушения» – имитация ведения лесного хозяйства с часто встречаемыми для Европейской части России нарушениями упомянутых нормативов, а именно: полное отсутствие рубок ухода в молодяках и проведение рубок ухода с преимущественным изъятием ценных пород; С) «Заповедание» – естественное развитие насаждений. Алгоритмы моделирования лесохозяйственных воздействий подробно описаны в статье (Коротков и др., 2001).

Показатели разнообразия

Показатели разнообразия	Способ оценки	Интерпретация
Видовое разнообразие древесного яруса или с учетом всех ярусов	Общее число видов деревьев (и кустарников), представленных в первом или всех ярусах насаждения	Выявление участков (доли площади) с наилучшей сохранностью флоры: чем больше видов деревьев и кустарников на выделе, тем выше разнообразие лесной экосистемы
Соотношение моно-, олиго- и полидоминантных лесов	Число пород на выделе, соответственно, площадь/доля моно-, олиго- и полидоминантных насаждений и степень доминирования одного вида в древесном ярусе (доля преобладающей породы в формуле древостоя)	Выявление участков с пониженным уровнем разнообразия: чем меньше видов деревьев и кустарников на выделе, чем выше доля преобладающей породы, тем ниже уровень разнообразия
Распределение лесопокрывтой площади по лесообразующим породам	Доля площади, занятая насаждениями с преобладанием различных пород в первом ярусе насаждения	Выявление видового богатства территории с учетом участия каждого вида или группы видов через показатели запаса или площади (аналог стандартного для геоботанических описаний показателя «обилие»), которыми обладает каждый из видов или группы видов
Распределение лесопокрывтой площади по различным типам лесных сообществ	Доля площади, занятая насаждениями с преобладанием различных пород в первом ярусе насаждения (возможно с учетом возраста породы и ТУМа выдела)	Гетерогенность типов лесных сообществ территории – одно из условий сохранения лесного биоразнообразия
Участие в 1, 2 или 3-м ярусе древостоя видов завершающих этапов сукцессии	Наличие позднесукцессивных видов (ель, дуб) в составе древостоя	Оценка сукцессионного состояния лесного покрова: присутствие позднесукцессивных видов. свидетельствует об этапе развития выдела, соответственно, уровне биоразнообразия. Мозаика местообитаний, создаваемая сукцессионной динамикой, важна для существования многих видов, тем самым для сохранения лесного биоразнообразия
Участие R-видов (пионерных видов) в древесном ярусе	Суммарная доля пионерных видов деревьев (берез пушистой и бородавчатой, осины, разных видов ив, сосны) в	Оценка сукцессионного состояния насаждения (доля участия R-видов более 4 единиц свидетельствует о сильных нарушениях в прошлом) и доли производных лесов (с

	формуле древостоя 1-го яруса	доминированием пионерных видов деревьев)
--	------------------------------	--

Продолжение табл. 30

Показатели разнообразия	Способ оценки	Интерпретация
Ярусная структура	Число ярусов в насаждении	Выявление участков с более высоким структурным разнообразием: чем большее число ярусов образует насаждение на выделе, тем выше разнообразие экосистемы
Демографическая структура популяционных локусов и популяций	Число онтогенетических групп для каждой породы насаждения	Выявление участков с полночленной демографической структурой популяции: чем большее число онтогенетических групп присутствует, тем выше структурное разнообразие насаждения
Полнота древостоя первого яруса	Распределение площадей, занятых насаждениями с разной полнотой древостоя	Преобладание по площади высокополнотных древостоев косвенно отражает низкий уровень биоразнообразия лесной территории
Участие старовозрастных древостоев в лесном покрове	Доля площади старовозрастных древостоев в лесном покрове	Для старовозрастных древостоев характерны наибольшее биоразнообразие лесной экосистемы, поскольку в таких насаждениях высока вероятность формирования ветровально-вывальной и оконной мозаики, обеспечивающей высокую степень разнообразия мезо- и микроместообитаний для различных групп растений и животных

Ниже приведены некоторые из полученных вариантов оценки динамики изменения лесного биоразнообразия модельной территории. Технология получения этих оценок автоматизирована программами аналитического модуля прогнозно-аналитического комплекса FORRUS-S. Визуализация результатов выполнена как в рамках модуля визуализации FORRUS-S, так и в программном пакете CommonGIS.

На основе стандартных таксационных описаний были просчитаны несколько вариантов оценки видового разнообразия растительности (Биологическое разнообразие ..., 1992; Лебедева и др., 1999). Поскольку в таксационных описаниях наиболее полно описан видовой состав деревьев и значительно хуже – видовой состав кустарников и трав, основой для оценки видового биоразнообразия лесных экосистем может служить характеристика древостоя и подроста, в меньшей степени – кустарникового яруса. Необходимо, однако, отметить, что во многих работах

(Жизнь популяций ..., 1998; Оценка ..., 2000; Сохранение ..., 1999) показано, что увеличение видового разнообразия деревьев, образующих лесную экосистему, влечет за собой увеличение видового разнообразия других групп организмов (орнитофауны, энтомофауны, микоценоза и пр.) этой лесной экосистемы, т.е. разнообразие порождает разнообразие.

Для одного из вариантов оценки видового разнообразия аналитический аппарат программного комплекса учитывает число видов деревьев в каждом из выделов и рассчитывает число выделов с определенным количеством видов деревьев в нем на территорию в целом (рис. 31). Хотя для всех изученных сценариев ведения лесного хозяйства прогнозируются многовидовые насаждения, показано, что нарушение технологии проведения лесохозяйственных работ (сценарий В) ведет к существенному снижению числа многовидовых выделов. Полевыми исследованиями показано (Оценка ..., 2000), что тенденция к усилению доминирования отдельных групп (пород) на территории (т.е. увеличение доли одно-двух породных насаждений) представляет собой тенденцию к снижению уровня биоразнообразия этой территории.

Результаты другого варианта расчета видового разнообразия – учет площади, занятой выделами с полидоминантной структурой древостоев, представлены на рисунке 32. Этот параметр (соотношение площади моно-, олиго- и полидоминантных лесов) применяют в качестве одного из индикаторов критерия биоразнообразия во всех вариантах C&I SFM (The improved pan-European indicators ..., 2003; The Montreal ..., 1995). Монодоминантные сообщества (например, ельники или сосняки) поддерживают очень незначительную долю флористического богатства лесной территории и в отношении сосудистых растений оказываются очень бедными (Смирнова и др., 2002). Исследования последних лет (Восточноевропейские ..., 2000) показали, что монодоминантные и часто олигодоминантные сообщества во всех зонах являются производными типами от полидоминантных сообществ. Неоднородность видового состава древесного полога полидоминантных лесов обеспечивает большее разнообразие микро- и мезо-местообитаний и поддерживает более высокое видовое разнообразие разных групп живых организмов по сравнению с монодоминантными. Как уже было отмечено, видовое разнообразие (всех групп животных, растений, грибов и микроорганизмов) для тех лесных территорий, в которых большая площадь занята полидоминантными выделами, в целом значительно выше. Результаты моделирования демонстрируют, что при прогнозировании естественного развития приводит к большей доле площади насаждений с высоким биоразнообразием лесных экосистем.

Еще один вариант расчета оценки видового разнообразия, в котором учитывается не только число видов деревьев на выделе, но и уровень

доминирования каждого из них, можно получить на основе значений параметра «коэффициент состава» стандартных таксационных описаний. Нами было задано пять классов, поэтому значение этого параметра варьирует между значениями 5, когда главная порода составляет 80-100% от общего запаса первого яруса выдела, и 1, когда участие каждой из пород первого яруса составляет не более, чем 10% от общего запаса. Прогноз уровня доминирования отдельных пород для разных сценариев ведения лесного хозяйства представлен как фрагмент прогнозной карты и гистограмма числа выделов для 5-ти классов. Естественное развитие ведет к большему числу выделов с равным участием разных пород в древостое, т.е. обеспечивает формирование большего числа выделов с высоким биоразнообразием. Таким образом, мы исследовали разные варианты оценки видового разнообразия лесных экосистем, показали, что при всех вариантах оценки наблюдается сходная динамика этого показателя. Полученные в результате моделирования естественного развития оценки подтверждаются наблюдениями за ходом естественного развития древостоев в Приокско-Террасном заповеднике (территория заповедана с 1945 г.), граничащем с Данковским лесничеством (Оценка ..., 2000).

Экосистемное разнообразие можно рассматривать как разнообразие растительных сообществ и измерять через соотношение разных типов сообществ, выделенных на основе доминантного или флористического подходов (Василевич, 1992; Маслов, 1995; Оценка ..., 2000; Рысин, 1995). Экосистемное разнообразие задает разнообразие экологических ниш, необходимых для существования различных видов животных и растений. Одним из параметров оценки экосистемного разнообразия лесных территорий может быть, например, распределение площади разных типов растительных сообществ (синтаксонов). Прогноз этого параметра был выполнен на основе доминантного подхода классификации лесных растительных сообществ.

В процессе восстановительных сукцессий лесных экосистем после разного рода нарушений (природных или антропогенных, например, рубок) изменяется экологический режим, создаваемый эдификаторами древесного полога. Размеры и пространственное размещение мозаики местообитаний, создаваемой сукцессионной динамикой, важны для существования многих видов, тем самым для сохранения лесного биоразнообразия. В такой сукцессионно обусловленной мозаике различных экологических условий лесной территории сохраняется разнообразие видов растений, грибов, микроорганизмов и животных, способных обитать на данной территории. Пример прогноза изменения этого параметра приведен на рис. 32. Результаты моделирования показывают, что

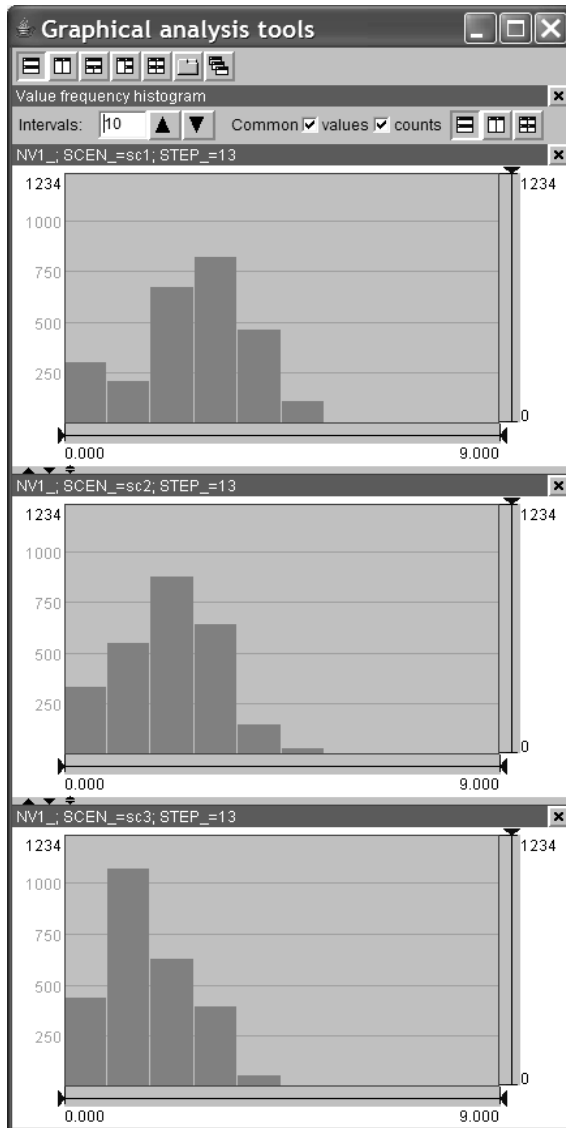


Рис. 31. Прогноз видового разнообразия: гистограмма числа выделов с разным количеством видов деревьев в 1-ом ярусе насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства (для 20-го шага моделирования – через 100 лет)

А) «Нормативное хозяйство»; В) «Типичные нарушения»; С) «Заповедание».

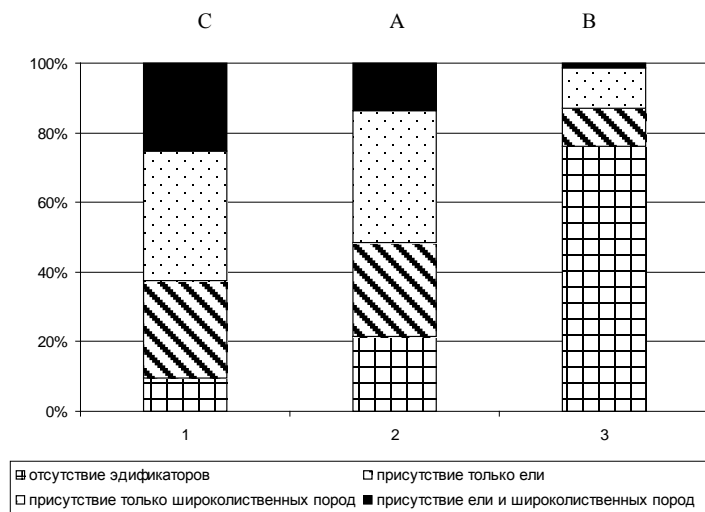


Рис. 32. Результаты компьютерного эксперимента (20-й шаг моделирования – через 100 лет) оценки экосистемного разнообразия: распределение площади насаждений с разными вариантами присутствия эдификаторов в составе 1-го яруса насаждений для различных сценариев:

А) «Нормативное хозяйство»; В) «Типичные нарушения»; С) «Заповедание»

число выделов, в 1-ом ярусе насаждений которых присутствуют виды-эдификаторы хвойно-широколиственных лесов (ель и широколиственные породы), и занимаемая такими выделами площадь существенно выше при естественном развитии насаждений и практически исчезает на территории при моделировании нарушений. При моделировании нарушений выделы, в составе которых отсутствуют эдификаторы, занимают 76,2% площади, составляя почти 80% от общего числа выделов, что свидетельствует о резком снижении уровня биоразнообразия.

Биоразнообразие лесных экосистем можно оценивать по соотношению в насаждениях различных структурно-функциональных элементов. В качестве таких элементов могут выступать экологические, эколого-ценотические группы видов, а также соотношение популяции видов с разными свойствами. В этом случае речь идет о *структурном или функциональном разнообразии*. Параметрами структурного разнообразия могут быть доля площади, занятой насаждениями, различными по возрастному составу, по ярусной структуре, занятой видами с разной стратегией поведения (Оценка ..., 2000).

В целях изучения динамики структурного разнообразия была исследована динамика площадей, занимаемых популяциями видов с разным типом стратегии. Различают (Миркин, 1985; Миркин и др., 1989; Рабо-

нов, 1978; Раменский, 1971) виды конкурентные (виоленты – К), толерантные (пациенты – Т) и реактивные (эксплеренты – R). Согласно упомянутой классификации эти группы объединяют виды растений по выраженности признаков конкурентоспособности (способности одних видов подавлять другие виды вследствие высокой энергии жизнедеятельности и полноты использования среды), толерантности (способности видов длительно существовать на территории, контролируемой конкурентно-способными видами, за счет снижения энергии жизнедеятельности) и реактивности (способности видов максимально быстро захватывать освобождающуюся территорию). Среди деревьев к конкурентным видам относятся дуб, ясень, ель, к толерантным – клены остролистый и полевой, липа сердцевидная, к реактивным – березы пушистая и повислая, осина, ива козья, ильм, вяз, сосна. В климаксовых сообществах насаждения представлены видами всех трех типов стратегий, причем доминирующие позиции занимают растения конкурентной и толерантной стратегий, а доля реактивных видов составляет не более 10-20% (Миркин, 1985; Уиттекер, 1980; Schaeztl et al., 1989; Keddy, Drummond, 1996). Абсолютное отсутствие видов с реактивной стратегией, так же как и увеличение их доли, диагностируют различные варианты нарушенности лесного сообщества.

Анализ исходного состояния модельной территории показал, что в настоящее время в лесном покрове Данковского лесничества преобладают пионерные виды деревьев – береза, осина и сосна: 72% площади лесничества занято популяциями реактивных видов. Это связано с тем, что лесные массивы территории сформировались в результате сильных антропогенных воздействий (распашки, гари, многократные рубки). Хорошо прослеживается динамика этого показателя при вычислительных экспериментах по разным сценариям. При моделировании естественного развития соотношение видов разных типов стратегий приходит к 40-му шагу (200 лет) к значениям, определенным для лесного растительного сообщества климаксового типа. Совсем другой характер динамика этого параметра получаем при вычислительных экспериментах по двум другим сценариям. Моделирование нормативной практики приводит к существенному снижению доли толерантных видов, в то время как ведение лесного хозяйства с серьезными нарушениями технологии приводит к значительному увеличению доли реактивных видов, что соответствует сильной нарушенности лесных экосистем, характерной для этого варианта.

Сравнение демографической структуры популяций отдельных видов – представителей разных групп стратегий – показало, что естественное развитие приводит к формированию демографически полночленных

популяций (рис. 33). Популяции выбранных для примера видов – липы, березы и ели – в случае имитации естественного развития представлены особями всех онтогенетических состояний. Они обладают, следовательно, максимальным структурным разнообразием. Два других сценария приводят к разным типам онтогенетических спектров популяций каждого вида, но любой из них обладает меньшим структурным разнообразием. Сильнее всего под влиянием нарушений технологии проведения лесохозяйственных работ страдает популяция ели – ее спектр составлен только тремя онтогенетическими группами.

Еще один вариант оценки структурного разнообразия лесной территории можно получить, определяя долю старовозрастных лесов на модельной территории. Этот параметр тоже применяют в качестве одного из индикаторов критерия БР во всех вариантах C&I SFM (The improved pan-European indicators..., 2003; The Montreal..., 1995). Для получения корректной оценки нами был рассчитан индекс спелости доминирующей породы насаждения. Индекс спелости вычисляли как отношение возраста доминирующей породы к возрасту рубки этой породы. Таким образом, были определены выделы со старовозрастными древостоями для всех пород. Для старовозрастных древостоев характерны наибольшие значения индекса спелости и наибольшее биоразнообразие лесной экосистемы, поскольку в таких насаждениях высока вероятность формирования ветровально-вывальной и оконной мозаики, обеспечивающей высокую степень разнообразия мезо- и микроместообитаний для различных групп растений и животных (Коротков, 1991; Borman, Likens, 1979; Picket et al., 1985, 1987). Вычислительные эксперименты показали, что естественное развитие приводит к существенному увеличению числа выделов с наибольшими значениями индекса спелости и, соответственно, биоразнообразия. В то же время число выделов с минимальными значениями этого индекса (и соответственно биоразнообразия) при естественном развитии в 2 раза ниже, чем при моделировании нормативного ведения лесного хозяйства и в 4 раза ниже, чем при нарушениях.

Все приведенные выше примеры исследования возможностей построения оценки биоразнообразия лесных экосистем на основе данных прогнозного моделирования показали адекватность полученных оценок описанной исследователями динамике развития лесных насаждений. Прогнозные оценки динамики уровня биоразнообразия позволят отследить тенденции его изменения и при необходимости скорректировать лесохозяйственную практику в направлении сохранения и восстановления биоразнообразия лесных экосистем. Сравнительный анализ полученных для разных сценариев прогнозных баз данных позволяет иссле-

довать не только изменение уровня биоразнообразия лесных экосистем моделируемой территории, но и особенности популяционного поведения отдельных видов деревьев при разных нагрузках, динамику продукционных характеристик лесных экосистем при различных режимах ведения лесного хозяйства.

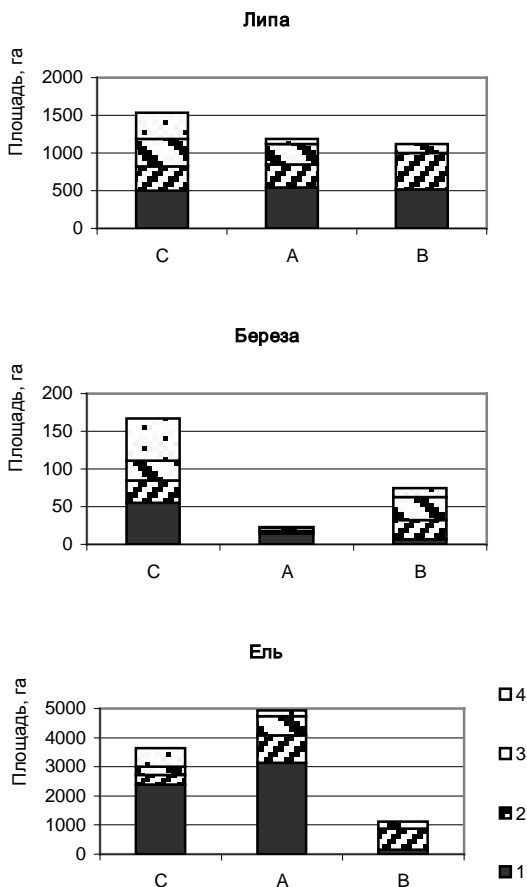


Рис. 33. Прогноз соотношения площадей, занимаемых деревьями разных возрастных состояний (через 100 лет, 20-й шаг моделирования) при разных сценариях вычислительного эксперимента

А) «Нормативное хозяйство»; В) «Типичные нарушения»; С) «Заповедание». Возрастные состояния 1 – прегенеративные ($im + v$); 2 – молодые генеративные (g_1); 3 – средневозрастные генеративные (g_2); 4 – старые генеративные (g_3)

В настоящее время идея ведения лесного хозяйства исключительно с целью выращивания товарной древесины отходит в прошлое. Пришло осознание значимости экологической и социально-экономической функций лесных экосистем. В этой связи лесные менеджеры должны получить новый инструмент, который обеспечит комплексную оценку планируемых воздействий на состояние лесов. Информационные технологии, в которых сочетается сценарное моделирование и возможности аналитических программ, являются инструментом, необходимым исследователям лесных экосистем и специалистам в области управления лесным хозяйством. Такие технологии могут быть использованы для оценки эффективности проектируемых лесохозяйственных мероприятий и лесопользования, оценки их влияния на улучшение продукционных и экологических характеристик лесов, на изменение уровня разнообразия лесных экосистем, для обоснования проектов устойчивого лесопользования, поддержки принятия решений в области лесного управления.

Предлагаемый авторами статьи программный модуль интеграции FORRUS с CommonGIS очень перспективен для решения перечисленных выше задач лесного управления. Кроме того, он может существенно помочь в работе по формированию списка параметров для оценки лесного биоразнообразия, выбору и обоснованию необходимого и достаточного числа C&I SFM на локальном уровне. С помощью предложенного программного модуля возможно сокращение существующего сейчас разрыва между значительными усилиями науки по развитию работ для оценки устойчивого ведения лесного хозяйства и отсутствию подобных усилий в практике применения C&I SFM как формальной части системы планирования ведения лесного хозяйства.

Лесные насаждения необходимо рассматривать как один из компонентов биогеоценотического покрова – комплекса биоценотических, биокостных и абиотических систем (популяции различных видов растений и животных, почвы, рельеф, подстилающие породы, гидрологическая сеть и др.), связанных потоками вещества и энергии и представленных множеством элементов и систем, объединенных в иерархические ряды. Антропогенные воздействия на такие системы могут проявиться через десятки-сотни лет. В этой связи значительно дешевле проверять эффект планируемых лесохозяйственных мероприятий средствами компьютерного моделирования. Так, возможно проведение модельных экспериментов по воздействию рубок ухода, санитарных рубок, рубок главного пользования на структуру и динамику лесного фонда, для поиска режима получения оптимальной продукции при

условии сохранения лесного разнообразия и пр. Все возрастающая фрагментация лесов делает актуальной задачу разработки принципов оптимизации пространственной структуры лесного покрова для поддержания и восстановления лесного биоразнообразия. Решение такой задачи возможно с применением современных методов имитационного моделирования и пространственного анализа полученных результатов.

Таким образом, представленная технология и ее дальнейшее развитие в рамках лесоустроительного проектирования, стратегического и тактического планирования ведения лесного хозяйства – важнейшее условие становления современного экологически ориентированного лесопользования.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта EU INTAS-2001-0633 SILVICS. Авторы выражают благодарность Г. Андриенко и Н. Андриенко за предоставление возможности работы с CommonGis и научные консультации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В коллективной монографии «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ» обобщены результаты полувековых исследований популяционно-онтогенетического направления в России и странах СНГ, показаны основные направления в современной популяционной экологии и обоснованы наиболее перспективные из них.

В монографии обоснованы фундаментальные подходы изучения поливариантности развития биосистем разного уровня организации, приведен краткий обзор представлений о собственном времени и пространстве биосистем, которые в настоящее время являются весьма существенными для познания механизмов их функционирования.

В книге дана детальная характеристика структурной, динамической и функциональной поливариантности организмов, популяций и сообществ. Поливариантность развития организмов рассмотрена авторами монографии на примере не только высших семенных, но и споровых растений (папоротники), что позволило расширить границы применения концепции дискретного описания онтогенеза, уточнить алгоритмы выделения онтогенетических состояний у растений разных биоморф (Онтогенетический атлас..., 1997, 2000, 2001, 2004) и дополнить их физиолого-биохимическими маркерами (Жизнь популяций в гетерогенной среде, 1998; Биоразнообразии растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра», 2003, 2005).

В ряде разделов монографии применен комплексный подход к характеристике структурного разнообразия надземных и подземных органов высших растений разных биоморф; при описании поливариантности развития растений установлены модусы эволюционных преобразований биоморф в пределах конкретных таксонов.

Впервые приведены результаты исследований функциональной поливариантности с применением физиолого-биохимических методов на примере однолетних растений и шляпочных грибов.

Проводимые комплексные исследования структурного и физиологического разнообразия популяций растений способствовали разработке теоретических основ оценки состояния природных и антропогенных сообществ, а также позволили наметить реальные пути сохранения и восстановления биоразнообразия растений.

Многолетние исследования проявлений динамической поливариантности расширили представления о длительности отдельных возрастных состояний растений и онтогенеза в целом, о многообразии его путей. На примере видов растений разных семейств показано, что поливариант-

ность способов размножения является одним из адаптивных механизмов самоподдержания популяций.

Мониторинг развития лесных, луговых и экотонных сообществ и зооценозов позволил разрабатывать имитационные модели, прогнозировать развитие экосистем и давать рекомендации по их охране и эксплуатации.

Среди полученных результатов в популяционно-онтогенетическом направлении можно выделить наиболее значимые:

- разработана концепция поливариантности онтогенеза (Жукова, 1986, 1995; Жукова, Комаров, 1990, 1991), объясняющая механизмы адаптации растений на организменном и популяционном уровнях, предложена классификация различных типов поливариантности онтогенеза (Жукова, 1995; Жукова, 2001), которая продемонстрирована на стендах популяционно-онтогенетического музея в Марийском госуниверситете;

- предложены количественные оценки возрастной, виталитетной и пространственной структуры популяций растений (Ценопопуляции, 1976, 1988; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Акшенцев, 2006);

- определены физиологические маркеры онтогенетических состояний растений (Жукова, Воскресенская, Грошева, 1996; Алябышева, 2001; Воскресенская и др., 2005; Воскресенская, Сарбаева, 2006);

- выявлены факторы, влияющие на проявление морфологической поливариантности надземных и подземных органов растений разных биоморф (Ведерникова, Жукова, 1998; Османова, 1999; Савиных, 1999, 2002; Таршис, 2003; Криницын, 2004);

- описаны механизмы самоподдержания в популяциях растений (Марков, 1992; Фардеева, 1999; Быченко, 2002; Иванова, 2004);

- проведена количественная оценка внутриландшафтной активности популяций растений (Налимова, 2003);

- построены математические модели динамики биоразнообразия растительных сообществ (Комаров, 1988; Паленова, 1993, 2001).

- многолетние экспериментальные данные изучения онтогенеза и поливариантности развития организмов, популяций и сообществ позволили создать и опробировать имитационные компьютерные пространственно-демографические модели популяции (А.С. Комаров, Л.А. Жукова, М.М. Паленова).

Одним из приоритетных направлений популяционно-онтогенетической школы является изучение функционирования популяций и сообществ на особо охраняемых территориях. Результаты исследований обобщены в статьях и монографиях: «Биоразнообразие растений в эко-

системах национального парка «Марий Чодра» (2003; 2005), «Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность» (2004).

На протяжении ряда лет в Марийском госуниверситете выпускается периодическое научное издание «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (1997, 2000, 2002, 2004), ответственный редактор Л.А. Жукова, в котором приводятся описания онтогенезов 147 видов растений.

Включение в коллективную монографию исторических сведений о развитии популяционно-онтогенетического направления в России, оценка современного состояния фундаментальной проблемы поливариантности развития биосистем, доступность и оригинальность методик исследований, сопоставление полученных результатов с мировым уровнем экологических популяционных исследований – все это позволит широко использовать данное издание специалистами-биологами и экологами разных направлений.

Авторы надеются, что представленная коллективная монография существенно расширит представления о поливариантности развития организмов, популяций и сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Адольф Н.А.* Многолетние виды рода *Adonis* Dill (подрод *Consiligo* D. C.) СССР. // Тр. по прикл. бот. и селекции, 1930. – Т. 23, Вып. 1.
2. *Акиенцев Е.В.* Онтогенез купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) на Южном Урале // Молодежь и образование в XXI веке: Материалы обл. межвуз. научно-практической конф. – Челябинск, 2000. – С. 3-9.
3. *Акиенцев Е.В.* Особенности биологии проростков купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) в условиях Южного Урала // Сб. науч. тр. студентов и аспирантов естественно-технологического факультета ЧГПУ. – Челябинск: ЧГПУ, 2002а. – С. 3-6.
4. *Акиенцев Е.В.* Онтогенез купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2002б. – Т. 3. – С. 190-195.
5. *Акиенцев Е.В.* Распределение элементов ценопопуляции купальницы европейской в ряду некоторых экологических факторов // Современные аспекты экологии и экологического образования. – Казань, 2005. – С. 79-81.
6. *Алябьева Е.А., Воскресенская О.Л.* Эколого-физиологические особенности популяций гигрофитов // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 173-174.
7. *Антонова И.С., Азова О.В.* Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. – 1999. – Т. 84, № 3. – С. 10-32.
8. *Антонова И.С., Лагунова Н.Г.* О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 49-59.
9. *Антонова Л.А.* Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления. – 1976. – Вып. 2. – С. 30-62.
10. *Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П.* Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2000. – 496 с.
11. *Бакулина Э.В.* Эндогенные ритмы роста растений // Биология растений Среднего Поволжья. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1981. – С. 3-33.
12. *Баранова О.Г., Рогова Т.В., Бакин О.В.* Флористические находки в республике Татарстан. Россия. // Бот. журн. – 2000. – Т. 85, № 4. – С. 148-152.
13. *Барыкина Р.П., Гуленкова М.А.* Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюл. МОИМ. Отд. биол. – 1983. – Т. 84, Вып. 4. – С. 114-124.
14. *Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 154 с.
15. *Белозерский А.Н., Проскуряков Н.И.* Практическое руководство по биохимии растений. – М., 1951. – 216 с.
16. *Бельгард А.Л.* Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-ть, 1971. – 336 с.
17. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология: особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
18. *Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению:* Материалы конференций БИН РАН и ЗИН РАН. – СПб, 1992. – 222 с.

19. *Биометрия* / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, Н.Н. Хромов-Борисов. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. – 264 с.
20. *Биоморфология растений: иллюстрированный словарь*. Учеб. пособ. / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – М.: 2002. – 240 с.
21. *Борисова И.В., Попова Г.А.* Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. – 1990. – Т. 75, № 10. – С. 1420-1426.
22. *Борисова Н.А.* К определению возраста и скорости роста зарослей ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) // Вопросы фармакогнозии. – 1967. – Т. 21, Вып. 4. – С. 123.
23. *Булыгин Н.Е.* Дендрология. Фенологические наблюдения над листовыми древесными растениями. – Л.: ЛТА, 1979. – 96 с.
24. *Быченко Т.М.* Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // Бюлл. глав. бот. сада. – 1997. – Вып. 175. – С. 80–82.
25. *Быченко Т.М.* Методика изучения ценопопуляций редких и исчезающих видов растений Прибайкалья: учеб. пособие. – Иркутск: ИГПУ, 2002. – 91 с.
26. *Быченко Т.М., Березина О.Л.* Исследование пространственной структуры ценопопуляций орхидных Южного Прибайкалья // Материалы VII Всесоюзного популяционного семинара. Методы популяционной биологии. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – С. 153-156.
27. *Быченко Т.М., Воронина М.В.* Изучение консортивных связей орхидных Южного Прибайкалья на нарушенных территориях // Сб. материалов Всероссийской науч. конференции «Принципы и способы биоразнообразия». – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – С. 194-196.
28. *Вальтер Г.* Общая геоботаника. – М.: Мир, 1968. – 260 с.
29. *Василевич В.И.* Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. – СПб.: Зоологический институт РАН, 1992. – С. 34-41.
30. *Васильева Л.Н., Абрамов Н.В.* Материалы к флоре Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. – Йошкар-Ола, 1981. – С. 22-44.
31. *Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В.* Некоторые особенности биологии и динамика численности ценопопуляций двух видов рода *Platanthera* // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1988. – Т. 93, Вып. 3. – С. 87-92.
32. *Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К.* Орхидеи нашей страны. – М.: Наука, 1991. – 221 с.
33. *Вейцман Л.Н.* Наследование окраски оперения у цесарок сибирской популяции // Генетика. – 1972. – № 98. – С. 166-167.
34. *Вейцман Л.Н.* О появлении и происхождении белых цесарок в СССР // Генетика. – 1966. – № 8. – С. 136-139.

35. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. – 2001. – № 3. – С. 197-202.
36. Войтенко В.Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосемянных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. – 1989. – Т. 74, № 3. – С. 281-197.
37. Войтенко В.Ф. Формы гетерокарпии в семействе *Brassicaceae* Wurm. и их эволюционная оценка // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 10. – С. 1428-1439.
38. Воробьев Н.И. Озера Козьмодемьянского кантона Марийской Автономной области. – Казань, 1926. – Т.51, Вып. 3. – С. 21-26.
39. Воронин Н.С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. – М.: Просвещение, 1972. – 160 с.
40. Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Ученые записки Калужского государственного педагогического института (естественный факультет). – Калуга, 1964. – Вып. 13. – С. 3-179.
41. Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. – 1978. – № 4. – С. 555-562.
42. Воскресенская О.Л., Сарбаева Е.В. Эколого-физиологические адаптации туи западной (*Thuja occidentalis* L.) в городских условиях. – Йошкар-Ола, 2006. – 130 с.
43. Воскресенская О.Л., Скочилова Е.А., Копылова Т.И., Алябышева Е.А., Сарбаева Е.В. Организм и среда: факториальная экология: Учеб. пособ. – Йошкар-Ола, 2005. – 175 с.
44. Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Копылова Т.И., Сарбаева Е.В., Баранова А.Н. Экология города Йошкар-Олы: Учеб. пос. – Йошкар-Ола, 2004. – 200 с.
45. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. – М.: Наука, 2004. – Т. 1. – 479 с.; Т. 2. – 489 с.
46. Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 1994. – 364 с.
47. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1974. – Т. 74, Вып. 1. – С. 100-112.
48. Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 18-19.
49. Гатцук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 6. – С. 1-4.
50. Готов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. I. – Йошкар-Ола, 1998. – С. 146-149.

51. Глотов Н.В., Жукова Л.А. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений // Экология популяций: структура и динамика – 1995. – Ч. 1. – С. 203-215.
52. Головки Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). – Спб.: Наука, 1999. – 204 с.
53. Гордягин А.Я. Несколько ботанических данных о семенах лебеды // Дневник общества врачей при Казанском университете. – 1892. – С. 11-34.
54. Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл в 1998 году. – Йошкар-Ола, 1999. – 190 с.
55. Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1964. – 528 с.
56. Громов А. М., Гусева Н. К. Наследование окраски оперения у цесарок при гомогибридизации // Птицеводство. – 1974. – № 2. – С. 39-42.
57. Грошева Н.П., Воскресенская О.Л. Физиологические аспекты изучения популяций растений // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола, 1998. – С. 212-214.
58. Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Жукова Л.А. Особенности роста амаранта багряного в посадках разной плотности // Труды I Всеросс. конфер. по ботанич. ресурсоведению. – СПб, 1996. – С. 121-122.
59. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М.: Прометей, 1989. – 106 с.
60. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. I. – М., 1980. – 112 с.; Ч. II. – 1983а. – 98 с.; Ч. III. – 1983б. – 80 с.; 1997. – 141 с.
61. Динамика ценопопуляций. – М., 1985. – 206 с.
62. Доброхотов Н.В. Семена сорных растений. – М.: Изд-во с./х. лит-ры, журналов и плакатов, 1961. – 414 с.
63. Дробот В.И. Состояние популяций водяного ореха *Trapa natans* L.s.l. и некоторые итоги его расселения в республике Марий Эл // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства: Материалы науч. конф., посвященной 75-летию ВНИОЗ им. проф. Б.М. Житкова (27-28 мая 1997 г.). – Киров, 1997. – С. 22-24.
64. Дробот В.И. Проблемы охраны редких видов флоры в системе особо охраняемых природных территорий Республики Марий Эл // Труды Междунар. форума по пробл. науки, техники и образования / Под ред. В.П. Савиных, В.В. Вишневого. – М., 1998. – С. 113-114.
65. Дробот В.И. Лимнологические исследования озера Нужъяр // Третьи Вавиловские чтения: Социум в преддверии XXI века: Итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего: Материалы постоянно действующей Всерос. междисцип. науч. конф. – Йошкар-Ола, 1999. – Ч. 2. – С. 299-307.
66. Дробот В.И. К экологической характеристике озера Лисичкино // Четвертые Вавиловские чтения. Диалог науки и практики в поисках новой парадигмы общественного развития России в новом тысячелетии: Материалы постоянно действующей Всерос. междисцип. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2000. – Ч. 3. – С. 76-82.
67. Дробот В.И. К характеристике экологического состояния охраняемых водных объектов Республики Марий Эл // Проблемы изучения и охраны био-

разнообразия и природных ландшафтов Европы: Сб. материалов Междунар. симпозиума. – Пенза, 2001. – С. 222 – 224.

68. *Дробот В.И.* Роль Особо охраняемых природных территорий Республики Марий Эл в сохранении биоразнообразия флоры и фауны Среднего Поволжья // Роль Особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия и социальном развитии регионов: Материалы II республ. научно-практической конф. 23-24 мая 2002 г. – Казань: Отечество, 2003. – С. 91-95.

69. *Дробот В.И., Головенкин Ю.А.* Лимнологические исследования озера Карасьяр // Третьи Вавиловские чтения: Социум в преддверии XXI века: Итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего: Материалы постоянно действующей Всерос. междисциплинарной. науч. конф. – Йошкар-Ола, 1999. – Ч. 2. – С. 292-299.

70. *Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. – Л.: Наука, 1984. – 176 с.

71. *Европейский список критериев и наиболее подходящих количественных индикаторов:* Конференция министров по вопросам сохранения лесов в Европе. 16-17 июня 1993 г. Хельсинки. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1995. – 19 с.

72. *Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалина Л.В.* Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – Т. 97, Вып. 2. – С. 81-89.

73. *Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., Браславская Т.Ю., Романовский А.М., Рубашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П.* Биогеоэкологический покров Неруссо-Деснянского полейса: механизмы поддержания биологического разнообразия. / Под ред. О.В. Смирновой. – Брянск, 1999. – 176 с.

74. *Елагин И.Н.* Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. – Красноярск, 1975. – С. 3-20.

75. *Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Влияние установки стогов на растительность пойменного луга // Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия. – М., 2003. – С. 283-298.

76. *Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Зависимость состава, структуры и продуктивности пойменного луга от экологических и антропогенных факторов // Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия. – М., 2002. – С. 250-264.

77. *Ермакова И.М.* Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. II. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1983. – С. 41-51.

78. *Ермакова И.М.* Онтогенез кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – С. 160 – 167.

79. *Ермакова И.М.* Поведение кровохлебки лекарственной на лугу и в посеве // Бюл. МОИП. отд. биол. – 1994. – Т. 99, Вып. 1. – С. 67-79.

80. *Ермакова И.М., Жукова Л.А.* Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах // Динамика ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1985. – С. 110-126.

81. *Ермакова И.М., Жукова Л.А.* Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах // Динамика ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1985. – С. 110-126.
82. *Ермакова И.М., Зайцева Т.А.* Кровохлебка лекарственная // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1993. – Вып. 9. – С. 39-70.
83. *Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Механизмы устойчивости ценопопуляций луговых растений // Проблемы устойчивости биологических систем. – М.: Наука, 1992. – С. 59- 68.
84. *Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Подходы к определению жизненных форм луговых растений при составлении спектра жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. материалов II Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2006. – С. 31-32.
85. *Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* Сукцессионные процессы на пойменных лугах при стоговании // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98. Вып. 5. – С. 88-99.
86. *Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Тарасенко Т.Э., Скворцова Е.С.* Влияние хозяйственного использования на структуру травостоя и урожай пойменного луга // Тр. междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. – М., 2001. – С. 60-62.
87. *Ермакова К.М.* Метод многобалльной оценки жизненности особей и его применение для характеристики ценопопуляций: Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. – М., 1987. – С. 24-36.
88. *Животовский А.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3-7.
89. *Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты* / Под ред. М. Сулей. – М.: Мир, 1989. – 224 с.
90. *Жизнь популяций в гетерогенной среде* / Под ред. Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий-Эл, 1998. – Кн. 1. – 305 с.
91. *Жиляев Г.Г.* Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе овсяницы приземистой // Бот. журн. – 1984. – Т. 69, № 4. – С. 506-511.
92. *Жиляев Г.Г.* Генеративное размножение белоуса торчащего в фитоценозах Черногорья // Экология. – 1985. – № 3. – С. 83-85.
93. *Жиляев Г.Г.* Ценопопуляции *Nardus stricta* L. в растительных сообществах Карпат // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1982. – С. 96-98.
94. *Жиляев Г.Г.* Формирование популяционных границ энтомофильных растений в связи с опылением // Журн. общ. биологии. – 1989. – Т. 50, № 5. – С. 646-655.
95. *Жиляев Г.Г.* Пространственная структура как фактор устойчивости популяций растений при антропогенных воздействиях // Тез. Всес. шк. «Проблемы устойчивости биологических систем» (Севастополь, 15-20 окт. 1990). – Харьков: Выща шк., 1990. – С. 239-242.

96. *Жиляев Г.Г.* Жизнеспособность популяций растений / Отв. ред. К.А. Машиновский. – Львов, 2005. – 304 с.
97. *Жукова Л.А.* Особенности возрастных изменений луговика дернистого // Морфогенез растений. – Т. 2. – М., 1961. – С. 121-125.
98. *Жукова Л.А.* Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, № 4. – С. 525-540.
99. *Жукова Л.А.* Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 104 – 114.
100. *Жукова Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 9-19.
101. *Жукова Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений. Дис. ... док. биол. наук. – Новосибирск, 1988а. – 667 с.
102. *Жукова Л.А.* Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. – Новосибирск, 1988б. – 32 с.
103. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995а. – 224 с.
104. *Жукова Л.А.* Морфологическая поливариантность развития травянистых растений // Актуальные вопросы экологической морфологии растений / Под ред. А.Г. Еленевского. – М.: Прометей, 1995б. – С. 77-83.
105. *Жукова Л.А.* К 100-летию выдающегося ботаника // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 3-6.
106. *Жукова Л.А.* Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169-176.
107. *Жукова Л.А.* Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Т. 3. – С. 7-17.
108. *Жукова Л.А.* Биоразнообразие растений и популяционная морфология // Конструкционные единицы в морфологии растений: Материалы X школы по теоретической морфологии растений. – Киров, 2004а. – С. 45-52.
109. *Жукова Л.А.* Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценологических групп / Ред. О.В.Смирнова // Восточно-Европейские леса: История в голоцене и современность. М., Наука, 2004б. – С. 256-270.
110. *Жукова Л.А., Шейпак О.А.* Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого // Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях. – М., 1985. – С. 3-25.
111. *Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г., и др.* Программа и методические подходы популяционного мониторинга у растений // Биол. науки. – 1989. – № 12. – С. 65-75.
112. *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, №4. – С. 450-461.
113. *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.

114. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Смирнова О.В., Торопова Н.А., Евстигнеев О.И. Методические указания к спецкурсу «Популяционная экология растений». – Йошкар-Ола, 1994. – 28 с.
115. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100, Вып. 3. – С. 95-101.
116. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я. и др. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. – 1996. – № 6. – С. 445-453.
117. Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П. Морфологические и физиолого-биохимические особенности онтогенеза календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) в посевах разной плотности // Экология. – 1996. – № 2. – С. 104-110.
118. Жукова Л.А., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ившин Н.В., Пигулевская Т.К. Онтогенез подорожника большого // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С. 118-133.
119. Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Минина О.В., Теленкова Е.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А. Онтогенез валерианы лекарственной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С. 115-117.
120. Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Лошкарникова Р.С., Мамаева Е.Л. Онтогенез календулы лекарственной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С. 69-73.
121. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов у особей *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) // Ботан. журн. – 1999. – Т. 84, № 12. – С. 80-86.
122. Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Женихова Р.Ф. Онтогенез амаранта багряного // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 68-73.
123. Жукова Л.А., Князева И.В., Пигулевская Т.К. Онтогенез подорожника среднего // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т.2. – С. 144-153.
124. Жукова Л.А., Глотов Н.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. – 2001. – № 6. – С. 455-461.
125. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Значение трудов Т.И. Серебряковой для развития морфологии растений к 80-летию со дня рождения // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Т. 3. – С. 5-6.
126. Жукова Л.А., Акшенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А. Пространственная структура растений разных биоморф // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С. 248-251.

127. *Забиякин В.А.* Создание популяции аутосексных волжских белых цесарок // Доклады РАСХН. – 2003. – № 5. – С. 51-54.
128. *Забиякин В.А., Козикова М.О.* Наследование окраски пера цесарок // Конференция по птицеводству. – Зеленоград, 2003. – С. 51-53.
129. *Закс Л.* Статистическое оценивание. – М.: Статистика, 1976. – 598 с.
130. *Заугольнова Л.Б.* Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Авт. дисс. ... докт. биол. наук. – С-Пб, 1994. – 70 с.
131. *Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.* Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // *Общ. биология.* – 1978. – Т. 39, № 6. – С. 849-458.
132. *Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И.* Особенности популяционной жизни растений // *Популяционные проблемы в биогеоценологии.* – М.: Наука, 1988. – С. 24-59.
133. *Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С.* Мониторинг фитоценопопуляций // *Успехи современной биологии.* – 1993. – Т. 113. Вып. 4. – С. 402-414.
134. *Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г.* Опыт разработки и использования базы данных в лесной фитоценологии // *Лесоведение.* – 1996, № 1. – С. 76-83.
135. *Злобин Ю.А.* К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus L* // *Бот. журн.* – 1961а. – Т. 43, № 3. – С. 414-419.
136. *Злобин Ю.А.* К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus L*. // *Бот. журн.* – 1961б. – Т. 46, № 3. – С. 414-419.
137. *Злобин Ю.А.* Популяционное и ценотическое регулирование репродукции // Там же. – С. 428-432.
138. *Злобин Ю.А.* Ценотические популяции растений. – Владивосток, 1984. – 51 с.
139. *Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань, 1989а. – 146 с.
140. *Злобин Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // *Бот. журн.* – 1989б. – Т. 74, № 6. – С. 769-784.
141. *Злобин Ю.А.* Структура фитопопуляций // *Успехи совр. биол.* – 1996. – Т. 116, Вып. 2. – С. 133-146.
142. *Злобин Ю.А.* Репродуктивное усилие // *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция Системы репродукции.* – СПб: «Мир и семья», 2000. – Т. 3. – С. 247-251.
143. *Иванова Т.В.* Структура почвенных банков семян луговых фитоценозов в поймах средней и малых рек Республики Марий Эл: Дис. ... канд. биол. наук, Сыктывкар, 2004. – 209 с.
144. *Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций* / Под ред. Т.И. Серебряковой и др. – М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. – 74 с.
145. *Исаев А.А., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М.* Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // *Лесоведение.* – 2005. – № 1. – С. 3-12.

146. *Истомина И.И., Богомолова Н.Н.* Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т. 96, Вып. 4. – С. 95-101.
147. *Карев Г.П., Скоморовский Ю.И.* Моделирование динамики одновидовых древостоев // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 4. – С. 403-417.
148. *Катенин А.Е.* Геоботанические исследования на Чукотке. 1. Растительность среднего течения реки Амгуэмы // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 11. – С. 1583-1595.
149. *Киселева К.В.* Ель европейская // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. – С. 4-27.
150. *Клишкова Г.Ю.* Заметки о систематике вероник секции *Beccabunga* (Hill.) Griseb. (*Veronica* L. Scrophulariaceae) Нижнего Поволжья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98, Вып. 4. – С. 112-119.
151. *Ключникова Н.М., Марков М.В.* Гетерокарпия и некоторые другие особенности популяционной биологии двух видов рода *Bidens* (Asteraceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Вып. 1. – С. 80-91.
152. *Книзе А., Романюк Б.* О двух точках зрения на российский лес и лесное хозяйство // Устойчивое лесопользование. – 2004. – № 3(5). – С. 2-7.
153. *Коган З. М.* Признаки экстерьера и интерьера у кур. – Новосибирск: Наука, 1979. – 296 с.
154. *Кожевникова Н.Д.* Биология и экология тьянь-шанской ели (ценопопуляционный анализ). – Фрунзе: Илим, 1982. – 240 с.
155. *Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В.* Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня. – Фрунзе, 1971. – 211 с.
156. *Комаров А.С.* Математическое моделирование ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии растений / Л.А.Жукова, Л.Б.Заугольнова, А.С.Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 188 с.
157. *Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 7-20.
158. *Коротков В.Н., Паленова М.М., Чумаченко С.И., Старостенко Д.А., Лебедева Ю.Г., Нестеренко Ю.Л.* Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: разработка алгоритмов лесохозяйственных мероприятий // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр. – М.: МГУЛ, 2001. – Вып 314. – С. 146-163.
159. *Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения* / Под ред. А.М.Зарубина. – Иркутск, 2001. – 200 с.
160. *Красная книга Республики Марий Эл: Редкие и нуждающиеся в охране растения марийской флоры* / Сост. Н.В.Абрамов; Под ред. В.Н.Тихомирова. – Йошкар-Ола: Мар. кн. изд., 1997. – С. 14.
161. *Красная Книга Республики Татарстан.* – Казань: Природа, 1995. – 452 с.
162. *Красная Книга РСФСР* / Под ред. Л.В. Аверьянова. – М., 1988. – 590 с.

163. *Критерии и индикаторы для сохранения и устойчивого управления умеренных и бореальных лесов.* Монреальский процесс. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1995. – 25 с.
164. *Критерии и индикаторы устойчивого управления лесами Российской Федерации.* – М.: ВНИИЦлесресурс, 1998. – 25 с.
165. *Кропотова И.И.* Эколого-ценотическая характеристика ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) в различных условиях произрастания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1970. – 18 с.
166. *Крылова И.Л.* Ландыш майский // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – Вып. 1. – С. 21-33.
167. *Крылова И.Л.* О фитоценотическом оптимуме некоторых видов растений // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. – М.: Наука, 1983. – С. 121-134.
168. *Кузнецова Т.В.* К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 7. – С. 1-11.
169. *Лебедев В. П.* Онтогенез и структура ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых сорных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1984. – 15 с.
170. *Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А.* Биоразнообразие и методы его оценки: Учебное пособие. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1999. – 95 с.
171. *Левина Р.Е.* Морфология и экология плодов. – Л.: Наука, 1987. – 159 с.
172. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений: (обзор пробл.). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
173. *Левина Р.Е.* Способы распространения плодов семян. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. – 358 с.
174. *Любарский Е.А.* Вегетативные однолетники // Успехи экол. морфологии растений. – М., 1994. – С. 10-11.
175. *Любарский Е.Л.* К изучению экологии и взаимоотношений некоторых длиннокорневищных растений сосняков // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. – С. 290-312.
176. *Любарский Е.Л., Полуянова В. И.* К исследованию неоднородности ценопопуляций наземно-ползучих растений // Биол. науки. – 1974. – № 2. – С. 61-65.
177. *Любарский Е.Л., Полуянова В.И.* Структура ценопопуляций вегетивно-подвижных растений. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1984. – 157 с.
178. *Ляквичюс А.А.* Развитие флористических исследований в Литве // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. – Л., 1987. – С. 200-203.
179. *Ляшук А.И.* Анатомическое изменение зародыша *Fraxinus axcelior* L. в процессе стратификации // Бот. журн. – 1971. – Т. 56, № 11. – С. 1689-1993.
180. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны восточной Сибири // Биология и продук-

тивность растительного покрова Северо-Востока. – Владивосток, 1976. – С. 3-48.

181. Мазуренко М.Т., Хохлаков А.П. Классы метамеров деревьев // Журн. общей биол. – 1991. – Т. 52, № 3. – С. 409-421.

182. Малиновский К.А. Задачи и методы изучения динамики популяций растений // Динамика популяций травянистых растений. – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 3-9.

183. Малиновский К.А., Царик И.В., Жилев Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 5-12.

184. Малиновский К.А., Царик И.В., Коржинский Я.В. и др. Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногорье. – Киев, 1984. – 208 с.

185. Мальшев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботан. журн. – 1973. – Т. 58, № 11. – С. 1581-1588.

186. Марина Л.В. Внутриландшафтная активность видов флоры Висимского заповедника (Средний Урал) // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Материалы V рабочего совещ. по сравнительной флористике (Ижевск, сент. 1998 г.). – СПб.: БИН РАН, 2000. – С. 263-274.

187. Марков М.В. О биологии прорастания семян ярутки полевой (*Thlaspi arvense* L.) // Вопросы биологии семенного размножения. – Ульяновск, 1974. – С. 139-152.

188. Марков М.В. Популяционный состав зимующих однолетников и его динамика в разных агрофитоценозах // Проблемы агрогеоботаники. – Ижевск, 1980. – С. 57-67.

189. Марков М. В. Популяционная биология растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. – 108 с.

190. Марков М.В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1992. – 35 с.

191. Марков М.В. Жизнеспособные семена и их роль в популяциях малолетних растений // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 11-17.

192. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 6-17.

193. Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. – М.: Наука, 1990. – 160 с.

194. Маслов А.А. Оценка видового и экосистемного биоразнообразия лесов путем анализа синтаксонов разных уровней // Биологическое разнообразие лесных экосистем. – М.: Международный институт леса, 1995. – С. 59-61.

195. Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл, численность и. возрастной состав популяции тимофеевки луговой и тимофеевки степной равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1975. – 25 с.

196. Матвеев Н.М., Филиппова К.Н., Демина О.Е. Систематический и экологический анализ флоры Красносамарского лесного массива в зоне настоящих

степей // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. – Самара: Самарский университет, 1995. – С. 41-71.

197. *Мейер К.И.* Морфогения высших растений. – М., Изд-во Московского ун-та, 1958. – 253 с.

198. *Методы популяционной биологии*: Сб. матер. VII Всерос. популяционного семинара. – Сыктывкар: Изд-во ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН, 2004. – Ч. 1. – 227 с.

199. *Минин А.А.* Изменения в сроках наступления некоторых фенологических явлений у деревьев на Русской равнине за последние 30 лет // Ботан. журн. – 1998. – Т. 83, № 6. – С. 73-78.

200. *Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 137 с.

201. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

202. *Михайлова Н.В., Богданова Н.Е., Михайлов А. В.* Скорость освоения территории неморальными видами трав (модельный подход) // Бюллетень МОИП. Сер. Биологическая. – 1996.

203. *Мониторинг биоразнообразия*. – М.: Наука, 1997. – 375 с.

204. *Муравьева А.С., Иванов И.Ф., Филиппова Е.А.* Особенности водного режима, газообмена и мезоструктуры амаранта багряного в условиях Татарии // Возделывание и использование амаранта в СССР. – Казань: КГУ, 1991. – С. 143-154.

205. *Мусина Л.С.* Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81, Вып. 6. – С. 123-132.

206. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 184 с.

207. *Налимова Н.В.* Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких видов растений ГПЗ «Присурский»: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / МарГУ; Науч. рук. проф. Л.А.Жукова. – Йошкар-Ола, 2003. – 337 с.

208. *Налимова Н.В.* Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких видов растений ГПЗ «Присурский»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2003. – 23 с.

209. *Наставления по рубкам ухода в равнинных лесах Европейской части Российской Федерации*. Приказ Рослесхоза от 29.12.1993 г. № 347.

210. *Национальный доклад* Российской Федерации по критериям и индикаторам сохранения и устойчивого управления умеренными и бореальными лесами (Монреальский процесс). – М.: ВНИИЛМ, 2003. – 84 с.

211. *Николаева М.Г.* Особенности прорастания семян в зависимости от филогенетического положения и эколого-географических условий их обитания // Физиол. раст. – 1999. – Т. 46, № 3.

212. *Николаева М.Г., Воробьева Н.С.* Биология семян ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) различного географического происхождения // Бот. журн. – 1978. – Т. 63, № 8. – С. 1158-1167.

213. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. Биология семян. – Спб., 1999. – 232 с.
214. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.И. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.
215. Новоселова Л.В. Генетические ресурсы и репродуктивная биология одностолбчатых видов рода люцерны (*Medicago* L., Fabaceae): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Пермь, 2005. – 46 с.
216. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний / А.С. Комаров, Л.Г. Ханина, Е.В. Зубкова и др. // Биол. науки. – 1991. – № 8. – С. 45-51.
217. Обручева Н.В. Физиологические закономерности прорастания семян // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества. Т. 2. – Барнаул: Изд-во АзБука, 2003. – С. 248-249.
218. Онипченко В.Г. Экспериментальное изучение фитоценозов альпийских лишайниковых пустошей // Доклады МОИП. Зоология и ботаника. – М., 1984. – С. 78-80.
219. Онипченко В.Г. К 100-летию со дня рождения Т.А. Работнова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Т. IV. – С. 5-13.
220. Онипченко В.Г., Комаров А.С. Длительность жизни и динамика популяций растений в высокогорьях: опыт оценки на примере трех альпийских видов северо-западного Кавказа // Журн. общ. биол. – 1997. – Т. 58, № 6. – С. 64-75.
221. Онитенко В.Г. Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на Северном Кавказе // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1983. – Т. 88, Вып. 5. – С. 106-114.
222. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / Отв. ред. А.А. Уранов. – М., 1967. – 155 с.
223. Онтогенетический атлас лекарственных растений / Отв. ред. Л.А. Жукова. Т. 1. – Йошкар-Ола, 1997 – 239 с.
224. Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособ. / Отв. ред. Л.А. Жукова. Т. 2. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – 267 с.
225. Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособ. / Отв. ред. Л.А. Жукова. Т. 3. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – 284 с.
226. Онтогенетический атлас лекарственных растений: Науч. издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. Т. 4. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – 239 с.
227. Османова Г.О. Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. // VI Международная конференция по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 165-168.
228. Османова Г.О. Структура и динамика ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. в Республике Марий Эл: Дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2000. – 219 с.
229. Основные положения по рубкам главного пользования в лесах Российской Федерации. – М., 1994. – 27 с.

230. *Основные положения по рубкам ухода в лесах России.* – М., 1993. – 64 с.
231. *Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России* / Под ред. Л.Б. Заугольной. – М.: Научный мир, 2000. – 196 с.
232. *Паленова М.М.* Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1993. – 16 с.
233. *Паленова М.М., Коротков В.Н., Чумаченко С.И.* Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: оценка изменения биоразнообразия и экологических характеристик лесного фонда // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр. Вып. 314 (ФЦП «Интеграция»). – М.: МГУЛ, 2001. – С. 164-174.
234. *Паспорт № 019 о качестве D-глюкозамина гидрохлорид – субстанция. ООО «НТЦ ЭКОБИОТЕК – МУРМАНСК».* – Мурманск, 2003.
235. *Перебора Е.А.* Орхидные северо-западного Кавказа. – М.: Наука, 2000. – 252 с.
236. *Пигулевская Т.К., Князева И.В., Глушкова Е.В.* Фракционный состав белка вегетативных и генеративных органов *Plantago major* ssp. *major* и *Plantago major* ssp. *pleo-sperma* // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола, 1998. – С. 285-287.
237. *Покровская Т.М.* Онторморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов // Проблемы экологической морфологии растений. – М., 1976. – С. 156-166.
238. *Полевой экологический практикум* / Под ред. Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Ч. 1. – 112 с.
239. *Полушина А.В., Шарнина Ф.Ф., Ившина Т.Н.* Получение солянокислого D-глюкозамина из технического хитина // Проблемы теор. и эксперим. химии: Сб. тез. докл. XIV Рос. студ. конф. – Екатеринбург, 2004. – С. 293.
240. *Полянская Т.А.* Популяционное разнообразие и ритмы сезонного развития компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ национального парка «Марий Чодра»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Йошкар-Ола, 2001. – 22 с.
241. *Полянская Т.А.* Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ НП «Марий Чодра»: дис. ... канд. биол. наук. – Йошкар-Ола, 2001. – 290 с.
242. *Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В.* Онтотгенез черники обыкновенной // Онтотгенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2000. – С. 51-60.
243. *Пономарева И.Н.* Экология растений с основами биогеоценологии. – М., 1978. – 207 с.
244. *Популяция, сообщество, эволюция:* Матер. V Всерос. семинара. – Казань: ЗАО «Новое знание», 2001. Ч. 1. – 273 с.
245. *Пошкурлат А.П.* Стрение и развитие дерковины чия // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина. – М., 1941. – Т. 30, Вып. 1. – С. 101-151.

246. *Пошкурлат Н.П.* Горичвет: систематика, распространение, биология. – М.: Наука, 2000. – 199 с.
247. *Практикум по минеральному питанию и водному обмену растений / С.С. Медведев, Н.Г. Осмоловская, А.Ю. Батов и др / Под ред. В.В. Полевого, А.Ю. Батова.* – СПб: Изд-во С.-Петрербург. ун-та, 1996. – 164 с.
248. *Принципы и способы сохранения биоразнообразия:* Матер. Всерос. научн. конф. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та, 2004. – 292 с.
249. *Прозоровский А.В.* Изучение биоценологических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Сов. ботан. – 1940. – № 5-6. – С. 302-316.
250. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР: сер. 3. «Геоботаника». – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 7-204.
251. *Работнов Т.А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М, 1982. – С. 35-39.
252. *Работнов Т.А.* Основные вопросы изучения мерофитоценопопуляций // Бюл. МОИП. Отд. биол. –1992. – Т. 97, Вып. 3. – С. 109-110.
253. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М., 1978. – 384 с.
254. *Работнов Т.А.* Фитоценология. – М., 1983. – 340 с.
255. *Разумовский Ю.В.* Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 151-160.
256. *Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М., 1938. – 620 с.
257. *Раменский Л.Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избранные работы. – Л.: Наука, 1971. – 334 с.
258. *Растительность европейской части СССР.* – Л.: Наука, 1980. – 431 с.
259. *Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. – М.: Наука, 1991. – 538 с.
260. *Ричардс П.У.* Тропический дождевой лес. – М.: ИЛ, 1961. – 447 с.
261. *Рогова Т.В., Белоногов В.А., Байбаков Э.И.* Общая экология: Мет. пособ. – Казань: КГУ, 2000. – 47 с.
262. *Рогова Т.В., Соболева Л.С., Фардеева М.Б.* Изменение ценопопуляций ландыша майского в условиях антропогенного воздействия // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С. 158-163.
263. *Ройтер Л.С., Громов А. М.* Цесарки. – М.: Россельхозиздат, 1975. – 35 с.
264. *Романовский А. М.* Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. – 2001. – № 8. – С. 72-85.
265. *Рысин Л.П.* Концепция биоразнообразия лесных экосистем и лесная типология // Биологическое разнообразие лесных экосистем. – М.: Международный институт леса, 1995. – С. 40-43.
266. *Рысин Л.П., Рысина Г.П.* Дуб обыкновенный // Биологическая флора Московской области, 1990. – Вып. 8. – С. 102-130.
267. *Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. – М., 1963. – 196 с.

268. *Савиных Н.П.* Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2000. – 32 с.

269. *Савиных Н.П.* Модули у растений // Международная конференция по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14-18/X 2002 г.). – СПб, 2002б. – С. 95-96.

270. *Савиных Н.П.* О жизненных формах водных растений // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике (п. Борок, 8-12 апреля 2003 г.). – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 39-48.

271. *Савиных Н.П.* О модульной организации *Veronica L.* // Материалы X Моск. совещания по филогении растений. – М., 1999. – С. 144-147.

272. *Савиных Н.П.* Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84, Вып. 3. – С. 92-105.

273. *Савиных Н.П.* Поливариантность особей в составе ценопопуляций веронки ключевой – *Veronica anagallis-aquatica L.* // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тезисы докл. V научн. конф. памяти проф. А. А. Уранова (16-19/ IX – 1996). – Кострома, 1996. – С. 159-160.

274. *Савиных Н.П.* Ресурсы продуцентов, природопользование и охрана природы // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28-31.V.2002). – Киров, 2002. – С. 89-91.

275. *Савиных Н.П.* Поливариантность особей и ее эволюционное значение // Методы популяционной биологии: Сб. материалов докладов V11 Всероссийского популяционного семинара (Сыктывкар, 16-21 февраля 2004 г.). – Сыктывкар, 2004. – Ч. 1. – С. 186-187.

276. *Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л.* Онтогенез туи западной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Т. 3. – С. 25-28.

277. *Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л.* Некоторые особенности популяций туи западной в городских условиях // Популяция в пространстве и времени: Сб. материалов VIII Всеросс. популяционного семинара. – Нижний Новгород, 2005. – С. 370-372.

278. *Сенников А.Н.* Новые данные о распространении *V. vindbonensis* (Scrophulariaceae) на территории бывшего СССР // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 5. – С. 15-18.

279. *Сергеев А.Е.* Белоус и его роль в смене луговых ассоциаций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1953. – 16 с.

280. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.

281. *Серебряков И.Г.* О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Ученые записки Моск. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. – 1954. – Т. 37. – С. 3-20.

282. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.

283. *Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. – Т.3. – С. 164-205.
284. *Серебряков И.Г.* Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Бот. журн. – 1966. – Т. 55, №7. – С. 923-938.
285. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
286. *Серебрякова Т.И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. – 359 с.
287. *Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: Изд. ВИНТИ, 1972. – С. 84-169.
288. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП, Отд. биол. – 1977. – Т. 82, Вып. 5. – С. 112-128.
289. *Серебрякова Т.И.* О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. – 1983. – Т.44, № 5. – С. 579-593.
290. *Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Пигулевская Т.К.* Онтогенез чистотела большого // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – Т. 1. – С. 89-95.
291. *Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К., Жукова Л.А.* Морфологическая и физиологическая оценка онтогенеза *Chelidonium majus* L. // Бот. журн. – 2000. – Т. 85. – № 10. – С. 55-61.
292. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.
293. *Смирнова О.В.* Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биологии. – 1998. – № 2. – С. 25-39.
294. *Смирнова О.В., Торопова Н.А.* О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений // Возрастной состав ценопопуляций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М., 1974. – С. 56-69.
295. *Смирнова О. В., Черемушкина В.А.* Род хохлатка // Биол. флора Моск. обл. – 1975. – Вып. 2. – С. 48-72.
296. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биологии. – 1993. – Т. 54, № 4. – С. 438-448.
297. *Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Турубанова С.А.* Восточно-европейская тайга: современное состояние и генезис // Популяция, общество, эволюция. Ч. 2. – Казань: ЗАО Новое издание, 2002. – С. 211-227.
298. *Снаговская М.С.* Возрастные состояния желтой люцерны // Уч.зап. МГПИ им. Ленина (химия, ботаника, зоология и гистология). – М., 1965. – № 212. – С. 46-57.
299. *Соловьева Л.Е., Абрамов Н.В.* Водяной орех, чилим (*Trapa natans* L.s.l.) в Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1981. – С. 142-148.

300. *Состояние лесов Европы, 2003*. Доклад на конференции министров по защите лесов в Европе (МКЗЛЕ) // Лесохозяйственная информация. – 2003. – № 8. – С. 41-52.
301. *Сохранение биологического разнообразия*: Материалы к международной конференции «Изучение и сохранение разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии» (Москва, 21-23 апреля 1999 г.). – М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 1999. – 72 с.
302. *Сочава В.Б.* Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. – Л.: Наука, 1972. – С. 3-17.
303. *Старостенкова М.М.* Материалы к изучению жизненного цикла ветреницы лютичной и ветреницы дубравной // Учен. зап. Моск. заоч. пед. ин-та. – 1971. – Вып. 29. – С. 51-59.
304. *Строна И.Г.* К вопросу о разнокачественности семян и методах ее оценки // Вопросы растениеводства. Труды Укр. НИИ растениеводства, генетики и селекции. – Киев, 1962. – № 7. – С. 5-12.
305. *Суетина Ю.Г.* Изменения эпифитной лишайной флоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Йошкар-Ола, 1999. – 26 с.
306. *Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия*. – СПб: Русское бот. об-во, 1997. – 549 с.
307. *Таршиц Г.И.* Подземные органы многолетних травянистых растений. – Свердловск. Изд-во СГПИ, 1975. – 133 с.
308. *Таршиц Л.Г.* Структурное разнообразие подземных органов высших растений. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 196 с.
309. *Татаренко И.В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 206 с.
310. *Тахтаджян А.Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. – М.: МОИП, 1948. – 301 с.
311. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. – Л., Наука, 1987. – 439 с.
312. *Тетерюк Л.В.* Особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) на северной границе ареала // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-востока. – Сыктывкар, 2001. – С. 180-191.
313. *Торопова Н.А.* Развитие зарослей пролесника *Mercurialis perennis* L. (*Euphorbiaceae*) // Бот. журн. – 1977. – Т. 62, № 10. – С. 1433-1440.
314. *Трулевич Н.В.* Биоморфологическая характеристика возрастных состояний полны плотной и злаковых компонентов в ряду пастбищной дигрессии // Сухие степи Верхнего Тянь-Шаня. – Фрунзе, 1971. – С. 79-121.
315. *Турков В.Г.* Пространственно-временная структура ценопопуляций эдификаторов климаксовых пихтово-еловых лесов Урала // Структура и динамика биогеоценозов Урала. – Свердловск: Изд-во УрГУ, 1985. – С. 3-10.
316. *Турмухаметова Н.В.* Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2005. – 19 с.

317. Турмухаметова Н.В. Адаптация березы повислой к условиям урбанизации // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. – С. 336-338.
318. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
319. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1960. Т. 65, Вып. 3. – С. 77-92.
320. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. – М.; Л., 1965. – Т. 2. – С. 125-132.
321. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
322. Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения. – М.: Наука, 1977. – С. 8-20.
323. Фадеева И.А. Ритмы сезонного развития у разных биоморф папоротников в условиях Средней России. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1999. – 16 с.
324. Фардеева М.Б. Онтогенез дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2004. – С. 169-173.
325. Фардеева М.Б., Бирючевская Н.В., Махмутова Л.Ш. Изучение организации популяций Адониса весеннего в различных зональных условиях РТ // Экологические, морфологические особенности и современные методы исследования живых систем. – Казань, 2003. – С. 73-79.
326. Фауна мира. Птицы / Под ред. В.Д. Ильичева. – М.: ВО Агропромиздат, 1991. – С. 224-244.
327. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветия. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.
328. Феофилова Е.П., Терешина В.М., Меморская А.С. Хитин мицелиальных грибов: методы выделения, идентификация и физико-химические свойства // Микробиология. – 1995. – Т. 64, №1. – С. 27-31.
329. Философия и методология науки: учебное пособие для студентов / Под ред. Купцова. – М.: Аспект пресс, 1996. – 551 с.
330. Фомин А.В. Папоротникообразные // Флора СССР. Т.1. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – С. 16-100.
331. Хохряков А.П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. – 1994. – № 6. – С. 36-41.
332. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Практикум по курсу общей ботаники. – М.: Агропромиздат, 1989. – 416 с.
333. Царик И.В., Жилиев Г.Г. Популяционный подход в фитоценологии // Биол. науки. – 1989. – Вып. 311, № 1. – С. 83-90.
334. Царик И.В., Жилиев Г.Г., Малиновский К.А. Некоторые аспекты пространственной организации сообществ и популяций растений // Экология и нооферология. – 1995. – Т. 1, № 1. – С. 91-95.

335. Царик И.В., Малиновский К.А. Популяционно-консортивный анализ биогеоценозов // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 4. – С. 455-463.
336. Цвелев Н.Н. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т. 86, Вып. 6. – С. 82-92.
337. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976. – 216 с.
338. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). – М., 1977. – 183 с.
339. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Загольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
340. Цибанова Н.А. К биологии горицвета (*Adonis vernalis* L.) // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В.В. Алехина. Вып. VI. – 1960. – С. 210-222.
341. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов – М.: Наука, 1983. – 197 с.
342. Чистякова А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, Вып. 2. – С. 129-138.
343. Чистякова А.А. Жизненные формы деревьев и их эколого-ценотическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: Изд-во МГПИ, 1986. – С. 70-75.
344. Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С. 39-43.
345. Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. Науч. тр. МЛТИ. М.: МЛТИ, 1993. – Вып. 248. – С. 147-180.
346. Чумаченко С.И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов // Журн. общ. биол. – 1998. – Т. 59 (4). – С. 363-376.
347. Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: модель динамики лесных насаждений FORRUS-S // Экология, мониторинг и рациональное природопользование: Научн. тр. – М.: МГУЛ, 2001. – Вып. 314. – С. 128-146.
348. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 369-447.
349. Шарнина Ф.Ф., Алексеева И.В., Ившина Т.Н., Ившин В.П. Унифицированная методика выделения хитин-глюконового комплекса из двух классов высших грибов // Структура и динамика молек. систем: Сб. тез. докл. XI Всерос. конф. – М.; Йошкар-Ола; Уфа; Казань, 2004. – С. 294.
350. Шарнина Ф.Ф., Ившина Т.Н., Ившин В.П. Грибы Марий Эл как возможный источник получения солянокислого D-глюкозамина // Структура и динамика молекулярных систем: Сб. стат. X Всерос. конф. Вып. X. Ч. 2. – Казань, 2003. – С. 274-277.

351. *Шафранова Л.М.* О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. – 1980. – Т. 41, № 3. – С. 437-447.
352. *Шафранова Л.М.* Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука, 1981. – С. 179-213.
353. *Шахов А.А.* Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1945. – Т.50, Вып.3-4. – С. 120-127.
354. *Шестакова Э.В., Токарева С.А., Жукова Л.А., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л.* Онтогенез укропа пахучего // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 83-86.
355. *Шивцова И.В.* Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) // Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра». Ч. 2. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2005. – С. 126-132.
356. *Шорина Н.И.* Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М., 1981. – С. 213-231.
357. *Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову* / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
358. *Экология и генетика популяций* / Под ред. Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – 333 с.
359. *Эсау К.* Анатомия семенных растений. – 1980. – 558 с.
360. *Юркевич И.Д., Голод Д.С., Ярошевич Э.П.* Фенологические исследования древесных и травянистых растений. – Минск: Наука и техника, 1980. – 88 с.
361. *Юркевич Н.Д., Ярошевич Э.П.* Сезонное развитие лесной растительности Белоруссии. – Минск, Наука и техника, 1986. – 191 с.
362. *Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. – Л.: Наука, 1968. – 235 с.
363. *Юрцев Б.А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т. 87, Вып. 4. – С. 3-22.
364. *Юрцев Б.А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещ. по сравнительной флористике. – Л.: Наука, 1987. – С. 13-28.
365. *Юрцев Б.А.* Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Ботан. журн. – 1991. – Т. 76(3). – С. 305-313.
366. *Яковлев Г.П., Челомбитько В.А.* Ботаника: Учебник для вузов. – СПб.: СпецЛит, Издательство СПбФА, 2001. – 680 с.
367. *Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю.* Физиология растений. – М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 463 с.
368. *Яртиев Я.Г., Магомедов И.М.* Амарант новая перспективная культура // Земледелие. – 1990. – № 4. – С. 61.
369. *Andrienko G., Andrienko N.* Interactive maps for visual data exploration // Int. J. Geogr. Inform. Sci. – 1999. – V. 13(4). – P. 355–374.

370. *Andrienko N., Andrienko G. and Jankowski P.* Building Spatial Decision Support Tools for Individuals and Groups // *Journal of Decision Systems.* – 2003. – V. 12 (2). – P. 193-208.
371. *Andrienko N., Andrienko G.* Informed spatial decisions through coordinated views // *Inform. Visual.* – 2003. – V. 2 (4). – P. 270-285.
372. *Andrienko N., Andrienko G., Gatal'sky P.* Exploring changes in census time series with interactive dynamic maps and graphics // *Comput. Statist.* – 2001. – V. 16 (3). – P. 417-433.
373. *Aubreville A.* Regeneration patterns in closed forest of Ivory Coast // *Word vegetation types.* – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1971. – P. 41-55.
374. *Bascompte J., Sole R.V.* Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology.* – 1996. – V. 65(4). – P. 465-473.
375. *Bierhorst D.W.* Morphology of vascular plants. NY, 1971.
376. *Bonan G.B., Levis S., Sitch S., Vertenstein M., Oleson K.W.* A dynamic global vegetation model for use with climate models: concepts and description of simulated vegetation dynamics // *Global Change Biology.* – 2003. – № 11, V. 9. – P. 1543-1566.
377. *Booth D., Boulte, D., Neave, D., Rotherham, A., Welsh, D.* Natural forest landscape management: a strategy for Canada // *For. Chronicle.* – 1993. – V. 69 (2). – P. 141-145.
378. *Borman F.H., Likens G.E.* Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. – N. Y.: Springer, 1979. – 253 p.
379. *Carlquist Sh.* Comparative plant anatomy. – New York: Holt, Rinehart and Winston, 1961. Chapter 7 «Root» – P. 94-101.
380. *Chertov O., Komarov A., Karev G.* Modern Approaches in Forest Ecosystem Modelling. – K^oln. Brill, Leiden, 1999. – 130 p.
381. *Chertov O., Komarov A., Mikhailov A., Andrienko G., Andrienko N., Gatal'sky P.* Geovisualization of forest simulation modelling results: A case study of carbon sequestration and biodiversity // *Computers and Electronics in Agriculture.* – 2005. – V. 49 (1). – P. 175-191.
382. *Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M. and Politov D.V.* Simulation dynamics of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous – broad-leaved forests // *Ecological Modelling.* – 2003. – V. 170 (2-3). – P. 345-361.
383. *Czaran T.* Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics. Chapman & Hall, 1998, 272 pp. *Darwen P.J., Green D.G.* Viability of populations in a landscape. *Ecological Modelling.* 85 (2-3). – 1996. – P. 165-171.
384. *Davis R.G., Martell D.L.* A decision support system that links short-term silvicultural operating plans with long-term forest strategic plans // *Can. J. For.* – 1993. – Res. 23. – P. 1078-1095.
385. *Drobot V.I., Zuikov A.V., Karavaew E.N., Golovenkin J.A.* Dynamics of ecosystems of oligotrophic lakes in subzone south-taiga woodlands within Mari El Republic // *Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Materials to the*

International Congress, Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000. – V. 5. – P. 115-117.

386. *Dumortier M., Butayeb J., Jacquemynb H., Van Campa N., Lusta N., Hermymb M.* Predicting vascular plant species richness of fragmented forests in agricultural landscapes in central Belgium // *Forest Ecology and Management*. – 2000. – № 1-2. – V. 158. – P. 85-102.

387. *Durrett R., Levin S. A.* The importance of being discrete (and spatial) // *Theoretical Population Biology*. – 1994. – V. 46. – P. 363-394.

388. *Durrett R., Levin S.* Spatial Aspects of Interspecific Competition // *Theoretical Population Biology*. – 1998. – V. 53. – P. 30-43.

389. *Erdle T., Sullivan M.* Forest management design for contemporary forestry // *For. Chronicle*. – 1998. – V. 74 (1). – P. 83-90.

390. *Farrar D.R., Johnson-Groh C.L.* Subterranean sporophytic gemmae in moonwort ferns, *Botrychium* subgenus *Botrychium* II *Amer. J. Bot.* – 1990. – Vol. 77, № 9. – P. 1168-1175.

391. *Gatsuk I.E., Smirnova O.V., Voront&va L.I., Zaugolno-va L.B., Zhukova LA.* Age states of plants of various growth forms: a review // *J. Eeot*. – 1980. – Vol. 68, № 4. – P. 675-696.

392. *Gauch H.G., Whittaker R.H.* Hierarchical classification of community data // *Journal of Ecology*. – 1981. – V. 69. – P. 1771-1779.

393. *Habitat shape, species invasions, and reserve design: insights from simple models* // *Conservation Ecology*. – 2002. – 6 (1): 3.

394. *Haxeltine A., Prentice I.C.*, BIOME3: an equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types // *Global Biogeochemical Cycles*. – 1996. – № 10 (4). – P. 693-710.

395. *Higgins SI. Richardson D.M.* A review of models of alien plant spread // *Ecological Modelling*. – 1996. – V. 87 (1-3). – P. 249-265.

396. *Hubbel S.P., Foster R.B., O»Brien S.T., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S,J,m de Lao S.L.* Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest // *Science*. – 1999. – V. 283. – P. 554-557.

397. *Huston M. A.* *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes* Cambridge Univ. Press. – Cambridge, 1994.

398. *Kangas J., Store R., Leskinen P., Mehtatalo L.* Improving the quality of landscape ecological forest planning by utilising advanced decision support tools // *Forest Ecology and Management*. – 2000. – V. 132. – P. 157-171.

399. *Kato M.* *Ophioglossaceae*: a hypothetical archetype for the angiosperm carpel // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1990. – V. 102. – P. 303-311.

400. *Kato M.* The relationship of *Ophioglossaceae* // *Taxon*. – 1988. – V. 37, № 2. – P. 381-386.

401. *Keddy P.A., Drummond C.G.* Ecological properties for the evaluation, management, and restoration of temperate deciduous forest ecosystems // *Ecological Applications*. – 1996. – V. 6 (3). – P. 748-762.

402. Kellomäki S., Väisänen H. Application of a gap model for the simulation of forest ground vegetation in boreal conditions // *Forest Ecology and Management*. – 1991. – № 1-2, V. 42. – P. 35-47.
403. Leakey R., Levin R. *The Sixth Extinction*. Dumbleday. – New York, 1995.
404. Mason N.A., Farrar D.R. Recovery of *Botrychium* Gametophytes, Gemmae, and Immature Sporophytes by Centrifugation // *Amer. Fern J.* 1989. – Vol. 79, № 4. – P. 143-145.
405. *Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe (MCPFE)*. Sound Forestry-Sustainable Development. – Helsinki: Ministry of Agriculture and Forestry of Finland, 1993. – 161 p.
406. *Montreal Process: First Forest Overview Report*. Montreal Process. – 2003. – 20 p.
407. Mrosek T. Developing and testing of a method for the analysis and assessment of multiple forest use from a forest conservation perspective // *Forest Ecology and Management*. – 2001. – V. 140. – P. 65-74.
408. Naujalis J. Pteridophytes as components of plant communities. – Vilnius baltic eco, 1995. – 295 p.
409. Pachepsky E., Crawford J.W., Bown J.L.², Squire G. Towards a general theory of biodiversity // *Nature*. – 2001. – V. 410. – P. 924-926.
410. Pickett S.T.A., Coliins S.L., Armesto J.J. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession // *Vegetatio*. – 1987. – V. 69. – P. 109-114.
411. The population structure of vegetation / Ed. J. White, Dordrecht; Boston; Lancaster. – 1985. – Pt. III. – 666 p.
412. Pons T.L. Dormancy and germination of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. and *Erica tetralix* L. seeds // *Acta oecol. Plant.* – 1989. – 10, №1. – P. 35-43.
413. Prevost M.F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // *Tropical trees as living systems*. – Cambridge univ. Press, 1967. – P. 223-321.
414. Pukkala T. Multiple-use planning package MONSU. – University of Joensuu, 1993. – 45 p. (in Finnish).
415. Putma, R. J. *Community Ecology*. Chapman and Hall. – London, 1994.
416. Roberts H.A. Seed banks in soils // *Advence Appl. Biol.* – 1981. – V. 6. – P. 1-55.
417. Savinykh Natalya P. Biomorphology of Veronicas of Russia and neighbouring states// *Wulfenia*. *Vitteilungen des Kärntner Botanizentrums Klagenfurt*. 10. – 2003. – S. 73-102.
418. Schaal B.A. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis* // *Amer. J. Bot.* – 1980. – V. 67, № 5. – P. 703-709.
419. Schaetzl R.J., Burns S.F., Jonson D.L., Small T.W. Tree uprooting: review of impact on forest ecology // *Vegetatio*. – 1989. – V. 79 (3). – P. 165-176.
420. Skov F., Svenning J.-C. Predicting plant species richness in a managed forest // *Forest Ecology and Management*. – 2003. – № 1-3, V. 180. – P. 583-593.
421. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V. Ontogenetic concept of the tree structure and functioning // *Бот. журн.* – 1999. – Т. 84, № 12. – С. 8-19.

422. *Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry. – New York: Freeman, 1995. – 887 p.
423. *Sole R.V., Alonso D., Saldana J.* Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities // *Ecological Complexity*. – 2004. – № 1. – P. 65-75.
424. *Spangenberg, J.H.* Environmental space and the prism of sustainability: frameworks for indicators measuring sustainable development // *Ecological Indicators*. – 2002. – V. 2. – P. 295–309.
425. *Stone L.* Biodiversity and habitat destruction: a comparative study of model forest and coral reefs systems. *Proc. R.Soc. London B* 262, 1995. – P. 381-388.
426. *Svirezhev Ju., Zavalishin N.* «Forest-grass» global vegetation model with forest age structure // *Ecological Modelling*. – 2003. – 160, 1-2. – P. 1-12.
427. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. – Orlando etc.: Acad press, 1985. – 472 p.
428. *The improved pan-European indicators for sustainable forest management*. Proc. of the 4th Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe (MCPFE). Vienna, Austria. 2003.
429. *The Montreal Process*. Criteria and indicators for the conservation and sustainable management of temperate and boreal forests. – Hull, Quebec: Canadian Forest Service, 1995. – 120 p.
430. *Thompson K., Grime J.P.* Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats // *J. of Ecol.* – 1981. – V. 67, № 3. – P. 893-923.
431. *Tilman D.* Competition and biodiversity in spatially structured habitats // *Ecology*. – 1994. – V. 75. – P. 2-16.
432. *Tilman D.* Diversity by default. *Science* – 1999. – V. 283. – P. 495-496.
433. *Tilman D., Kareiva, P.* *Spatial Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton, 1997.
434. *Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Novak M.A.* Habitat destruction and extinction debt // *Nature*. – 1994. – V. 371. – P. 65-66.
435. *Troll W.* *Die Infloreszenzen*. – B. 1. – Jena: Fischer Verlag, 1964. – 615 s.
436. *Tropical trees as living systems*. – Cambridge etc: Univ. press, 1978. – V. XXVIII. – 675 p.
437. *Varma V.V., Ferguson I. and Wild I.* Decision support system for the sustainable forest management // *Forest Ecology and Management*. – 2000. – V. 128. – P. 49-55.
438. *Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B.* Population biology-of steppe plants // *The population structure of vegetation* / Ed. J. White. Dordrecht; Boston; Lancaster. – 1985. – Pt. 1. – P. 143-173.
439. *Wagner W.H., Wagner J.R.* Evolutionary patterns of living ferns // *Mem. Torrey Bot. Club*. – 1964. – V. 21. – P. 86-95.
440. *Wagner W.H., Wagner J.R., Wagner F.S.* *Ophioglossaceae* C. Agardh // *Flora of North America*. – 1993. – V. 2, № 4. – P. 85-106.
441. *Watt A.S.* On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Pt 2, section 2, 3. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs // *J. Ecol.* – 1925. – V. 13. – P. 27-73.

442. *Whittaker R.H., Levin S.A.* The role of mosaic phenomena in natural communities // *Theoretical population biology*. – 1977. – V. 12 (2). – P. 117-139.
443. *Williams E.D.* Effects of temperature, light, nitrate and pte-chilling on seed germination of grassland plants // *Ann. Appl. Boil.* – 1985. – V. 103, № 1. – P. 161-162.
444. *Zhukova L., Komarov A.* Quantitative estimation of plant ecological valence and tolerance and its significance for mathematical modeling. Proceedings of the Fifth European Conference on Ecological Modelling – ECEM, 2005, A.Komarov Ed., Pushchino, IPBPSS RAN, 2005. – P. 208 – 209.
445. *Zhukova L.A.* Population monitoring // *Modern problems of bioindication and biomonitoring. Proc. XI Intern. Symp. On bioindicators.* – Syktyvkar, 2003. – P. 451-463.
446. <http://www.mcpfe.org/livingforests Summit>
447. <http://www.mpci.org>

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ПОЗДРАВЛЕНИЯ С ЮБИЛЕЕМ Л.А. ЖУКОВОЙ ОТ ДРУЗЕЙ И КОЛЛЕГ

«...В такие значимые дни, как у Вас сегодня, приятно подводить итоги. Ваша жизнь – непрерывный процесс служения науке, образованию и воспитанию молодых ученых, педагогов, время бесконечного поиска, размышлений, творений и познания тайн, которые преподнесла нам Великая природа. Некоторые ее загадки Вам удалось разгадать; именно Вы осознали великую силу Поливариантности, а потом и сейчас в своих работах и исследованиях Ваших последователей постигается значимость этого интереснейшего явления. С каждым днем осознание Поливариантности открывает новые и новые страницы ее значения в истории развития живого, причины и роль его многообразия. Учение о поливариантности, основанное и разработанное Вами, поистине является одной из важнейших научных идей XX века.

Все это стало возможно благодаря неистощимой энергии Вашей души, бесконечному поиску нового и осознанию полученных фактов. Говорят, для того, чтобы высоко взлететь, нужно, чтобы было от чего оттолкнуться. Всей своей жизнью и служением Делу, которое для Вас всегда было и есть превыше всего (а я это знаю в течение почти тридцатилетнего сотрудничества и знакомства с Вами), вы доказали верность идеалам и традициям своего Учителя – А.А. Уранова. Развитие на базе Марийского государственного университета крупнейшей, наверное, не ошибусь, одной из немногих сейчас Научной Школы со своим особым направлением является огромнейшей заслугой Вас как одного из крупнейших русских ученых. Марийская земля может по праву этим гордиться. Многие ботаники впервые благодаря Вам познакомились и полюбили этот замечательный уголок нашей Родины.

Вы взрастили многих учеников, продолжающих разработку Ваших идей, тысячи студентов и слушателей Факультетов Повышения Квалификации с огромным восторгом и порой замирающим сердцем слушали Ваши лекции. Вы всегда без сожаления и щедро делились со всеми в том нуждающимися огромным опытом и знаниями, которые постигали сами в течение всей жизни: в библиотечных залах, при общении с коллегами во время многочисленных научных собраний (ряд из которых, а их число немало, Вы организовали сами на базе Марийского государственного университета), в ходе полевых работ и осознания полученных в природе фактов. Ученики, без сомнения, гордятся своим Учителем.

Никогда никого нельзя увлечь идеями, если ими не живешь сам, если не горит твоя душа от желания поделиться с ними. Именно этот свет Вашей души, неистощимая энергия и напористость в лучшем значении этого свойства всегда покоряла и подкупает; ее трудно осознать, а оценить невозможно. Никакие жизненные трудности не смогли остановить Вас в Вашем не всегда легком и радостном потоке жизни. Всегда удивляет светлость Вашей мысли, способность видеть и предвидеть намного дальше, чем многие, осознать отдельные, как потом оказывается, особенно значимые явления.

Желаем Вам здоровья, счастья, благополучия, благосостояния, успехов и радости, творческого поиска и еще долгого служения Науке, благодарных учеников, заботы близких и родных людей на долгие-долгие годы, любящих, бескорыстных и щедрых сердец Вашему гостеприимному и теплому Дому!

С удовольствием и почтением относим себя к Вашим ученикам и последователям».

Ваша доктор биологических наук, проф. Н.П. Савиных и коллеги-ботаники с соседней Вятской земли (Вятский государственный гуманитарный университет)

«... Научная деятельность Л.А. Жуковой началась в Московском государственном педагогическом институте им. В.И. Ленина под руководством прекрасных учителей – профессоров Татьяны Ивановны Серебряковой и Алексея Александровича Уранова. Они сформировали биологическое мышление своей ученицы и определили широкий круг научных интересов, где первое место на протяжении всей ее научной деятельности занимает популяционная биология растений. Будучи талантливыми педагогами, они развили природную тягу Людмилы Алексеевны к преподаванию и вырастили прекрасного преподавателя, который в течение почти пяти десятилетий неустанно просвещает студентов и аспирантов ...

... Результаты ее научной деятельности отражены в кандидатской диссертации «Изменчивость возрастного состава ценопопуляций луговика дернистого на окских лугах» (1967 год), в докторской диссертации «Динамика популяций луговых растений» (1987 год), а также во множестве публикаций (около 300). Значительная часть ее крупных статей опубликована в Бюллетени МОИП ...

Опыт научной и педагогической деятельности Л.А. Жуковой, ее организаторские способности привели к тому, что кафедра ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ стала российским центром исследований популяционной биологии растений ...

Отличительная черта Людмилы Алексеевны – органическое сочетание научных и педагогических интересов.

Решая поставленные научные задачи, она спланирует вокруг себя коллективы исследователей, в которые входят как студенты и аспиранты, так и опытные сотрудники разного возраста и интересов ...

... В настоящее время Людмила Алексеевна продолжает плодотворно трудиться, активно занимаясь как педагогической, так и научной деятельностью. Мы поздравляем Людмилу Алексеевну с замечательной датой и желаем долгие годы радоваться возможности общения с Природой и работать с учениками и коллегами».

Доктора биологических наук: Комаров А.С., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.
Кандидаты биологических наук: Паленова М.М., Торопова Н.А.
Учебный центр экологии, почвоведения и природопользования
Пушкинского государственного университета

«Дорогая Людмила Алексеевна!

Мы, Ваши коллеги и друзья с кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета, поздравляем Вас с замечательной датой жизни.

От всей души желаем Вам здоровья, мудрости, терпения, хорошего настроения, успехов в работе, радости в научном творчестве.

Крепко обнимаем, искренне Ваши

Н.Х Шарова, С.П. Шаталова, В.Т. Бутьев, В.М. Константинов, Н.М. Чернова,
В.М. Галушин, И.В. Жигарев – профессора, д-ра биол. наук
кафедры зоологии и экологии МПГУ

«Кафедра экологии, ботаники и охраны природы Самарского университета сердечно приветствует Вас в связи с Вашим славным юбилеем и передает привет и наилучшие пожелания участникам собравшегося в Вашу честь научного семинара «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ». Сам факт данного семинара в Марийском университете, далеко от Москвы и Санкт-Петербурга, свидетельствует о том, что подлинный центр популяционной биологии давно и прочно переместился из федеральных столиц в столицу Марий Эл. И в этом только Ваша заслуга!

Здесь, в столице небольшой, но прекрасной природой республики, Вы, истинная москвичка, организовали и создали удивительную по своей эффективности и высочайшему качеству не только научную, но учебно-научно-воспитательную Школу популяционной биологии, добрая слава которой ширится по всей Руси великой и за ее пределы! На Вашей кафедре все преподаватели, сотрудники, аспиранты и студенты болны, в образном смысле слова, единой «болезнью» – неудержимой страстью к проникновению в суть онтогенеза видовых популяций растений. Ваши потрясающие воображение успехи и достижения Ваших коллег и учеников по праву должны считаться предметом заслуженной гордости Марийского университета, марийского народа!

Мы благодарим Вас, несравненная Людмила Алексеевна, за ту верную творческую дружбу, которой Вы одариваете нас – демэкологов Самары! Мы желаем Вам крепкого здоровья, благополучия и процветания на благо Науки и Отечества Нашего!

Да святится Имя Ваше!»

Заведующий кафедрой экологии, ботаники и охраны природы
Самарского университета, заслуженный работник высшей школы РФ,
доктор биологических наук, профессор Н.М. Матвеев

«... Сердечно поздравляем Вас с юбилейной датой – днем рождения! ... Сегодня Вы – доктор наук, профессор, академик МАНЭБ, один из ведущих ученых России в области популяционной экологии растений. Вами разработана концепция поливариантности онтогенеза растений, которая логически продолжает и развивает идеи Т.А.Работнова и А.А.Уранова. Широкую известность и признание получили результаты многолетних исследований, представленных в моно-

графиях «Ценопопуляции растений» (1976, 1977, 1988), «Динамика ценопопуляций» (1985), «The population structure of vegetation» (1985). Ваши книги «Популяционная жизнь луговых растений» (1995), методические разработки «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (1997, 2000, 2002, 2004) стали настольными для многих ботаников. Вы щедро делитесь знаниями и опытом с молодежью, прививаете интерес к ботанической науке студентам, воспитываете аспирантов.

От имени сотрудников Института биологии Коми НЦ УрО РАН, членов Коми отделений Всероссийского Ботанического общества и Общества физиологов растений мы желаем Вам, Людмила Алексеевна, крепкого здоровья и бодрости, душевной гармонии, новых свершений в науке, хороших учеников!»

Председатель Коми отделения ОФР д-р биол. наук, профессор Т.К. Головкин
Председатель Коми отделения ВБО д-р биол. наук С.В. Дегтева

«... Сердечно поздравляем Вас с Юбилеем! Ваши научные заслуги являются путеводной звездой для новых поколений ботаников.

Примите наши искренние поздравления в этот славный день. Желаем Вам крепкого здоровья, долгих лет жизни и дальнейших успехов в работе».

Новосибирское отделение ВБО
Сотрудники лаборатории интродукции лекарственных растений
Центрального сибирского ботанического сада СО РАН

«... Как солнце выходит из зимней тьмы, так и Вы озаряете своим талантом небосклон Российской науки. Как под лучами нашего светила распускаются весенние цветы, так и обогретые Вашим участием, добротой, теплом всходит молодая поросль российских ученых. Мы, Ваши преданные ученики, берем пример с Вашего трудового фанатизма, преданности науке и упорства в поиске научной истины. Вы помогли нам раскрыть все грани поливариантности не только растительной, но и нашей жизни в целом.

Пусть счастье Ваше будет вечным,
Душа хранит покой и красоту.
Желаю жизни долгой, вечной
И много раз встречать весну.

Желаю Вам весеннего цветения,
В работе – яркого творения.

Желаю активной плодотворной деятельности, благополучия, крепкого здоровья. Счастья Вашим близким.

С любовью преданная ученица, кандидат биологических наук Н.В. Налимова

«... От души поздравления шлю
И желаю удачи во всем!
Счастья, света, любви и тепла,
Чтобы жизнь всегда яркой была!
Мира, солнца, добра, красоты,
Воплощенья заветной мечты!
Новых сил пусть успех прибавляет,
В жизни лучшее все ожидает!»

Зам. директора Национального парка «Марий Чодра»,
кандидат биологических наук Т.А. Полянская

«В жизни каждого человека
Наступает такая пора,
Когда нужно уже оглянуться
На уже прожитые года.
Посмотреть и спросить: Все ли верно?
Так ли все? Что возможно еще?
Все прошедшие лучшие годы
Взвесить надо богатство свое.
У иных, как тут уж ни старайся,
Позади лишь одна ерунда,
А за Вами-то шлейф простирается –
Кандидатов наук череда!
Вы на свет в феврале появились –
Нет случайности здесь никакой.
Ведь Весна уж спешит на свидание
С недоступной суровой Зимой.
А Весна – это жизни начало,
Это солнце, улыбки, цветы.
Ведь Зима Вас всегда закаляла,
А Весна приносила плоды.
Вы – талант, физиолог, ботаник,
Вы – эколог, титан, педагог,
А в науке и мудрый наставник,
Для студентов Вы, попросту, Бог!»

С любовью, зав. кафедрой общей химии МарГУ,
кандидат химических наук, профессор Т.В. Попова

«У метких французов есть такие слова:
Если бы молодость знала,
Если бы мудрость могла.
Но бывают моменты в середине пути,
Когда сила и опыт могут рядом идти.

Этот возраст прекрасен, сочетает в себе
Два коротких слова: Еще и Уже.
Этот возраст прекрасен, в нем легко и приятно,
Вам Еще все доступно, Вам уже все понятно».

Методист отдела аспирантуры МарГУ Шивцова И.В.

«Пути-дороги наши поливариантны...
Вам удалось нащупать головной!
Умы для мыслей Ваших, как всегда, вакантны –
Шумит учеников вокруг Вас благодарный рой.
В поправке Вашего здоровья Вы – герой!
Ваш героизм учителя пленяет.
И пусть, как раньше, нас он вдохновляет
На повседневный, но прекрасный вечный бой!»

С глубочайшим к Вам уважением М.В. Марков

«Глубокоуважаемая Людмила Алексеевна!
Поздравляем Вас со знаменательным событием в Вашей жизни – Днем рождения!

Мы знаем Вас как широко известного ученого и замечательного педагога высшей школы, заботливого учителя молодой научной смены.

От всей души желаем Вам крепкого здоровья, счастья, удачи, светлых дней и ясной погоды, больших творческих успехов».

Коллектив кафедры СПС, ботаники и дендрологии МарГТУ

«Уважаемая Людмила Алексеевна!
Министерство образования Республики Марий Эл поздравляет Вас с Юбилейной датой со Дня рождения!

В этот знаменательный день примите слова искренней признательности за Ваш многолетний творческий труд, одержимость, энтузиазм, профессиональное мастерство и педагогическую мудрость.

Благодаря Вашей плодотворной научной работе в области экологии Ваши труды получили высокое признание.

Вы помогаете молодым людям овладеть профессией, определиться в творческом поиске, поддерживаете в лучших устремлениях на жизненном пути.

Спасибо Вам, Людмила Алексеевна, за Вашу самоотверженность и профессионализм, интеллигентность и благородство, жизнелюбие и вдохновение, душевную щедрость и обаяние.

Здоровья Вам, счастья, удачи, благополучия, бодрости духа, оптимизма, поддержки родных и близких Вам людей!

Пусть всегда в Вашей жизни царят мир и согласие!»

С уважением министр образования Республики Марий Эл Г.Н. Швецова

«Уважаемая Людмила Алексеевна!
Примите сердечные поздравления с Вашим ЮБИЛЕЕМ!
Здоровья, удачи, успехов Вам всегда и во всем!
Как много испытаний готовит жизнь порой!
Но можете гордиться сегодня Вы собой.
Ведь не страшась невзгод, Вы шли вперед всегда
И отступало горе, и пятилась беда!

Вы для нас – живой урок,
Силы жизненной исток.
Всех Вам благ и не болеть,
И еще вперед смотреть!»

С уважением, Председатель Комитета экологии и природопользования
Администрации города Йошкар-Олы Т.И. Копылова

«Уважаемая Людмила Алексеевна!
Семидесятилетний юбилей...
Он – мудростью отмеченная веха!
Пусть славный груз уже прошедших дней
Не будет Вашей бодрости помехой,
Пусть лучики морщинок вокруг глаз
Хранят улыбки доброе сиянье,
И станет каждый новый день для Вас
С надеждою и радостью свиданьем!»

И.Г. Криницын

МИР ПРИНАДЛЕЖИТ ОПТИМИСТАМ ...

«Всему на свете свое время, всему под небесами свой час. Есть время родиться и время умирать, время сеять и время корчевать, время убивать и время лечить, время молчать и время говорить, время войне и время миру».

Моя родина – Москва. Для тех, кто родился в нашем древнем городе, это не только столица России – это живая связь с историей, с нашими предками.

«Москва. Как много в этом звуке
Для сердца русского слилось
Как много в нем отозвалось!»

Это – Московский Кремль – Красная площадь – памятник Минину и Пожарскому – переулки Старого Арбата – памятник Пушкину – Большой театр – Консерватория – Музей изобразительных искусств – Замоскворечье – Третьяковская галерея – здания старого и нового МГУ – МПГУ (Высшие женские курсы) – Государственная библиотека – Библиотеки ВАСХНИЛ и МОИП – Ново-Девичий монастырь и Коломенское – построенный в память о войне 1812 г., взорванный и вновь отстроенный Храм Христа Спасителя.

«Москва! Звонят колокола...
Москва! Златые купола...
Москва! Сквозь золото имен
Проходит летопись времен».

Я горжусь, что я – коренная москвичка в 6-м поколении (это то, что было известно моему деду). Я родилась 19 февраля 1935 года. Только на фотографии я видела своего прадеда Алексея Васильевича Жукова. Будучи приказчиком в мелкой лавочке в Замоскворечье, он счел необходимым дать своим детям высшее образование. Его старший сын – мой дед, Жуков Николай Алексеевич (фото 1) – окончил Московское высшее коммерческое училище (ныне Финансовая академия). Там же учился его рано умерший младший брат. 4 сестры закончили Московские высшие женские курсы (ныне Московский педагогический государственный университет). Дед работал экономистом – менеджером в парфюмерной фирме; участник I Мировой войны, был награжден Георгиевским Крестом, тяжело ранен и демобилизован. После революции он работал экономистом в Наркомате иностранных дел. Моя бабушка, Жукова Екатерина Михайловна, родом из Санкт-Петербурга, окончила гимназию, работала в реставрационных мастерских Эрмитажа, после замужества – бухгалтером на московских предприятиях. Мой отец, Жуков Алексей Николаевич, преподаватель французского языка, окончил Московский институт иностранных языков, работал там и в Академии общественных наук, ветеран ВОВ. Моя мать, Жукова Тамара Сергеевна, оставила отца и меня, когда мне было 8 месяцев. По материнской линии всю жизнь поддерживала связь с нашей семьей только младшая сестра матери – моя тетушка Валентина Сергеевна Валвенкова, полевик-

геолог, одна из немногих выживших после того, как их казахстанская экспедиция оказалась в зоне ядерных испытаний. «Всем смертям назло» она поправилась после длительного лечения, продолжала работать, вырастила двоих детей, защитила диссертацию, став кандидатом геологических наук, всегда была окружена друзьями, которым много помогала, как и они ей. Сестры отца: моя младшая тетушка – Смирнова Нина Николаевна сначала окончила электромеханический техникум, работала на заводе, потом стала переводчиком в ТАСС; старшая тетушка – Борисова Людмила Николаевна – кандидат технических наук, инженер-портовик, в 48 лет получившая инвалидность; ее муж – Борисов Владимир Иванович – инженер-проектировщик электростанций в нашей стране и Китае, ветеран ВОВ. Все они были моими воспитателями, и мне очень повезло, что мой отец и его родные вырастили и выучили меня.

До войны мы жили в Подмоскowie – в Томилино. После возвращения из Парижа, где дед работал экономистом и бухгалтером в первом советском посольстве во Франции, ему предоставили квартиру в поселковом доме. Вокруг дома был сад, через поле – сосновый бор и речка Пехорка. Ни магазина, ни медпункта, ни аптеки, ни почты, ни телефона в поселке не было. Взрослым приходилось ходить за 2-3 км к железнодорожной станции за самым необходимым. Мои первые детские воспоминания: вечером после работы дед носит меня на руках (у меня болят уши) и читает мне наизусть сказки А.С. Пушкина:

«И тридцать витязей прекрасных
Чредой из вод выходят ясных
И с ними дядька Черномор...»

и стихи А.Н. Некрасова: «Плакала Саша, как лес вырубали... Ей и сейчас его жалко до слез...». С трех лет я научилась читать сама (фото 2). У деда была прекрасная библиотека, разоренная мародерами после бомбежки нашего поселка в августе 1941 г. С папой, когда он приезжал в воскресенье, мы ходили за водой, запасая ее на неделю, поливали огород и цветочные клумбы, купались в Пехорке, гуляли в лесу, где я впервые в жизни увидела цветущую землянику, розовые дикие гвоздики и голубые колокольчики, и мне казалось, что я слышу, как они звенят.

Я любила смотреть, как отец, мои тетушки и наши соседи играли в теннис и волейбол. Но в будни дома мы с бабушкой были одни, вместе занимались хозяйством: стирали, стирали, убирались в доме, пололи грядки; когда слушали радио, бабушка шла или вышивала, а я играла, что-то раскрашивала. В воскресенье, если приезжали отец, тетушки с мужьями, друзья, в доме всегда было шумно и весело. Накануне бабушка пекла пироги и брала меня в помощницы. К шести годам я умела растопить печь, сварить простой обед, лепить пироги и многое другое. Это очень помогло в жизни.

Но главное, чему научили меня родные, – создавать теплый открытый дом, где рады каждому: «Нам каждый гость дается богом, какой бы ни был он странен», – часто говаривал дед. Наши гости у нас ночевали, а иногда и гостили довольно долго, например, свекр и свекровь моей младшей тетушки – М.И. и Н.И. Смирновы, оставшиеся без крова во время репрессий.

Я всегда приводила в дом подружек, а бабушка угощала их чаем, кормила лепешками, конфетами, вареньем, а если у кого-то в доме был больной, давала с собой гостинцы. У меня был Нерон – мой неразлучный четвероногий друг, появившейся в доме в канун 1938 года. Это помесь кавказской овчарки и сибирской лайки. Гуляя, он играл со мной, защищал от незнакомых людей, зимой возил на санках. Мы с Нероном часто были посыльными – передавали знакомым и друзьям деда и бабушки записки и посылочки с лекарством и чем-нибудь вкусным.

«Нельзя не идти, – говорили мне мои близкие, – а вдруг они заболели и некому помочь?». И в 5 лет я уже понимала, что такое беды, болезни и как нужно помогать не только детям, но и взрослым. Я видела, как бабушка спасала деда от сердечных приступов, сама умела ему накапать нитроглицерин на сахар, когда мы оставались вдвоем. Но дед никогда не унывал. «С болезнью нужно бороться всегда, и тогда она сбежит...», – говорил он, хитро подмигивая. Если бы он мог знать, как мне впоследствии помогли его пример, его стойкость. Когда сердце «отпускало», он начинал рассказывать прекрасные истории, показывать книги с картинками, читать стихи и прозу, теперь уже не только сказки А.С. Пушкина, но и «Евгений Онегин», «Повести Белкина», «Дубровский»; из М.Ю. Лермонтова – «Мцыри», «Бородино»; «Отверженные» В. Гюго, «Том Сойер» М. Твена, стихотворения Жуковского, Тютчева, Байрона, Гейне и многое-многое другое. Очень часто он что-то начинал читать, а потом говорил: «У меня дела. Дальше ты сама». Конечно, я не все могла одолеть, но интерес к чтению как самому любимому занятию остался на всю жизнь. А еще дедушка умел складывать из бумаги различные фигурки: лодочки, кораблики, коробочки, разных зверей и человечков... С ними можно было играть, придумывать интересные истории, весной отправлять в путешествие по ручейкам и лужам. Дед был фантазер, и на наших корабликах тоже были алые, голубые, зеленые, желтые и белые паруса...

«Белеет парус одинокий
В тумане моря голубом,
Что ищет он в краю далеком?

Что кинул он в краю родном?» – читал мне дед любимые стихи М.Ю. Лермонтова.

Другим увлечением деда были цветы, особенно ночные фиалки, настурции, гвоздики, петунии, белые и голубые подснежники. Мы их вместе сажали, поливали, а в окно дома заглядывала сирень, в саду росли липы, вишни, шиповник, была березовая аллея. Иногда рано утром мы тихонько исчезали из дома, чтобы послушать птиц, собрать бабушке букет, а потом дед уезжал на работу. Каждый день вечером мы ходили его встречать, сначала – к калитке, потом – к началу поселка и даже к железнодорожной станции, если он задерживался. Тогда я не понимала, почему бабушка так боялась, что дед не вернется... В конце 30-х годов аресты в среде московской интеллигенции были регулярными. Но об этом детям никто не говорил.

Как было радостно вместе возвращаться домой, ужинать, пить чай из самовара с бабушкиным вареньем и пирогами... Так было тепло и уютно. Вставая

из-за стола, дед всегда целовал бабушке руку и говорил: «Лапушка моя...». Но все это было до войны...

Я принадлежу к поколению детей Великой Отечественной войны. Когда она началась, мне было 6 лет. Я помню 22 июня 1941 года, тревожные лица взрослых, слушавших речь Молотова; сборы взрослых, уходящих в военкоматы и на фронт; непрерывные ночные бомбежки поселка, вырытую траншею для укрытия, которая спасла нас с бабушкой, приехавших к нам родственников и соседей в августовскую ночь 41 года, когда 4 фугасных бомбы упали против нашего дома. Он наклонился, свалились печные трубы, были выбиты стекла, в доме осколками разбита посуда, повреждены стены... Жить в нем было опасно, и отец перед отправкой на фронт на подводе с малым скарбом отвез нас с бабушкой к старшей сестре в поселок «Полярник», что под городом Раменское.

Там мы и оставались во время немецкого наступления осенью 41 года, потому что во время эвакуации Московского завода простудился муж моей младшей тетушки – главный инженер Всеволод Михайлович Смирнов. Вместо эвакуации с семьей его привезли в Раменскую больницу, где он умер в ноябре 1941 г. Мы пережили бомбежки, пожары, фронт проходил в 20 км, а рядом с домом постоянно бомбили железную дорогу. Холод, нет света, голод – мне 6 лет, а двоюродной сестре Оле – 2 года, с нами – бабушка. Когда начинали летать самолеты, она помогала мне спуститься в подвал, передавала сестричку, я устраивалась с ней на маленькой лежанке и ждала бабушку, которая часто оставалась наверху шить солдатскую одежду. Если начинали близко падать бомбы, она спускалась к нам, согревала и успокаивала нас. Часто так проходила вся ночь. Днем мы с бабушкой собирали хворост и шишки, чтобы вскипятить самовар и растопить буржуйку; бабушка пыталась нас чем-то накормить, но к декабрю 1941 почти ничего не осталось, даже мороженой картошки, которую тетушки выменивали в дальних деревнях. До сих пор как самое вкусное блюдо я вспоминаю оладьи из картофельных очисток. У меня опухали суставы, часто я не могла ходить, и бабушка лечила меня разными растираниями. Оля без конца кашляла, спасали только сосновые отвары, а весной молодые побеги сосны заменяли нам еду и витамины. Если бы не мужество бабушки и тетушек, вряд ли мы с сестрой смогли бы выжить.

Отец и дядя были на фронте. Осенью 1941 г. отец ушел добровольцем в московское ополчение, его полк оборонял Москву. После начала военных действий союзников отец был отозван с передовой и работал военным переводчиком в Министерстве обороны до 1953 г. Дядя прошел всю войну от Волхова до Праги, был артиллеристом, награжден Орденами Красной Звезды и Отечественной войны II степени и шестью медалями. Дед и тетушки работали на военном заводе, дежурили в отряде воздушной обороны. Старшая сестра деда – Ольга Алексеевна Жукова – была врачом в подмосковном г. Люберцы, работала в больнице, превращенной в военный госпиталь; награждена Орденом В.И. Ленина, в конце жизни стала заслуженным врачом РСФСР. Две другие двоюродные бабушки – Елена Алексеевна Жукова и Наталья Алексеевна Бухарина – были учителями, преподавали: одна – русский язык, другая – математику. Наши родные все военное время были в Москве. Все выжили, но война осталась в памяти навсегда, как и Великий день Победы – 9 мая 1945 года.



Фото 1. Семейный портрет.
Н. А. и Е. М. Жуковы с детьми:
Алексей, Людмила, Нина.



Фото 2. Л. А. Жукова на
начальных этапах онтогенеза (1937.).



Фото 3. Школьные друзья: Инга Поздняк, Оксана Липицкая,
Вика Ямайкина, Людмила Жукова (слева направо) (1948 г.).



Фото 4. Преподаватели кафедры ботаники МГПИ - мои учителя:
доц. М.С. Хомутова, доц. И.С. Михайловская, проф. Т.И. Серебрякова,
зав. каф., проф. А.А. Уранов.



Фото 5. Оранжерея ГБС, экскурсия ботанического кружка: Людмила
Жукова, Ольга Смирнова, Римма Меркулова, Вера Красногорова,
Ира Бучинская.



Фото 6. Зав. каф. ботаники МГПИ, профессор А.А. Уранов - наш шеф.



Фото 7. Ученицы профессора А.А.Уранова: аспирантка Н.Д. Кожвникова и студентка Л.А. Жукова на АБС Павловская Слобода (1957 г.).



Фото 8.



Фото 9.



Фото 10.



Фото 11.

Институтские друзья.
Фото 8. Женя Чахалин, Мила Жукова, Люда Злугольнова.
Фото 9. Таня Крastoшевская. Фото 10. Инна Ермакова.
Фото 11. М. Снаговская.



Фото 12. Проф. А.А. Уранов и его аспирантка Л.А. Жукова обсуждают предстоящую экспедицию.



Фото 13. Аспирантки О.В. Смирнова и Л.А. Жукова обсуждают предстоящую экспедицию (1964 г.).



Фото 14. Л.А. Жукова описывает почвенный шурф на пойменных лугах Северной Двины



Фото 15. Л.А. в квартире (Л.А. Исаев и Л.А. Жукова).



Фото 16. Соловецкий Кремль.



Фото 17. Когда переплетаются история и ботаника. Памятный камень о победе защитников Соловецких островов над английской эскадрой.



Фото 18. Путешествие по Белому морю. Переправа с Большого Соловецкого острова на остров Анзер. Студентки – задний ряд: Рая Бордок, Лена Лисянская, Ольга Будкова, Наташа Торопова; передний ряд: Тамара Фирсова, Галя Чукаева, Л.А. Исаев, Л.А. Жукова.



Фото 19. Заповедник "Кивач" (1970 г.).

Зимой 1943 года бабушка перевезла нас в Москву, и мы стали жить с тетушкой в ее маленькой 10-метровой комнатке в Гагаринском переулке в районе Старого Арбата. Казалось, что это временно. Кончится война, восстановим наш дом в Томилино, бабушка и дедушка будут вместе, и я с ними. Но этого не случилось. Дед постоянно болел и жил у своих сестер на Ордынке или лежал в больницах, а бабушка растила своих внушек, ездила к деду ухаживать за ним, но больше никогда они не жили под одной крышей... до самой смерти деда. Теперь мне кажется, что сердце деда просто не выдержало этих постоянных разлук с бабушкой.

У моего отца, как и у деда, не было своей жилплощади, он обитал в темной комнате у тетушек или оставался в казарме, где ночевали после дежурства офицеры. Папа поддерживал нашу семью, отдавая родным почти весь свой офицерский паек.

Оставшись вдовой с 1941 года, моя младшая тетушка успевала все: работать в ночную смену переводчиком, брать переводы на дом, бегать по магазинам, ездить ухаживать за дедом и тетушками, помогать старшей сестре, когда она болела. В нашем семейном кругу она стала «матерью Терезой»: ухаживала за всеми родными, друзьями, соседями, всегда с готовностью помогала людям; заботилась о своей дочери и обо мне. Без ее доброты и участия мне не пришлось бы учиться в московской школе, окончить вуз, но главное – я никогда не чувствовала себя чужой. Наш Гагаринский дом был и моим домом. Как жаль, что все это теперь живет только в воспоминаниях.

В 1943 г. я поступила в 43 женскую школу в районе Старого Арбата. В школе были прекрасные учителя, и школьный багаж знаний, верно служит ее выпускникам всю жизнь. Директор школы – Заслуженная учительница РСФСР Л.Г. Багдасарова, учительница литературы И.Н. Шарова, учитель математики К.П. Сикорский, учительница биологии – М.Н. Микрюкова, учитель истории – А.Д. Андронов. Трудности 43-45 военных, как и послевоенных лет, наши учителя делили с нами: согревали нас у железных буржеек, поили морковным чаем с сахарином, иногда делили поровну на всех маленькие кусочки хлеба. Потом появились школьные булочки, и только в конце войны заработал школьный буфет. Мы часто оставались в школе делать уроки (здесь вместе было теплее), читали письма с фронта, книжки, рисовали плакаты, выпускали газеты для школы и госпиталя. С первого класса мы шефствовали над ним. Было страшно: раненые, кровь, стоны, а мы – маленькие девчушки пытались кого-то напоить, кому-то написать письмо, кому-то рассказать, что слышали по радио о делах фронтовых. Иногда что-то пели или читали стихи, но чаще помогали скручивать после первичной обработки бинты, вытирали пыль, подметали или просто сидели рядом с ранеными. С первых дней войны мы чувствовали себя взрослыми, особенно когда приходилось стоять в очереди за хлебом, сменяя старших, возить с младшими и читать им сказки при дрожащем свете коптилки.

Утром в школе уроки начинались с информации «Вести с фронта», в классах висели карты, где мы отмечали освобожденные города, от школы на фронт собирали посылки. Если приходили ответы, мы были счастливы. Очень мудро и незаметно всем этим в начальных классах руководила моя первая учительница Анна Семеновна Манухина. Потом появились разные предметы и разные учителя.

ля. Конечно, особой любовью и поклонением пользовался бывший фронтовик Анатолий Данилович Андронов. В его изложении отечественная история была триумфом боевых побед России. Но это очень точно и верно корректировала преподаватель литературы – Ирина Николаевна Шарова. Из ее рассказов и анализа произведений русских и зарубежных классиков мы узнавали очень многое о неизбежных трудностях в жизни великих политиков и военно начальников, о путешественниках, ученых, писателях. Вместе с М.Ю. Лермонтовым и Л.Н. Толстым мы были на Бородинском сражении, вместе с А. Чаадаевым и А.С. Пушкиным участвовали в тайных обществах и были вместе с декабристами на Сенатской площади, знали поэзию серебряного века. Я пишу об этом столь подробно, чтобы показать, что в СССР в московской школе преподавали не только советскую историю и советскую литературу. Нас учили грамотно писать, умело излагать собственные мысли, в сочинении никому бы из нас не пришлось в голову дословно списывать текст учебника. Это считалось полным провалом. Мы учили на память стихотворения классиков и получали от этого огромное удовольствие. Устный счет уже в начальной школе не вызывал затруднений, мы умели решать сложные задачи по геометрии и тригонометрии. В 10 классе нас обучал лучший математик Москвы Константин Петрович Сикорский. Как попомогли мне эти знания, когда моим руководителем оказался профессор А.А. Уранов – один из первых применивший математические методы в ботанике.

Особую благодарность я должна высказать своей учительнице биологии – Марии Николаевне Микрюковой. Она разрешала в любое время после уроков приходить в кабинет биологии, возиться с цветами, ставить разные опыты. В Москве мне так не доставало нашего довоенного сада, наших цветов. И комнатные растения в классе и в кабинете очень утешали меня, особенно после смерти деда в 1950 г., которая стала для всей семьи тяжелой утратой. В маленьких комнатах нашей коммунальной квартиры на Старом Арбате, где жило более 25 человек, цветы не разводили. Поэтому я с большой охотой читала книги по биологии, увлекалась идеями И.В. Мичурина и Л. Пастера.

После окончания войны с 1946-47 гг. нас стали возить в театры и музеи, хотя продовольственные карточки еще не отменили. Наши учителя очень хотели, чтобы мы выросли образованными людьми, достойными своей великой Родины. У нас был очень дружный класс – мы помогали друг другу, бегали навещать больных, объясняли им уроки, приносили книжки, делились завтраками. Особая дружба связывала меня с Ингой Поздняк, Оксаной Липицкой, нашей вожатой – Викой Ямайкиной (фото 3). Мы вместе готовили уроки, увлекались книгами, без конца перечитывали «Два капитана», и девиз героя этой книги Сани Григорьева – «Бороться и искать, найти и не сдаваться!» – стал и нашим девизом. В старших классах походы и общественные дела сблизили меня с Надей Варгуниной, Валей Караваевой и Таней Немановой, Леной Лимановой, Людой Бродяевой.

С 7-го класса я стала ходить в туристический кружок дворца пионеров, участвовала в походах по Подмосквовью, собирала гербарий. Летом 1951 г., после окончания 8-го класса, руководитель нашего кружка Н.И. Денисова, организовала большой поход через Южную Украину и Крым. Мы побывали на стройке Каховской ГЭС, несколько дней рыли для нее котлован, изучали природу заповедника Аскания-Нова, прошли южные степи Украины, где по ночам дежурили

у костра, отгоняя степных волков. Потом мы перешли Сиваш, проехали степной Крым и оказались в Бахчи-Сарае, лазили по горам, собирая под руководством геологов-студентов МГРИ образцы горных пород и минералов. Наконец, мы добрались до южного берега Крыма, остановились недалеко от Артека. Насладившись морем, 3 девочки и 7 ребят провели ночь в горах в Крымском заповеднике, слушали шакалов, наблюдали за оленями, встречали восход солнца. Полтора месяца походной жизни помогли нам не только понять, что в одиночку человек не может выжить в этом мире, даже если нет войны, но и выбрать себе будущую профессию. Именно тогда я решила стать ботаником, хотя оставшиеся два школьных года меня очень притягивала литература. 5 марта 1953 г. мы, как и многие из молодого поколения, тяжело пережили смерть И.В.Сталина и чуть не погибли на Трубной площади, когда тайком ходили прощаться с ним, но так и не дошли.

В 1953 г. я окончила 43 школу г. Москвы с золотой медалью. Все мои подруги поступали в МГУ на биологический, геологический и географический факультеты, звали с собой. А я хотела стать учителем-биологом, в этом видела свое призвание. Но когда я стала советоваться с бабушкой и отцом, они мне сказали, что этот вопрос я должна решить сама. «Где учиться, за кого выходить замуж, где работать – это выбор самого человека, он не должен перекладывать его на плечи даже самых близких людей». Таков был их мудрый совет. Хотя все школьные годы я много болела (ревматизм, сердце, ухудшение зрения) и с трудом прошла медкомиссию, я поступила в Московский государственный педагогический институт им. В.И. Ленина на факультет естествознания. Это моя alma mater! Студенческие годы, наверное, для многих – самая прекрасная пора, но мне особенно повезло. На нашем факультете бережно сохранялись лучшие научные кадры, несмотря на разгром биологии на сессии ВАСХНИИЛ 1948 г. Нам читали лекции выдающиеся ученые своего времени: знаменитый геолог – академик В.А. Варсановьева, зоологи – академик А.И. Гиляров, профессор Ф.Н. Правдин, профессор В.Ф. Натали, профессор С.П. Наумов; ботаники – профессор А.А. Уранов, профессор В.Ф. Верзилов, доценты: И.С. Михайловская, М.С. Хомутова, Т.И. Серебрякова (фото 5); из анатомов – профессор И.А. Сухарев; из химиков: лауреат Госпремии, д.х.н., профессор С.А. Балезин; профессора С.Я. Демяновский и А.Н. Смолин, заслуженный деятель науки, д-р хим. наук Ю.Б. Филипович; из методистов – профессор В.С. Полосин и профессор В.А. Тетерюк. Это благодаря их неутомимому труду и преданности своим наукам выросли многие поколения учителей биологии и химии для всей страны. Пусть их имена еще долго живут в памяти их учеников и следующих поколений.

Но, может быть, самым главным в жизни студентов, специализирующихся по ботанике, был ботанический кружок (фото 5). С I курса мы – ботаники (Л. Заугольнова, Е. Чахалян, Н. Нейгауз, я и другие сокурсники) – участвовали в его заседаниях, делали доклады, ездили на экскурсии осенью, зимой и весной. На заседания ходили все преподаватели. Но его душой и бессменным руководителем был А.А. Уранов. Его анализ докладов, рассказы о своих учителях – В.В. Алексине, А.Н. Строгонове, П.А. Баранове и других, – об экспедициях и научных дискуссиях мы слушали затаив дыхание. Со II курса небольшая группа студентов-кружковцев регулярно посещала лекции по геоботанике Алексея

Александровича в МГУ, курс луговедения профессора Т.А. Работнова и географию растений профессора С.С. Станкова. Кроме того, на нашем факультете были открытые спецкурсы на всех кафедрах, куда допускались даже первокурсники. Но самую большую аудиторию собирал профессор А.А.Уранов (фото 6). На его лекции, кроме биологов, приходили математики, физики, историки, литераторы. Как он читал лекции! Это был высший научный артистизм. Его можно было слушать как музыку, смотреть – как великолепную постановку. И это не только из-за дикции и поставленного голоса. Это как-то не замечалось, потому что в каждом предложении сверкала и искрилась мысль. Он не уставал радоваться удивительному совершенству природы, открывая его и в строении мельчайших водорослей, и в законах жизни растительного покрова.

Женя Чахалян, я и Люда Заугольнова (фото 8) все годы учебы занимались вместе, готовились к экзаменам, разрабатывали свою методику. После окончания института Женя Чахалян уехала к родным в Батуми и через несколько лет наша связь прервалась. Наша студенческая дружба с Л.Б.Заугольновой свела нас на долгие годы: мы вместе учились в аспирантуре, работали в ПБЛ, читали лекции на ФПК, писали совместные монографии; а когда я уехала в Йошкар-Олу, Людмила Борисовна, как и моя сестра О.В.Смирнова, приезжали читать лекции, участвовали в конференциях, помогали аспирантам.

Настоящей школой для нас были полевые практики: I курс – в п.Вербилки Московской области – на берегах р.Дубны; практики II, III курсов – в Павловской Слободе на Агробиологической станции в Истринском районе Подмосковья. Мы любили свою Павловку, ее леса и луга по берегам Истры и Беляйки.

Наш курс начинал обустривать территорию АБС, мы посадили много деревьев. И теперь лиственницы, вязы, рябины и сирень радуют новые поколения студентов МПГУ. В Павловке студенты не только собирали гербарии, описывали геоботанические площадки, но на зоологической практике слушали на ранней зорьке пение птиц, учились различать их по голосам, наблюдали за гнездами. Наши группы достались орнитологам: профессору А.В. Михееву, декану факультета, и доценту В.И. Орлову – будущему декану. Их экскурсии остались в памяти на всю жизнь. Хороши были и традиции практик: 22 июня проходило факельное шествие к могиле замученных фашистами осенью 1941 года раненых красноармейцев, а каждый V курс приезжал после выпуска на свой прощальный костер. Были на практике и ночные костры, и песни. Мы были дружной группой, а в нашем институте почти одновременно с нами учились Ю. Визбор, А. Якушева, Ю. Ким. Мы их слушали на институтских концертах или слетах. Тогда зарождалась авторская песня.

Но, кроме этого, студенческие годы подарили нам возможность ездить в экспедиции и заниматься наукой. После первого курса в 1954 г. я совместно с аспиранткой Т.Г. Соколовой (в будущем – д-р биол. наук) поехала в Приокско-Тerrasный заповедник, где под руководством знаменитого московского флориста П.А. Смирнова собирала гербарий, и к его великому удивлению я обнаружила новый для заповедника вид из рода *Orchis*, о чем впоследствии П.А. Смирнов справедливо написал во «Флоре ПТЗ» как о случайной находке. В 1956 г., 3 студента члены ботанического кружка (Л. Жукова – III к., И. Ермакова – II к., Т. Крастошевская – II к.) (фото 8, 9), получили задание от А.А. Уранова –

составить карту лугов Дарвиновского заповедника. Дремучие леса, красочные островки лугов ДГЗ и необозримая водная гладь Рыбинского водохранилища вначале произвели огромное впечатление. Но подводные мертвые березняки, затонувшие колокольни и деревни, хорошо видные даже недалеко от берега, развевали первые сказочные картины. Сотни тысяч гектар лучших лугов Мологи и Шексны оказались под водой. Все это до сих пор стоит перед глазами... Там для курсовой работы я стала изучать белоус торчащий. Ему была посвящена моя первая публикация. Инна исследовала овсяницу луговую, а Таня потом объединила в курсовой все наши материалы по геоботаническим описаниям. Мы втроем стали настоящими друзьями. В 1957 г. – та же бригада отправилась работать на станцию пойменного луговодства на Оке в с. Дединово. Необъятные просторы Дединовской поймы 18 км шириной, тихие заводи и быстрое течение Оки, переворачивающей плоты; весенний разлив, превращающий пойму в огромное озеро, где плывут сваленные деревья; неубранные стога сена; дома – наполовину скрытые под водой, по улице – как в Венеции – можно только плыть на лодке. А потом – после половодья – луговые травы расстилают мягкий ковер у твоих ног, а иногда скрывают тебя с головой, когда ты лежа описываешь 1000-ную площадку для познания тайн жизни луговика дернистого. В Дединово нашим руководителем был д-р биол. наук, профессор Т.А. Работнов. Он не только учил нас наблюдать за своими многолетними опытами, разбирать укусы, но много интересного рассказывал о новых достижениях науки, о своем учителе – Л.Г. Раменском, о встречах с А.П. Шенниковым; интересовался морфологией растений, всегда сетовал, что ему не хватает знаний в этой области. Там я снова стала собирать материал по шучке – будущему объекту моей кандидатской диссертации.

Наша дружба с Инной Михайловой Ермаковой, старостой ботанического кружка, затем аспиранткой А.А. Уранова, канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник ПБЛ МГПИ, сохранилась до сих пор. Большую часть жизни мы вместе работали в луговой группе ПБЛ, ездили в экспедиции, участвовали в выпуске монографий и методических изданий Урановской школы.

Весной 1957 г. ботанический кружок под руководством доцента М.С. Хомутовой ездил в Курский заповедник. Весна в степи – этого раньше никто из нас не видел.

Разве так когда-нибудь бывало?
Снег из белых лепестков весны!
Терн в цвету... Как снега покрывало,
Все одело: балки и кусты.

Ветерок, шутя, с колючих веток
Обрывает нежный белый цвет...
Закружил, умчал и бросил где-то,
Как весны ушедшей легкий след.
А весна уж соловьем запела,
Грушу, как невесту, убрала,
Дымкою зеленой пролетела...

Может, счастья и тебе дала?!
С кружком впервые ездила и моя сестра Оля.

В 1958 г. мы отправляемся в Тульские засеки, на этот раз нашим руководителем была Г.И. Пешкова – выпускница кафедры, впоследствии закончившая аспирантуру, защитившая диссертацию по бримологии и работавшая долгое время доцентом ТСХА. Результаты поездок кружка оформляли в виде альбомов, газет, докладов. Но главное – мы узнавали многообразие природы, учились наблюдать и беречь ее огромный мир.

В те годы общественная работа была неотъемлемой частью студенческой жизни: я была старостой, секретарем комсомольского бюро факультета, заместителем редактора стенной газеты «Естественник». В эти годы ее главным редактором была Т.И. Серебрякова. 1956 год и для нас – студентов МГПИ – был трудным годом переосмысливания роли личности И.В.Сталина в жизни нашего народа. О многом мы узнавали впервые, но незнакомое чувство раскрепощения появилось не только у старшего поколения.

1957 г. ознаменовался проведением Московского Всемирного фестиваля молодежи, в котором и нам довелось участвовать: в МГПИ проводился Всемирный семинар молодых учителей, а в МГУ – молодых ученых.

В 1958 г. я закончила с отличием факультет естествознания, была оставлена на кафедре. Первые шаги молодого преподавателя были трудными, тем более что студенты-заочники были моими ровесниками или старше меня. Научные исследования популяций щучки дернистой в Дединове продолжались. Но, кроме этого, в 1959-1961 гг. я по приглашению Жени Чахалян работала в Батумском и Тбилисском ботанических садах и по собственной инициативе побывала в Никитском ботаническом саду, собирала гербарий для кафедры, знакомилась с растительностью субтропиков. «Ботаник должен использовать любую возможность, чтобы увидеть новые для него растения, изучить их местообитания, биологию», – говорил Алексей Александрович.

В 1960 г. у нас на факультете произошло страшное событие – была зверски убита наша студентка-ботаник, редактор газеты Маша Горбунова-Посадова. Факультет выбрал меня общественным обвинителем. Это были тяжелые дни: потеря друга, знакомство с уголовным делом, поиски свидетелей, привлечение прессы. Мне помогали Машины многочисленные друзья. Состоялся открытый суд, освещавшийся в Комсомольской правде известным журналистом С. Соловейчиком. Убийца получил максимальный срок, несмотря на высокое покровительство его отца – сотрудника КГБ. Свою обвинительную речь я плохо помню, но родные Маши и ее друзья меня благодарили. После этих событий они приняли меня в свою дружную туристскую компанию, с которой потом я была связана долгие годы. Во время судебного процесса я узнала другую сторону жизни, где господствовали законы уголовного мира, по которым жизнь человека не стоила ничего. Но, к счастью, им противостояло студенческое братство, объединившее тех, кто верил в дружбу и любовь, умел защищать не только живых, но и честь погибшего друга, они первыми протягивали руку помощи и никогда не оставляли товарища ни в горе, ни в радости:

«Друга не надо просить ни о чем,
С ним не страшна беда!
Друг мой – третье мое плечо –
Будет со мною всегда».

Это была не только любимая песня – это было жизненное кредо интеллигенции 60-х годов. Как бы хотелось вновь вернуться в те далекие 60-е – посидеть у костра в новогоднюю ночь, послушать песни Юлия Кима, Ады Якушевой, Валерия Агриколянского, Виктора Малосолова, Славы Данилова, перекинуться информацией с Виктором Миташевым, Юрой Кругляковым, с Юрой и Тасей Федуловыми, Борисом Буховцевым, Володей Свинкиным, Киной Мондрус, Ниной Эйдельман и многими, многими другими членами этого братства. У нас были не только походы: дежурства в больницах и туберкулезном санатории, поиски лекарств, книг, поддержка в критических ситуациях, ссылка на Сахалин друзей, расставания с любимыми и, конечно, свадьбы. В 1964 г. мои друзья-туристы помогли мне в Дединове копать почвенные ямы, были со мной во время похорон моей бабушки. Смерть моей мамы-бабушки изменила для меня мир: я осталась без надежной защиты и опоры, без родительского кокона, не защищенной от бурь и ветров нашего сурового мира. Бабушка дала мне много больше, чем многие матери: она не только растила и лечила меня, учила читать и писать, хозяйничать в доме и в саду, любить людей, цветы, зверей и птиц, помогать друзьям, помнить о стариках... По ее опыту я создала и свой дом. Ее образ я всегда храню в своем сердце.

В 1965 г., когда, по вине врачей скорой помощи, мы потеряли накануне защиты ее диссертации Марину Снаговскую (фото 11) – аспирантку А.А. Уранова, моего близкого друга, провожали ее в последний путь не только наша кафедра и факультет естествознания, но и наши друзья-туристы. Потом каждый из них выбрал свою дорогу: одни стали докторами наук (два химика, два биолога), другие – кандидатами, третьи – высокими профессионалами: журналистами, инженерами, биологами, литераторами. Некоторые рано ушли из жизни, оставив свой светлый след на Земле. Но для всех нас «круг друзей у костра, поющих под гитару наши песни» – незабываемый образ нашей юности. Как давно это было! Теперь только иногда в бессонные ночи я вспоминаю их...

«И вот тогда из слез, из темноты,
Из бедного невежества былого
Друзей моих прекрасные черты
Появятся и растворятся снова».

В 1960 г. наша дружная семья впервые с 1941 г. разделилась. Тетушка, бабушка и сестра получили комнату на Ленинском проспекте в двухкомнатной квартире. Мы покинули нашу коммуналку в Гагаринском переулке на Старом Арбате, где прожили около 18 лет, где мы с сестрой закончили школу, я – МГПИ, Оля поступила в МГУ на биолого-почвенный факультет. Еще в школе она занималась в знаменитом кружке П.П.Смолина, потом я привела ее на кафедру в наш ботанический кружок, познакомила с Алексеем Александровичем. В МГУ на кафедре геоботаники она стала его дипломницей, а в 1964 поступила

в аспирантуру. Закончив ее, работала в ПБЛ и в 1969 г. защитила кандидатскую диссертацию. Трудно объяснить, почему мы, такие разные, выбрали одно научное направление – ботанику: я занималась лугами, Ольга – лесами. У каждого были свои объекты, свои ученики, свои экспедиции. Я – в большей степени преподаватель, Ольга, прежде всего, ученый, заведует лабораторией ЦЭПЛ РАН, хотя теперь она активно занимается подготовкой научной смены – магистрантов и аспирантов в Пушкинском университете. Мы всегда помогали друг другу, я знала, что в трудные времена, да и в повседневных делах, я могла рассчитывать на поддержку сестры как очень близкого человека. Самое интересное, что из нашей коммунальной квартиры на Старом Арбате вышло 3 доктора биологических наук: кроме нас двоих, эту ученую степень получила и Л.С. Плотникова, работавшая в ГБС.

60-е годы – Хрущевская оттепель – время надежд и высоких стремлений, время Юрия Гагарина. Встреча его в Москве была всенародным праздником, торжеством Российской науки и техники, но главное – это было прекрасным примером бесстрашия человеческой души нашего соотечественника, ставшего гражданином мира. Думалось, что пришли новые времена...

В 1961 г. я получила от института шестиметровую комнату в коммунальной квартире на Плющихе и поступила в аспирантуру к профессору А.А. Уранову (фото 12, 13, 14). Годом ранее МГПИ им. В.И. Ленина соединили с Городским пединститутом, на кафедру пришел коллектив, возглавляемый профессором И.Г. Серебряковым – главой морфологической школы в СССР. Но заведующим кафедрой остается профессор А.А. Уранов, создавший к этому времени совместно с профессором Т.А. Работновым популяционно-онтогенетическое направление. Объединение популяционно-онтогенетического и морфологического направлений оказалось чрезвычайно плодотворным: расширяется аспирантура, регулярно проводятся научные семинары, собирающие не только наших преподавателей, аспирантов, студентов, но и других московских ботаников.

В 1964 г. открывается проблемная биологическая лаборатория с двумя отделами: зоологический – возглавляет профессор С.П. Наумов, ботанический – профессор А.А. Уранов. Начинается интенсивное изучение онтогенеза и структуры популяций растений, проходит серия защит аспирантов Алексея Александровича и Ивана Григорьевича: Н.И. Шорина, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, Е. Курченко, Л.И. Воронцова, Н.И. Белянина, Л.М. Шафранова, Л.Е. Гацук, Е.И. Барабанов, Б.П. Степанов. Моя защита состоялась в марте 1967 г. на ученом Совете биолого-химического факультета МГПИ; тема диссертации – «Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах». Моими оппонентами были д-р биол. наук, профессор МГУ Т.А. Работнов и канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник ГБС Н.В. Трулевич. В 1968 г. блестяще защищает докторскую диссертацию Т.И. Серебрякова, а в 1969 г. уходит из жизни после тяжелой болезни И.Г. Серебряков, и Татьяна Ивановна становится во главе серебряковской морфологической школы, помогает завершать работы его аспирантам, выпускает блестящую монографию «Морфогенез побегов и жизненные формы злаков» (1971), которая становится настольной книгой не только агрологов, но и морфологов широкого профиля.

После защиты диссертации летом 1967 года для меня начался период дальних выездных практик и экспедиций. Это совпало с созданием моей семьи – я вышла замуж за Льва Александровича Исаева (фото 15) – прекрасного человека, ставшего не только моим мужем, но и верным другом, постоянным помощником во всех поездках, в моих педагогических и научных делах. По профессии он инженер-железнодорожник, зам. заведующего отделом энергетики ЦНИИ МПС, автор многих патентов, и его труд вложен в скоростные поезда Москва – Санкт-Петербург; их испытывали на знаменитом «кольце» – экспериментальной базе института, где он проводил много времени. Лев Александрович – ветеран Великой Отечественной войны, прослуживший в пустынях Монголии с 1939 по 1945 гг., где нашим частям противостояли отборные японские войска, и много наших солдат осталось там, в монгольских пустынях. Лев Александрович – один из активных лекторов Москвы по международным вопросам и истории, книголюб, страстно увлекающийся путешествиями по историческим местам, знаток древней русской архитектуры.

Наша первая с ним практика и экспедиция – на Соловецкие острова (фото 16, 17). Как поется в песне: «На Соловецких островах – дожди, дожди». Наш теплоход отплыл из Архангельска в дождливую погоду, но на небе была яркая радуга, и она вселяла в нас надежду. За 8 дней мы изучили растительность Б. Соловецкого острова, исследовали побережье, собирали водоросли, разыскивали растения самого северного ботанического сада, который основали узники Гулага, и нашли! Мы были на экскурсии в монастырских кельях, где содержали арестантов, лазали по стенам монастыря, сложенного из огромных валунов, и собрали гербарий растений, прижившихся на этих стенах. Одним из инициаторов этого была староста группы Наташа Торопова – ныне канд. биол. наук, профессор МНЭПУ. Чего только не росло на старых стенах: маленькие деревца елей, рябин, березок, можжевельника, а еще – черника, брусника, водяника, тимьян, куропаточья трава, линнея северная, щучка дернистая, лерхенфельдия извилистая, несколько видов колокольчиков, тысячелистник обыкновенный с розовато-фиолетовыми корзинками, наши привычные спутники – подорожники, одуванчик, горошки, клевера и многое другое. Но все – более красочное и яркое, чем в Подмоскovie! Флора стен Соловецкого кремля насчитывала около сотни видов. Изучив Б. Соловецкий остров, мы на лодке (фото 18) перебрались на остров Анзер, осматривали колокольню и полуразрушенную церковь, к сожалению, полностью уничтоженную в 70-х годах.

В этой экспедиции наша дружная группа научилась очень многому: трудным переходам по 30 км в день, геоботаническим описаниям в лесах, на лугах, на побережье с 2-х ночи и до ... дождя, сушке гербария над костром, приготовлению еды под пленкой, потому что с неба льются водопады дождя, управлению лодками в походе по озерам, ночным купаниям, экономии денег и пищи, борьбе с простудами и комарами. Мы все делились последним и радовались песням под гитару. Все это и определяло общее состояние счастья – и студентов, и нас – руководителей.

Потом наша соловецкая группа ездил с нами в 1969 г. в Закарпатье. До этого были Архангельск, Холмогоры, путешествие по Северной Двине до Котласа, Дединово. С 1970 по 1980-е годы мы слевой на выездных практиках и в экспе-

дициях объездили все северные области, включая Мурманскую область, Карелию, заповедник «Кивач» (фото 19) и Кандалакшу, Кижы, Заонежье; организовали экспедицию на оз. Байкал (фото 20). Целью наших поездок было изучение структуры популяций лерхенфельдии извилистой, луговика дернистого и луговых растений других жизненных форм. Одновременно мы делали геоботанические описания, составляли списки растений, собирали гербарий для кафедры, проводили экскурсии со школьниками. Север покорял не только белыми ночами, но и бескрайними просторами, вместившими и тундровое криволесье, и кустарниковые тундры, и необыкновенное многообразие лишайников, и необозримые луга в пойме Северной Двины. Может быть, более всего он удивлял особой красотой людских характеров: спокойные, уверенные в себе, умеющие превозмочь любые трудности, всегда помогающие другим, (при этом не выбирая свой или чужой), умеющие разделить с товарищами и радость, и горе, знающие, что только сообща, всем миром можно одолеть беды, отстроить дома, пережить пургу и суровые морозы, рубить и сажать леса, прокладывать и восстанавливать дороги, возводить электростанции, города, корабли, растить детей. Ни разу за время моих многочисленных экспедиций на Север я не боялась за безопасность своих студентов. Во многом это объяснялось и присутствием старшего мудрого спутника, идущего рядом, – моего мужа Льва Александровича Исаева.

В экспедициях мы всегда показывали студентам исторические достопримечательности: музеи, театры, монастыри, церкви и многое другое. Этим, как правило, занимался Лев Александрович. Это был его вклад в повышение общей культуры наших студентов. И лекции по истории, по архитектуре, по международному положению и разговоры у костра, и песни – все обогащало наши души и сближало разные поколения...

4 октября 1974 г. скоропостижно от рака легких умирает А.А. Уранов. Кафедра и проблемная лаборатория осиротели. В этот год мы готовились к XII Всемирному ботаническому конгрессу. За полчаса до смерти Алексей Александрович еще правил наши тезисы для материалов конгресса. Для кафедры, всех учеников и коллег кафедры, факультета, МГПИ, МГУ, для ботаников СССР это была невосполнимая потеря.

А.А. Уранов достаточно долго был председателем Ученого совета МГПИ и Ученого совета биолого-химического факультета МГПИ, членом Советов по защите диссертаций и в МГПИ, и на биолого-почвенном факультете МГУ, членом Проблемного совета БИН АН СССР. Более чем за 50 лет преподавания он подготовил многие поколения учителей, работавших в различных городах бывшего СССР. Его общественная деятельность была необычайно многогранна. А.А. Уранов был председателем Совета по биологии, возглавлял ряд научно-методических комиссий при Министерствах Просвещения СССР и РСФСР, подготовил издание программ по ботанике и полевой практике. Кроме того, он был членом редколлегии журнала «Биологические науки», много работал в издательстве Большой Советской Энциклопедии и издательстве «Просвещение», был председателем Московского отделения и вице-президентом Всесоюзного ботанического общества. За заслуги в области народного просвещения он был награжден Орденом Трудового Красного Знамени.

А.А. Уранов – автор более 70 научных трудов, соавтор одного из лучших, многократно переиздававшегося учебника «Ботаника» для университетов и педвузов, которым пользуются до сих пор, двух учебных пособий: «Наблюдения на летней полевой практике» (1964), «Методологические основы систематики растений (в их историческом развитии)» (1979).

Он вырастил более 50 аспирантов. Сотрудники кафедры и Проблемной лаборатории, аспиранты, выпускники ФПК, бывшие студенты МГПИ и МГУ, его бывшие дипломники и курсовики и составили Урановскую школу – «Урановское гнездо», озаренное его могучим духом, живущее его идеями до сих пор. Но это официальная сторона дела.

Чем притягивал он людей?

Пожалуй, прежде всего, необыкновенной ясностью научного мышления. Ему была подвластна красота логики и систематики растений, и геоботаники, и географии растений, и морфологии. Широта его взглядов, умение обобщать, соединенное с эрудицией почти энциклопедической, ставшая теперь редким качеством, покоряла любую аудиторию. Только сейчас понимаешь, что лишь творческая радость познания природы давала ему силы для колоссальной научной работы, для множества организационных дел, для «возни» со своими учениками и студентами (и разве только со своими!). Это было самым важным его жизненным кредо – учить своих учеников. В этом был смысл его существования. Очень хорошо сказал об этом на траурном митинге академик М.С. Гиляров: «Он сделал мало, если иметь в виду число его статей, и все же он сделал неизмеримо много, потому что создал свою школу». Алексей Александрович очень хотел, чтобы каждый из нас развивался как оригинальный исследователь, но он не менее ценил и педагогическую устремленность, умение работать со студентами и аспирантами. Может быть потому, что ему самому это всегда было интересно. С каждым новым аспирантом он молодел и загорался его темой. Контакты с ним были удивительно благотворны. Он мало хвалил, больше ругал, особенно, когда правил рукописи. Его необыкновенное личное обаяние заставляло забывать обиды и думать только о научных проблемах и своих ошибках. Но и похвала шефа запоминалась надолго! Как удавалось ему задевать какие-то струны человеческих душ, заставлять поверить в себя, в свои возможности. Его вера в учеников помогала нам всегда.

Он покорял всех, даже у своих противников он пользовался огромным уважением. Конечно, были исключения, но, пожалуй, либо – по недомыслию, либо, по черной зависти. Но не только его ум, широта души, эрудиция, логика и умение общаться с людьми поднимали его престиж, может быть, не меньше – его бескорыстие. Только в последние годы он начал писать в соавторстве со своими учениками, а до этого он выпускал их самостоятельно, раздаривал массу своих идей, редактировал их тексты и не успевал писать собственные статьи и монографии. Пожалуй, для нас всегда оставалась загадкой, почему он успевал делать во много раз больше, чем те, кто был вдвое – втрое моложе его. Конечно, в последние годы он устал: учебные нагрузки, лекции, аспиранты, дипломники, бесконечные статьи и диссертации, консультации, семинары в Проблемной лаборатории, заседания Ученых советов, министерских комиссий и т.д., и т.д. Он заставлял себя выдерживать все!

Всей своей жизнью Алексей Александрович учил нас:

...Преданности своему делу – везде, всегда, даже в мелочах. Ничто – ни болезни, ни домашние заботы, ни любимая музыка, ни книги – не могло заставить Алексея Александровича бросить конкретное дело, а тем более дело его жизни – служение науке и педагогике, служение своим ученикам.

...Созиданию во всех его проявлениях. «Человек должен, – говорил Алексей Александрович, – оставить после себя что-то значительное: учеников или школу, развивающую новые идеи, кафедру или институт, гербарий или библиотеку, может быть, посаженные деревья и дружную семью, а еще – добрую память» А для этого, считал он, нужно работать 25 часов в сутки. Алексей Александрович уважал только тех, кто работает так же увлеченно, как он сам. «Я должен, я могу...» – повторял он латинское изречение. И, действительно, он мог очень многое, и многое успел сделать. При этом Алексей Александрович всегда сторонился «разрушителей». «Их участь ужасна, – говорил он, – после них остаются только руины ... храмов, домов, развалившихся научных школ и кафедр, раскритикованные идеи, сломанные судьбы... Поэтому никогда не допускайте их к власти»

...Любить природу, изучать ее многообразие. «Ничего нет прекраснее общения с природой» – говорил он. Он великолепно знал флору, любил работать с гербарием. По его инициативе на кафедре ботаники МГПИ был создан один из самых крупных в России гербариев. Для него самого символом мужества были подснежники.

...Почитать своих учителей! Это было первейшим правилом его жизни, он всегда находил повод вспомнить И.И. Спрыгина, В.В. Алехина, А.Н. Строганова, Л.М. Кречетовича и многих других. Он часто говорил нам: «Я чту христианские заповеди: ни убий, ни укради, почитай отца и мать своих, воспитателя, своих учителей... Учитель – это навсегда. Надеюсь, вы читали Данте и помните, что неблагодарные люди попадают в девятый круг ада. Я не хочу такой судьбы ни для одного из своих учеников». Он презирал предателей, тех, кто бросал товарищей в экспедициях, в трудных жизненных ситуациях, в болезни... Они просто переставали для него существовать. И прощал только тех, кто искренне раскаивался.

...Умению работать в коллективе, подчинять свои интересы общим. Почти четверть века он формировал коллектив кафедры ботаники, который органично включал и проблемную лабораторию, и меняющуюся каждые полгода группу преподавателей вузов, приезжающих к нам на ФПК, и аспирантскую братию, и ботанический кружок. Как мудрый руководитель, он поддерживал обстановку, когда помощь и взаимовыручка становились нормой жизни. «В каждом человеке, – говорил он, – изначально заложено стремление отдавать себя людям, нужно только научить каждого находить в этом радость. Это тем более необходимо для биологов-полевиков, иначе в экспедициях и на полевых практиках можно не только сорвать работы, но и не выжить. Современный мир – жестокий мир, и все-таки в нашем коллективе можно и нужно культивировать атмосферу доброжелательности; это не будет мешать ни принципиальной критике, ни плодотворной работе».

После смерти А.А. Уранова, заведующей кафедрой ботаники становится д-р биол. наук, проф. Т.И. Серебрякова. Она постаралась заменить его, и, хотя в полной мере это было невозможно, благодаря дипломатичности Татьяны Ивановны, ее мудрости и высокому профессионализму морфолога, кафедра ботаники МГПИ продолжала развивать популяционно-онтогенетическое направление и классическую морфологию. Это сочетание позволило преподавателям, аспирантам, сотрудникам кафедры и проблемной лаборатории описывать онтогенезы растений разных биоморф, изучать структуру их популяций, защищать эти материалы как диссертации, выпускать книги, проводить конференции.

Первое, что предстояло сделать Урановской школе после смерти А.А. Уранова – выступить на XII Международном Ботаническом конгрессе летом 1975 г. в Ленинграде (фото 21). Там не только был прочитан доклад Алексея Александровича, сделал свой доклад Л.Б. Заугольнова и О.В. Смирнова, кроме того, мы сумели организовать популяционный семинар, на котором на живых объектах в Таврическом дворце продемонстрировали делегатам методику выделения онтогенетических состояний для ряда уже хорошо изученных нами травянистых растений.

Таким образом, Урановская и Серебряковская школы оказались достойными уровня мировых исследований по ботанике и экологии и получили приглашения на XIII Международный ботанический конгресс, но, к сожалению, он проходил в Австралии. «Железный занавес» и финансовые проблемы сделали нашу поездку нереальной.

Благодаря инициативе доктора Дж. Уайта после конгресса было создано международное общество демографов, впоследствии переименованное в общество популяционной биологии. Дж. Уайт поверил в наше направление, предложил выпустить международную монографию, правда, для этого потребовалось почти 10 лет. «The population structure of vegetation» вышла в 1985 г. Намного раньше, в 1976 и 1977 г. вышли две наши коллективные монографии «Ценопопуляции растений», ответственными редакторами первой были А.А. Уранов и Т.И. Серебрякова, второй – уже только Т.И. Серебрякова. В издании участвовало 20 авторов.

70-е и 80-е годы проблемники и часть преподавателей кафедры ботаники активно продолжали описывать онтогенез растений разных биоморф, предприняли попытку изучения динамики ценопопуляций растений. К этому времени в ПБЛ сложилось несколько научных групп: лесная, степная, луговая, морфологическая, изучавшие жизненные формы и онтогенез растений, структуру ценопопуляций и консортивные отношения совместно с зоологами. Урановцы начали выпускать новую серию: «Диагнозы и ключи возрастных состояний растений»: для злаков (1980 – 18 видов, 6 авторов), для луговых растений (1983а – 21 вид, 14 авторов; 1983б – 17 видов, 8 авторов), для лесных эфемероидов (1987 – 18 видов, 11 авторов), для деревьев и кустарников (1989 – 11 видов, 5 авторов). Одновременно выходят 2 методических пособия: «Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций» (1986 – 9 авторов), «Подходы к изучению ценопопуляций и консорций» (1987 – 10 авторов). В последнем издании активное участие принимали зоологи.

1983 г. стал началом нашей совместной работы с лабораторией Института почвоведения и фотосинтеза Пушкинского академгородка. Ст. науч. сотрудник А.С. Комаров, познакомившись с исследованиями нашего направления, стал принимать в них самое активное участие как модельер-биолог и математик (фото 22). Наши материалы стали обрабатываться на Пушкинских компьютерах. Приезжая в Пушкино, мы обсуждали создаваемые модели популяций, перспективы развития популяционного направления, а с 1985 г. я стала привозить туда студентов на практику. В 1986 г., благодаря помощи А.С. Комарова, в Пушкино проходит 3-я Всероссийская конференция, посвященная 85-летию со дня рождения А.А. Уранова. И после нее почти весь коллектив преподавателей и сотрудников кафедры ботаники МГПИ (в том числе и я) проходит стажировку для обучения «компьютерной грамоте» в Институте прикладной математики, возглавляемом академиком А.М. Молчановым. В 1990-1991 гг. в журналах «Общая биология» и «Биологические науки» выходят наши совместные с Александром Сергеевичем статьи о поливариантности онтогенеза у растений. Особая творческая обстановка в Пушкино раскрыла для меня новые грани научных и человеческих отношений, строившихся на твердой уверенности в профессионализме партнера и его порядочности. Все это порождало ощущение надежности, дружеской поддержки и особое состояние души. К счастью, связи с Пушкино не прервались и после моего отъезда в Йошкар-Олу. В 1994 г. в Пушкино был открыт госуниверситет, ведущий подготовку магистров и аспирантов, и в нем создана кафедра системной экологии, которую возглавил А.С. Комаров, защитивший в 2004 г. докторскую диссертацию.

Результатом накопленного опыта «урановцев» явилась коллективная монография «Динамика ценопопуляций растений» (1985), в написании которой приняла участие 17 авторов во главе с ответственным редактором д-ром биол. наук Т.И. Серебряковой. В 1985-86 гг. выходят 2 межвузовских научных сборника: «Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровне» (ответственный редактор д-р биол. наук Т.И. Серебрякова, участвовали 14 авторов) и «Жизненные формы в экологии и систематике растений» (1986 г. – ответственные редакторы д-р биол. наук Т.И. Серебрякова и д-р биол. наук Т.Г. Соколова, 25 авторов). В 1987 г. издается монография О.В. Смирновой «Структура травяного покрова широколиственных лесов» – сокращенный вариант ее докторской диссертации, защищенной в 1983 г. в Совете Ленинградского госуниверситета. В 1988 г. увидело свет коллективное учебное пособие четырех авторов: Л.Б. Заугольной, Л.А. Жуковой, А.С. Комарова и О.В. Смирновой – «Ценопопуляции растений».

Таким образом, за 16 лет после смерти А.А. Уранова в годы управления кафедрой и ПБЛ Т.И. Серебряковой преподаватели выпустили 7 научных и 7 научно-методических изданий (5 – в издательстве «Наука» и 9 – в издательстве МГПИ) по популяционно-онтогенетическому и морфологическому направлениям. Одно из главных достижений кафедры – учебник «Ботаника», «Анатомия и морфология» (1978), главным создателем которого была Т.И. Серебрякова. Она не только написала большую часть текста, подготовила прекрасные рисунки, но и отредактировала весь учебник. В результате Татьяна Ивановна оказалась последней в списке авторов, так как расположила их фамилии по алфавиту, а ее

соавторы – «мужчины-рыцари» – все так и оставили. Но теперь справедливость восторжествовала благодаря д-ру биол. наук, профессору Н.И. Шориной, сумевшей собрать новую команду для переработки этого учебника; тексты и рисунки Татьяны Ивановны они сохранили, поэтому она по праву – первый автор вышедшего в 2006 году переиздания учебника. И это прекрасно. В 70-е – 80-е годы по инициативе Татьяны Ивановны регулярно проводились морфологические школы и 5 конференций памяти И.Г. Серебрякова, а также 3 конференции памяти А.А. Уранова (1977, 1981 г. – Москва и 1986 г. – Пушкино). Это были достаточно серьезные достижения дружно работающего объединенного научно-коллектива Урановской и Серебряковской школ.

Не могу не вспомнить прекрасный педагогический коллектив, сложившийся на кафедре в 60-е – 70-е годы: старейшие преподаватели – доценты М.С. Хомутова – канд. биол. наук, фитоценолог, ботаник-географ; Н.А. Дорохова – канд. биол. наук, миколог, преподававший систематику низших растений; И.С. Михайловская – канд. биол. наук, один из крупнейших специалистов по анатомии растений; Т.М. Покровская – канд. биол. наук, систематик, морфолог; М.А. Гуленкова – канд. биол. наук, морфолог, анатом; канд. биол. наук А.М. Былова – ботаник, географ, эколог, демограф, изучавший онтогенез и структуру популяций стржекорневых растений; канд. биол. наук М.П. Соловьева – систематик, геоботаник; канд. биол. наук (потом д-р биол. наук) А.Г. Еленевский – флорист, систематик; канд. биол. наук Т.Г. Дервиз-Соколова (позднее д-р биол. наук) и самые молодые в те годы коллеги: канд. биол. наук Л.Н. Дорохина – морфолог, анатом, эколог; канд. биол. наук Г.А. Купатадзе – систематик. Несколько особняком в научном отношении стояли физиологи растений: профессор, д-р биол. наук В.Б. Иванов – известный ученый, специалист по ростовым процессам у растений, написавший прекрасные книги; доценты: канд. биол. наук З.В. Васильева, канд. биол. наук Т.А. Кириллова, канд. биол. наук И.В. Плотникова, ст. преподаватель А.С. Ласкина. Зав. лабораторией Ю.В. Русакова; ст. лаборанты: Н.С. Новосельцева, В.Н. Корчагина, В.А. Матвеевичева также вложили свою лепту в процветание кафедры. По манере преподавания: чтения лекций, проведения занятий, по организации работы на полевых практиках – все преподаватели значительно отличались друг от друга. Но было нечто общее, объединившее всех, – высочайший профессионализм, влюбленность в ботанику, стремление отдать студентам максимум знаний, приучить их серьезно работать, уважать и любить представителей огромного мира растений. Многие преподаватели были моими учителями, другие – коллегами, и у всех я училась на лекциях, занятиях, семинарах. Кафедра ботаники МГПИ, ее выдающиеся руководители – профессор А.А. Уранов и профессор Т.И. Серебрякова, весь преподавательский коллектив сформировали меня не только как профессионала-ботаника, популяционного эколога, морфолога и фитоценолога, но и как преподавателя высшей школы. Всю свою жизнь я старалась быть достойным продолжателем дела своих учителей и коллег и всегда с глубокой благодарностью вспоминаю их.

Еще об одном коллективе биохима МГПИ не могу не написать – это наши соседи «по потолку» – зоологи и экологи – удивительно дружный и сплоченный коллектив, складывавшийся, как и кафедра ботаники, с середины прошлого столетия. Я застала трех заведующих этой кафедры: д-р биол. наук, профессора

С.П. Наумова – председателя Совета по защите диссертаций, д-р биол. наук, профессора А.В. Михеева – бывшего декана биолого-химического факультета, д-р биол. наук, профессора Э.Х. Шарову – сменившую профессора, д-р биол. наук Т.И. Серебрякову на посту председателя Диссертационного Совета. Как удалось зоологам, несмотря на все трудности, выпавшие на долю высшей школы, сохранить стабильно работающий коллектив, где каждый имеет возможность заниматься своей темой, ездить в экспедиции, писать учебники, влюблять в себя студентов, обновлять свой коллектив талантливой молодежью?! Своих учителей-зоологов я уже назвала, но горжусь тем, что долгое время моими коллегами были: орнитологи, доценты В.Т. Бутьев и В.М. Галушин (ныне д-р биол. наук), В.Н. Константинов (ныне д-р биол. наук, зав. кафедрой), маммолог канд. биол. наук С.П. Шаталова – секретарь Диссертационного Совета; зоологи-специалисты по беспозвоночным: профессор, д-р биол. наук Н.М. Чернова – ученица М.С. Гилярова, доцент канд. биол. наук М.Е. Черняховский. Наши кафедры в 50-е – 80-е годы жили дружно. Совместные полевые практики в Павловке, выездные практики, заседания кружков и семинаров, совещания и Ученые Советы преподавателей, «елочки» и юбилеи – воспоминания об этом всегда наполнены и радостью, и светлой грустью.

1986 г. стал для меня самым трагическим годом: в течение одного месяца смерть унесла четырех близких мне людей: 30 ноября – умерла от рака легких Т.И. Серебрякова, а 7 декабря – от той же болезни скончался мой отец, который мне был очень дорог. Несмотря на то что мы почти не жили вместе, он был для меня мудрым советчиком, добрым другом, образцом истинно русской интеллигентности и порядочности. Он всегда помогал всем. В его ежедневниках были записаны сотни дел и поручений от родных, своих друзей, друзей жены и дочерей, от аспирантов и сослуживцев. И всегда он старался выполнить обещанное. Главное – он был не сдающимся ни при каких обстоятельствах оптимистом. «А все-таки впереди – огоньки», – это был его девиз, его любимый тост. Накануне смерти он работал над словарем для своего учебного пособия по французскому языку. Через 5 лет у моей сводной сестры Елены Алексеевны Жуковой родится дочка Светлана с диагнозом ДЦП. С рождения она много болеет, но с несвойственным детям мужеством переносит все тяготы лечения. Мы думаем, что она получила в наследство оптимизм деда, а мама Алена и бабушка Нина Михайловна Базилина посвятили жизнь заботам о ней, ее здоровью и обучению.

Даже через 20 лет трудно писать о новом потрясении, которое ожидало кафедру: за полгода «сгорела» Т.И. Серебрякова. Она ушла из жизни на 65-м году, в расцвете творческих сил и замыслов, не написав свою главную книгу о жизненных формах растений. Это было совершенно неожиданно и по-настоящему трагично. Татьяна Ивановна была талантливым ученым, прекрасным лектором, широко эрудированным человеком, исключительно разносторонним и одаренным не только в области науки, но и во всех отношениях. Ее морфологические рисунки были всегда точны и красивы. Большой знаток музыки, живописи, театра, она была наделена и литературными, поэтическими способностями, писала прекрасные стихи. Чертами ее характера были исключительная честность, порядочность, скромность, интеллигентность. Для меня Татьяна Ивановна была близким и дорогим человеком, старшим другом и советчиком. Теперь кафедра



Фото 20. Байкальская экспедиция (1982 г.).



Фото 21. XII Международный ботанический конгресс. Джон Уайт - организатор Международного общества демографии (первый ряд крайний слева) среди участников популяционного семинара, проведенного "урановцами" (ПБЛ МГПИ) (1975 г.).



Фото 22. А.С. Комаров на "заре компьютерной эры" в Пуцино.



Фото 23. Отдых после защиты докторской диссертации на ученом совете ЦСБС СО РАН. Канд. биол. наук В.А. Черемушкина, Л.А. Исаев, аспирантка М.М. Паленова, соискатель Л.А. Жукова и докт. биол. наук О.В.Смирнова (1988 г.).



Фото 26. Почетный профессор МарГУ Л.А.Жукова - зачинатель уникального онтогенетического гербария и популяционно-онтогенетического музея.



Фото 24. Йошкар-Ола. IV Всесоюзная конференция памяти А.А. Уранова. Л.А. Жукова принимает своих московских коллег. В заднем ряду: канд. биол. наук Н.М. Григорьева, докт. биол. наук Л.А. Жукова, канд. биол. наук Н.И. Шорина, канд. биол. наук А.М. Былова; в переднем ряду: канд. биол. наук Л.Б. Заугольнова, канд. биол. наук Н.А. Торопова, докт. биол. наук О.В. Смирнова, канд. биол. наук Н.С. Суторкина (1991 г.).



Фото 25. Праздничное заседание кафедры ботаники, экологии и физиологии растений МарГУ, посвященное юбилею Л.И. Шабалина.



Фото 27. Кафедра экологии МарГУ в 2006 году.



Фото 28. Президиум II Всероссийской конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия».



Фото 29. Семья Исаевых. Старшее и младшее поколения.



Фото 32.



Фото 28. Три сестры.



Фото 27. Разновозрастные представители клана Жуковых. Четыре поколения преподавателей.



Фото 33.

осталась без руководителя, хотя талантливых ученых, как показало время, среди учеников А.А. Уранова, Т.И. и И.Г. Серебряковых было достаточно.

В начале своей болезни Татьяна Ивановна предлагала мне стать заведующей кафедрой, но я отказалась, потому что у меня еще не была защищена докторская диссертация, но главное – я понимала, что не смогу перестраивать коллектив своих коллег, которые, в основном, старше меня или мои ровесники. Это должен был делать нейтральный человек со стороны, разделявший идеи нашего направления. Но все получилось иначе... Татьяна Ивановна остановилась на кандидатуре профессора, д-ра биол. наук А.Г. Еленевского, особняком работавшего на кафедре как флорист и систематик. Его руководителем тоже был Алексей Александрович, поэтому у всех теплилась надежда, что урановская и серебряковская школы сохраняются. Но планы нового начальства оказались другими. Из ПБЛ уходят лучшие сотрудники: зав. ботаническим отделом канд. биол. наук Л.Б. Заугольнова, д-р биол. наук, ст. науч. сотрудник О.В. Смирнова, канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник В.Л. Боголова, позднее с кафедры – доцент, канд. биол. наук Л.Н. Дорохина и доцент, канд. биол. наук Н.М. Григорьева.

В 1988 г. на Диссертационном Совете Центрально-сибирского Ботанического сада СО РАН я защищаю докторскую диссертацию на тему: «Структура и динамика ценопопуляций луговых растений». Сибиряки проявили искренний интерес к изучению онтогенеза и популяций луговых растений, к Урановской школе, так как в ЦСБС в этот период тоже развивается это направление. Их доброжелательность и поддержка, прежде всего, со стороны ученого секретаря Совета Э.А. Ершовой, канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник В.А. Черемушкиной, канд. биол. наук, доцента пединститута Р.А. Мاستинской и моего официального оппонента – д-р биол. наук, зав. лабораторией Н.Н. Лашинского, очень мне помогли. Два другие мои оппонента совершили подвиг и прилетели: из Львова – профессор, д-р биол. наук К.А. Малиновский, из Москвы – д-р биол. наук, ст. науч. сотрудник ГБС Н.В. Трулевич. Кроме того, у меня была прекрасная группа поддержки из Москвы (фото 23): мой муж – Л.А. Исаев, сестра – д-р биол. наук О.В. Смирнова, мои бывшие аспирантки – Маша Паленова, Ольга Ведерникова. Именно успешная защита в ЦСБС открыла для меня дальнейшие перспективы роста, и я всегда помню об этом.

Однако на нашей Московской кафедре ботаники, которая рекомендовала меня к защите, возможностей для развития нашего направления становится все меньше. Поэтому в 1989 г., когда во время студенческой практики в Марийской республике ректор МарГУ профессор В.П. Ившин пригласил меня заведовать кафедрой ботаники, экологии и физиологии растений, я согласилась. Мне хотелось создать новый центр для популяционно-онтогенетического направления, продолжить дело моих учителей. Я рискнула сделать этот шаг, потому что в МарГУ на этой кафедре работала бывшая аспирантка Т.И. Серебряковой, доцент, канд. биол. наук Э.В. Шестакова, бывшая аспирантка А.А. Уранова, зам. декана, доцент, канд. биол. наук Н.П. Грошева, доцент, канд. биол. наук С.Я. Файзуллина, учившаяся на ФПК на нашей московской кафедре и ст. преподаватель, канд. биол. наук О.П. Ведерникова – бывшая аспирантка Т.А. Работнова, который передал мне руководство темой ее диссертации. Все они впоследствии были моей опорой на кафедре. О.П. Ведерникова была главным

инициатором моего переезда в Йошкар-Олу. Кроме того, с 1981 г. мы с Львом Александровичем неоднократно привозили студентов в Марий Эл на выездные практики, работали на лугах М.Кокшаги и в Оршанском районе на постоянных трансектах О.П. Ведерниковой, на волжских лугах в окрестностях Звенигово, на «Пасеке» на территории заповедника «Большая Кокшага», в национальном парке «Марий Чодра» на озере Яльчик. Красота лесного и озерного края Марийской республики привлекала нас. Поэтому Лев Александрович поддержал мое решение, и мы переехали на новое место жительства. Около двух месяцев нас принимала семья О.П. Ведерниковой и ее мамы Р.А. Шабалиной, за что им мы очень признательны, как и за помощь, которую они постоянно оказывали нам при обустройстве нашей новой квартиры, садового участка и во время наших достаточно частых болезней.

Ректорат, факультет, его декан М.Г. Григорьев и кафедра встретили меня хорошо, начались совместные дела по учебной работе, посещение лекций и занятий, руководство практикой, курсовиками, дипломниками. Я привезла на кафедру свою научную библиотеку, и все эти годы преподаватели, аспиранты, дипломники, курсовики и приезжавшие коллеги пользовались ею, наши книги сослужили хорошую службу.

В Москве я разработала рейтинговую систему преподавания, включавшую, как обязательный компонент, творчество студентов при прохождении курса ботаники. Студенты придумывали различные игры, модели водорослей и грибов, создавали определители; коллоквиумы проводились как деловые игры. Все это постепенно стало внедряться на занятиях по систематике низших, морфологии и анатомии растений; появились новые методические разработки. Интенсивно издается учебно-методическая литература по низшим растениям, по ботанике, популяционной экологии и другие. На факультете меня избирают председателем учебно-методической комиссии по биологии.

Теперь нужно было вовлечь преподавателей и студентов в новое научное направление. Эта задача была достаточно трудной, потому что группа физиологов растений до этого занималась изучением процессов фотосинтеза, водного обмена в лабораторных условиях и на участке АБС, к тому же не учитывались этапы индивидуального развития растений, а каждый ботаник имел свою собственную тему. Но постепенно оказалось возможным сочетать все интересы. Мы начали активно изучать онтогенезы лекарственных растений, как дикорастущих, так и культурных. Одним из новых начинаний был выпуск периодического издания «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (I, II, III тома). С 1991 г. была открыта аспирантура по специальностям «Ботаника» и «Экология». Я начала писать заявки на гранты вместе с наиболее активными коллегами. Кафедре была передана ПНИЛ-1.

Уже с 1991 г. наше направление стало получать поддержку Минобразования, затем с 1994 г. – РФФИ и программы «Интеграция», заключались хозяйственные с национальным парком «Марий Чодра». Всего кафедра выиграла 24 гранта. Это позволило нам приобрести вычислительную технику, полевое оборудование и создать онтогенетический гербарий, не имеющий мировых аналогов (фото 24). Сейчас гербарий включает онтогенетические состояния 385 видов. Одновременно начинают создаваться стенды популяционно-

онтогенетического музея, которые размещены на стенах учебной 217 аудитории. К сожалению, руководители БХФ и МарГУ за 16 лет так и не нашли ни площадей, ни средств для развертывания этого уникального музея.

Еще 3 направления активно развивались на кафедре: создание и выпуск научных и методических изданий, организация Всероссийских конференций и Экологический центр. В 1995 г. была опубликована моя монография «Популяционная жизнь луговых растений».

С самого начала было ясно, что поднять уровень научных исследований и преподавания станет возможным, если наладить широкие контакты с университетами и академическими учреждениями. Поэтому уже в 1991 г. мы провели 4-ую Урановскую конференцию (фото 25), посвященную 90-летию со дня его рождения, которая собрала 150 участников из 15 городов, выпустили материалы этой конференции. В 1995 г. кафедра проводит совещание с заведующими кафедрами ботаники университетов, а в 1997 г. родилась новая традиция – Всероссийский популяционный семинар (см. 1.1, фото 10), собравший демографов-экологов, генетиков, занимающихся изучением популяций организмов различных систематических групп, разных царств биосферы. Материалы этого семинара были опубликованы. В 1998 г. состоялся II Всероссийский популяционный семинар, он привлек внимание еще большего числа исследователей. Оба семинара были поддержаны РФФИ, а я была председателем 2-х Оргкомитетов, в 3-м (Йошкар-Ола) и 5-м (Казань) семинаре я участвовала как член редколлегии и программного комитета. Последующие семинары проводятся в разных научных центрах (Нижний Тагил, Сыктывкар, Нижний Новгород), но из-за состояния здоровья такие поездки для меня стали нереальными.

К концу 1998 г. наша кафедра вместе с аспирантами насчитывает более 40 человек. Это одна из самых крупных ботанических кафедр России, по проведенному в МарГУ рейтингу она входит в число лучших кафедр университета (фото 26). В начале 1999 г. на год раньше срока я предлагаю кафедре избрать нового заведующего – д-ра биол. наук, профессора Н.В. Глотова, переехавшего в 1997 г. из СПбГУ на постоянную работу на нашу кафедру. Факультету не хватало докторов, тем более, популяционного генетика, читавшего, кроме того, курс биометрии. Сотрудничество с ним обещало дальнейшее развитие популяционного направления, тем более что д-р биол. наук Н.В. Глотов, д-р биол. наук, гл. науч. сотрудник Института общей генетики Л.А. Животовский и я были инициаторами проведения популяционных семинаров, их активными организаторами. Я надеялась, что кафедра как сложившийся коллектив будет успешно развиваться и дальше. Но оказалось, что она слишком велика для нового заведующего. Так, в 2003 г. вместо одной возникли две кафедры экологии и кафедры биологии растений. Я и большинство моих учеников вошли в состав каф. экологии (фото 27), которую возглавила канд. биол. наук, доц. О.Л. Воскресенская – экофизиолог, талантливый организатор и дипломат. Начался трудный период размежевания и становления новой кафедры.

Несмотря на это, за 3 года на новой кафедре экологии увидело свет 5 научных изданий, в том числе 4-ый том онтогенетического атласа, новое периодическое издание кафедры «Биоразнообразие растений в экосистемах Национального парка «Марий Чодра» (вышли 2 части – в 2003 и 2005 годах), впервые

выпускается книга «Экология города Йошкар-Олы (Авторы: О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябышева, Т.И. Копылова, Е.В. Сарбаева, А.Н. Баранова), а также монография О.Л. Воскресенской и Е.В. Сарбаевой «Эколого-физиологические адаптации туи западной (*Thuja occidentalis* L.) в городских условиях». Кроме того, издано 5 научно-методических пособий, среди которых учебные программы по специальности «Биоэкология». У кафедры экологии появился новый форум – Всероссийская конференция «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (фото 28) Изданы 2 тома материалов этих конференций, продолжает работать аспирантура и докторантура. Под моим руководством защищены 4 кандидатские диссертации (Н.В. Налимовой, М.В. Бекмансурова, Т.В. Ивановой, Е.А. Акшенцева) и одна – совместно с канд. биол. наук, проф. Э.В. Шестаковой (Н.В. Турмухаметовой); под руководством канд. биол. наук, доц. О.Л. Воскресенской защищены 2 кандидатские диссертации Е.В. Сарбаевой и А.Н. Барановой.

Экологический центр, возникший в 1994 г. по инициативе доц. О.Л. Воскресенской и отметивший в 2004 г. свое десятилетие, продолжает успешно работать. Экологический лагерь на оз. Яльчик, организация городских и республиканских экологических олимпиад, подготовка школьников к Всероссийским олимпиадам – это далеко не полный перечень направлений его деятельности. Первые годы я была научным руководителем этого центра, а теперь радуюсь успехам наших сотрудников во главе с Ольгой Леонидовной, развивающих в РМЭ важнейшее направление – экологическое воспитание молодежи и учителей школ.

Финансовую сторону научной деятельности кафедры и ПНИЛ-1, прежде всего, поддерживали гранты. В 2003 г. был завершен грант «Поливариантность онтогенеза и гетерогенность популяций растений», с 2004 г. мы получили новый грант на тему «Экологические механизмы адаптаций растений и устойчивость популяций». В том и другом грантах я выступаю в роли научного руководителя. В дополнение к этому совместно с кафедрой общей химии мы выиграли в 2005 г. экспресс-грант на оборудование для инициативного проекта, 2 гранта – для проведения конференций; сотрудники кафедры участвуют в выполнении внутривузовского гранта по теме «Биоразнообразии», выполняют 5 хозяйственных договоров с нац. парком «Мари Чодра» (ответственные исполнители – канд. биол. наук Е.А. Алябышева, канд. биол. наук М.В. Бекмансуров, канд. биол. наук О.П. Ведерникова, канд. биол. наук Т.В. Иванова, канд. биол. наук Г.О. Османова). Выигранные гранты обеспечивали всех сотрудников кафедры и, прежде всего, молодежь, компьютерной техникой, различным оборудованием, реактивами и материалами, финансами для поездок на конференции, а также возможностью бесплатного издания наших статей в книгах и материалах конференций.

Все наши достижения: заявки и отчеты по грантам, научные конференции и издания, диссертации, учебные пособия, онтогенетический гербарий и музейные стенды – все это создавалось коллективно. Иначе это было бы невозможно. В качестве доказательства мне хотелось бы привести сказку про деду и репку, точнее прекрасный мультфильм на этот сюжет. В конечном счете, последний рывок сделала маленькая мышка, но сколько бы потребовалось таких мышек,

чтобы заменить деда, да и вряд ли бы это помогло. Ведь репку посадил дед! Но без мышки – не мог и он!

Я всегда ценила готовность коллектива нашей прежней большой кафедры сообразно успевать делать очень многое. Нас поддерживали старшие коллеги – профессионалы высокого класса – доценты: канд. биол. наук Лаврентий Иванович Шабалин (бывший декан БХФ), канд. биол. наук Сания Якубовна Файзулина, которые смогли достаточно долго преподавать, успешно вели занятия, практики, доступно и с огромной любовью к своим курсам читали лекции. Какая замечательная коллекция комнатных растений была у нас в 1997-98 гг. благодаря труду Сании Якубовны. Доцент, канд. биол. наук Э.В. Шестакова – прекрасный морфолог Серебряковской школы, один из активнейших исследователей онтогенеза растений, член редколлегии «Онтогенетического атласа»; доцент, канд. биол. наук Н.П. Грошева – бессменный зам.декана БХФ, много лет читающая лекции по физиологии растений для студентов АТИ, доцент, канд. биол. наук Т.К. Пигулевская, окончившая аспирантуру МГУ, читала основной курс лекций по физиологии растений у биологов и спецкурсы, главным образом, по фотосинтезу; длительное время была моим заместителем по кафедре, участвовала в подготовке аспирантов. Преподавание методики биологии, как и работу на методическом участке АБС прекрасно обеспечивала доцент, к.п.н. Мария Матвеевна Кошпаева, которая была неизменным контролером пришкольных участков республики, автором ряда методических пособий, затем ее сменила доцент, к.п.н. И.М. Божьеволина. Старший преподаватель кафедры И.В. Князева организовала факультатив по фитодизайну, который пользовался большим успехом у студентов, а кафедра получила множество прекрасных экспонатов, которые показывали на выставках для семинаров, конференций, в музее краеведения.

Много энергии и душевных сил отдавали кафедре техник Р.М. Алексеева, ст. лаборант Н. Сальникова, а теперь на кафедре экологии – зав. кабинетом И.Г. Богомолова и зав. лабораторией Е.В. Бекмансурова.

В 1990-х годах из Москвы к нам приезжали читать лекции и проводить семинары д-р биол. наук, проф. О.В. Смирнова, д-р биол. наук, проф. Л.Б. Заугольнова, д-р биол. наук, проф. А.С. Комаров, д-р биол. наук, проф. Л.А. Животовский, из Санкт-Петербурга – д-р биол. наук, проф. Н.В. Глотов, из Новосибирска – В.А. Черемушкина, из Твери – академик РАЕН М.В. Марков. Студенты далекой Марий Эл были в курсе последних достижений науки. Ведь тогда в МарГУ не было Интернета. Научные контакты с коллегами из разных уголков России всегда способствовали развитию популяционно-онтогенетического направления.

К настоящему времени в более чем в 60 научных центрах ведутся такие работы. Без поддержки коллег было бы невозможно регулярно выпускать «Онтогенетический атлас лекарственных растений», проводить конференции и семинары. В первом разделе этой книги я написала об истории нашего направления (см. 1.1), но там приведены основные научные центры и перечислены далеко не все работающие демографы, подробно рассказать обо всех в кратком очерке невозможно. Этому нужно посвятить отдельную книгу. Я не знаю, удастся ли мне это сделать. Поэтому заранее прошу простить меня за неполный перечень

популяционных экологов, верой и правдой служивших нашему направлению (см. раздел 1.1, фото 14, 15, 16).

Я пишу об успехах кафедры столь подробно, потому что сейчас на БХФ работает 11 моих учеников кандидатов биологических наук. Для Марийской республики всего подготовлено 12 кандидатов биологических наук из 16, защитившихся под моим или совместным руководством. Конечно, если считать всех моих учеников, то их намного больше. Помещенная в этой книге виньетка отражает это в большей степени (фото 30).

Я горжусь тем, что двое моих учеников – В.П. Лебедев и Д.Л. Теплов – стали докторами наук, Н.А. Торопова – профессор, М.М. Паленова – зав. сектором «Биоразнообразия» ВНИИЛМ, Н.В. Ившин – ст. науч. сотрудник института общей генетики, Т.А. Полянская – зам. директора по науке в нац. парке «Марий Чодра». 7 доцентов и 3 старших преподавателя работают в МарГУ. Доцент, канд. биол. наук О.П. Ведерникова – соросовский доцент, имеет соросовский диплом по биоразнообразию, специалист по лекарственным растениям, закончила докторантуру, является редактором «Онтогенетического атласа лекарственных растений» и других научных и методических изданий. Вместе с доцентом, канд. биол. наук, докторантом Г.О. Османовой она отвечает за онтогенетический гербарий кафедры. Г.О. Османова, в прошлом соросовский аспирант, один из постоянных авторов «Онтогенетического атласа», активно изучает популяционные и морфологические особенности представителей рода *Plantago*. Доцент, канд. биол. наук Е.С. Закамская и Е.А. Скочилова совместно исследуют морфо-физиологические особенности ряда видов трав, кроме того, Е.С. Закамская – онтогенезы и популяционную структуру полкукустарничков и кустарников. Доцент, канд. биол. наук М.В. Бекмансуров – ведущий специалист фитоценолог и биоценолог, один из основных авторов книги «Биоразнообразие растительного покрова национального парка «Марий Чодра». Ст. преподаватель, канд. биол. наук Е.А. Алябышева изучает эколого-физиологические и популяционные особенности прибрежных растений, а также влияние на них загрязнения водоемов и воздействия городской среды на популяции травянистых растений. Она – один из авторов книги «Экология города Йошкар-Олы». Основное направление работы ведущего биолога, ст. преподавателя Т.В. Ивановой – почвенные банки семян в сообществах пойменных и материковых лугов, она – ответственная за стенды популяционно-онтогенетического музея, соавтор 2-х выпусков книги «Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра». С.н.с кафедры экологии и ст. преподаватель кафедры зоологии и прикладной экологии Н.В. Турмухаметова – специалист по популяционной фенологии древесных растений, будучи аспирантом, получала стипендию Президента РМЭ. Научный сотрудник кафедры экологии канд. биол. наук Е.В. Акшенцев, в прошлом аспирант, удостоенный стипендии Правительства РФ, в течении 11 лет занимался изучением особенностей пространственно-временной организации купальницы европейской на Южном Урале и в РМЭ, в марте 2006 г. защитил диссертацию. Ст. преподаватель Ю.А. Дорогова и методист отдела аспирантуры и докторантуры МарГУ И.В. Шивцова завершают работу над кандидатскими диссертациями. Е.А. Лежнина – бывшая аспирантка, стажировавшаяся в Женевском университете и собиравшая материал по лугови-

ку дернистому в Альпах, в настоящее время – директор Йошкар-Олинского филиала ООО «Градопластика», но по-прежнему любит растения и трепетно выращивает их в саду. Сейчас аспиранты кафедры В.Н. Лихачев и М.Н. Гаврилова и соискатель Т.Е. Юскова работают под моим руководством. Все мои бывшие аспиранты защищались в разных Советах: 9 аспирантов – в Советах институтов РАН: в Сыктывкаре, Екатеринбурге, Новосибирске; 7 аспирантов – в Советах университетов: МПГУ, Воронежского госуниверситета и МарГТУ. Я считаю, что защита в Советах другой организации труднее, но это дает более объективную оценку труда руководителя и аспиранта, определяет значимость разрабатываемой проблемы. Поэтому можно считать, что наше популяционно-онтогенетическое направление, признано во многих крупных научных центрах России.

Рассказывая о своих учениках, мне хотелось бы написать и о тех, кто добился серьезных успехов пока без значительных официальных признаний. Это московский ботаник-флорист Ю.А. Насимович – образованнейший естествоиспытатель и один из организаторов издания Красной Книги г. Москвы, а также автор интересных определителей деревьев и кустарников. Научный сотрудник Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН Е.В. Зубкова работает в лаборатории «Моделирования экосистем». С. Белова – после окончания МПГУ – учитель биологии в Московской школе, потом – организатор экологического туризма школьников г. Москвы. И.В. Князева – в прошлом старший преподаватель МарГУ, аспирант, ныне – президент и генеральный директор фирмы «Арго», обеспечивающая здоровье для всех страждущих. И.А. Головенкина – ведущий специалист агентства лесного хозяйства по РМЭ – стала прекрасным фотографом-натуралистом, надеется завершить работу над диссертацией. Ее фотографии украшают обложку 2-го тома нашей книги «Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра». Конечно, окончили аспирантуру и учились в ней еще несколько моих учеников: Е.Кулакова, Т.В. Микляева, Н.В. Прищепенкова, Л.И. Терентьева, Г.Н. Новоселов, но по объективным, прежде всего, по семейным обстоятельствам им не удалось защитить диссертации. Многим пришлось сменить профессию. Но я надеюсь, что в любом деле им пригодятся знания по ботанике и экологии, и, главное, ни они, ни их дети не будут бездумно уничтожать природу.

Горько писать о безвременной кончине двух наших аспирантов С.В. Балахонова, умершего в 24 года по вине врачей, не сумевших во время поставить правильный диагноз, и С.Е. Королева, погибшего при невыясненных обстоятельствах. Оба работали в экспедициях, успели написать первые научные статьи, выступали на конференциях, были талантливы и могли внести значительный вклад в науку. Это были невосполнимые потери.

Трудно сказать, сколько студентов слушали мои лекции, отрабатывали лабораторные занятия, большой практикум, ездили на весеннюю и летнюю полевые практики. В Московский период с 1958 по 1989 гг. – в МГПИ им. В.И. Ленина – около 15000 студентов (точные списки не сохранились); в МарГУ – более 3000. Конечно, за все годы моей педагогической деятельности, курсовиков и дипломников было значительно меньше; курсовиков – около 300 студентов; дипломников в МарГУ – около 70 человек. В МГПИ, где дипломные рабо-

ты по специальности стали разрешаться как возможные формы сдачи государственного экзамена с конца 60-х гг., я выпустила около 30 дипломников. Лучшие из них окончили аспирантуру, защитили диссертации или нашли свое призвание в педагогическом труде, в научной деятельности.

Шестнадцать лет, проведенных в Марийском госуниверситете, как и мой московский опыт, убедили меня в том, что главное – «поставить на крыло» ученика, помочь выбрать свое направление, свой объект, и тогда, если он будет целеустремленно заниматься и постоянно ставить перед собой новые задачи для познания законов природы, он сможет достичь многого. Но это только половина дела. Если остановиться на этом, потом твой путь – долгая дорога одинокого путника. Для решения сложных задач нужна дружная команда, необходимо уметь находить союзников, иногда временных, быстро договариваться между собой, распределять обязанности и свято их выполнять. Только так в современной науке можно достичь настоящего успеха. Компьютерная техника, быстрая передача информации требует от коллектива быстрой «самосборки» для составления заявок и отчетов по грантам, срочных работ по организации семинаров и конференций, для выезда на практики и в экспедиции, для помощи друг другу в трудных жизненных ситуациях и выполнения обязательств перед старшими. Без этого каждый будет прозябать в своей норке или безвременно погибнет как ученый. Мне, как каждому учителю, хочется, что бы моя команда поняла это как можно скорее.

Когда думаешь о будущем своих учеников, то всегда надеешься, что среди них найдутся продолжатели твоего направления в науке, что они, как и я когда-то, постараются развивать популяционно-онтогенетическое направление в своих книгах, статьях, диссертациях, передадут основные идеи своим ученикам. Тогда потоки научной информации и в этой области знаний будут непрерывны. А это значит, что и моя жизнь не прошла бесследно.

Рассматривая теперь альбомы с фотографиями выездных практик и экспедиций, мы с Львом Александровичем с удовольствием вспоминаем наших помощников-студентов и аспирантов: трудные дороги, пройденные с ними, сложные площадки, сушку гербария, открытия незабываемых чудес природы и творения рук человеческих – Карельские и Марийские озера, «священное море» Байкал, Онежское озеро, Белое море и Соловецкие острова, пойменные луга Оки, Северной Двины, Волги, Малой Кокшаги, горные склоны Карпат и Хибин, заповедники «Аскания-Нова», «Кандалакшский», «Кивач», «Центрально-черноземный», «Приокско-Террасный», Никитинский, Полярно-альпийский и Центрально-Сибирский ботанический сад, Сочинский дендрарий, «Лосиный остров» в Москве. Описать в кратком очерке все наши странствия невозможно. Здесь приведены только несколько фотографий.

«Ничего нет на свете прекрасней дороги!
Не жалей ни о чем, что легло позади.
Разве жизнь хороша без ветров и тревоги,
Разве песни крылатой не тесно в груди?»

В моем очерке очень мало сказано о нашей семье. Мы с Левой уже почти 40 лет вместе. Так случилось, что общих детей у нас нет, но он – отец троих сыно-

вей, уже выросли трое внуков, недавно родились внучка и правнук. У двух племянниц – дочерей погибшего брата Левы – Татьяны и Ольги – четверо детей и одна внучка. И хотя все они разбросаны по разным уголкам Москвы, мы всегда собирали их у себя дома на праздники – общие и семейные, готовили угощения, специальные программы для старших и младших, Лева показывал слайды и фотографии об исторических памятниках, о старинных монастырях, о наших экспедициях, о растениях и заповедниках. Мы старались показать им красоту природы и великие творения человеческого гения; как могли, помогали и в повседневных заботах. Ребята пользовались нашей библиотекой. В экспедиции с нами ездил только младший сын Иван, он кончил биофак МГУ, но стал «вольным» фотографом-художником. Средний сын – Андрей – доцент Бауманского университета, компьютерщик и специалист по высоким технологиям; старший – Евгений – кадровик в министерстве. Только один внук – Володя – кончил институт, остальные – учатся и работают. Сейчас среди жителей Москвы большая семья Исаевых насчитывает вместе с женами и мужьями 25 человек. Из старшего поколения осталась только двоюродная сестра Ирина Алексеевна Шемшуринна (фото 29).

Наша общая семья Исаевых-Жуковых обучает студентов 4-х вузов страны: д-р биол. наук, профессор О.В. Смирнова – в Пущинском госуниверситете, к.т.н., доцент А.Л. Исаев – в Бауманском госуниверситете, к.ф.н., доц. Е.А. Жукова (моя сводная сестра) – в Университете иностранных языков, д-р биол. наук, профессор Л.А. Жукова – в МарГУ (фото 31, 32).

Конечно, уехав из Москвы, Лева совершил подвиг во имя нашей любви, нашей семьи и моих учеников. Ребята вначале приезжали к нам часто, потом это стало сложнее, прежде всего, с финансовой стороны. Третье поколение Исаевых стало взрослым уже без нас. Дела у каждого свои. Мы были уверены, что в любом случае наши ребята выстоят даже в трудные времена, а в Йошкар-Оле, в МарГУ, мы вместе постараемся вырастить не только популяционных экологов и ботаников, но и образованных людей, которым нужна наша научная и художественная библиотека, альбомы художников, коллекции миниатюрных книг, значков, фотографий и слайдов, рассказы о наших путешествиях, разносторонние знания и блестящая эрудиция Льва Александровича и мой профессионализм ботаника-эколога. Наш дом, как и кафедра, был открыт для всех.

Вначале действительно многое пригодилось кафедре и подрастающим ученикам. И в университете, и у нас дома Лев Александрович делал мини-доклады по художественной и исторической тематике на встречах Нового года, Татьянинном дне, Женском дне и дне Победы. Мы никогда не забудем моих и Левиных юбилеев, которые проводили кафедралы, и просто наших домашних дней рождения и общих праздников, когда организационные и хозяйственные дела брала на свои плечи кафедральная молодежь. Это были хорошие времена... Но за эти годы мы состарились ... Много болели ... Пришел черед следующих поколений ... Но очень хотелось бы надеяться, что наш приезд в Йошкар-Олу и создание научной школы в МарГУ, которую признало научное сообщество, наградив меня званием «Заслуженный деятель науки РФ», не были напрасными и дали реальные результаты и для Республики Марий Эл, и для тех, кто стал кандидатом наук, восприняв идеи Урановской школы. Теперь задача новой кафедры

экологии – удержать завоеванные позиции, развивать популяционно-онтогенетическое и эко-физиологическое направления. К этому есть много предпосылок: прежде всего, продуманная политика заведующей кафедрой О.Л. Воскресенской, разновозрастный коллектив, способный решать общие проблемы, в котором каждый исследователь ставит перед собой конкретные задачи по интересующим его аспектам популяционной экологии.

Все эти годы моя работа как заведующего кафедрой и тем более как председателя учебно-методической комиссии и члена Ученого Совета БХФ проходила в тесном контакте с коллегами других кафедр. Нас связывали общие дела и порой неразрешимые проблемы: работа в Ученом Совете БХФ (фото 33) и УМК, покупки оборудования и литературы, издания учебников и методических пособий, внутривузовские гранты, факультетские преподавательские и студенческие научные конференции, подготовка аспирантов и докторантов, бесконечное «совершенствование учебных планов», обсуждение методов работы со студентами, дипломные работы, ГАК, постоянная нехватка средств для полевых практик, текущая «крыша», работа АБС и многое другое. Далеко не всегда царила спокойная дружеская атмосфера, были споры, выявляющие разные позиции и своеобразные способы настоять на своем... Но для большинства коллег интересы факультета, преданность преподавательскому делу и своей науке стояли на первом месте. Я всегда с огромным уважением относилась к руководителям химических кафедр, профессорам Т.В. Поповой и В.П. Ившину, председателю УМК по химии Т.А. Подковыриной за их умение наладить четкую работу своих коллективов, за их строгую доброжелательность к студентам. Старейший профессор факультета, известный генетик, д-р с./х. наук Л.Н. Вейцман всегда поражал своей эрудицией, талантами оратора, поэта и карикатуриста, своей принципиальностью, стойкостью и жизнелюбием. Его коллеги-зоологи – зав.кафедрой доцент, канд. с./х. наук В.А. Забиякин, доцент, канд. биол. наук В.А. Матвеев, доцент Х.Ф. Балдаев, доцент В.И. Дробот, доцент П.В. Бедова, ст. преподаватель Р.И. Гаврилов – без особых усилий привлекали студентов своими прыгающими, летающими, бегающими и плавающими объектами, которых можно изучить на выездной практике, и, конечно, своим энтузиазмом, прежде всего, в поддержании зоомузея.

На кафедру биологии человека (зав. кафедрой профессор, канд. биол. наук И.П. Зелди, доценты, канд. биол. наук Л.Б. Киселева, канд. биол. наук Г.П. Дробот, канд. биол. наук В.С. Трубачева и др.) студенты вступают за медицинскими знаниями, с надеждой в будущем заниматься лабораторными исследованиями в больницах. Поэтому и дипломные работы связаны с анализом заболеваемости различных групп населения при разных воздействиях. Для бывшей кафедры ботаники, экологии и физиологии растений, как и теперь для кафедры экологии, в связи с постоянной работой по грантам, крайне важным и плодотворным было сотрудничество с НИСом: заведующий – И.Т. Бачикин, сотрудники А.П. Бурова, Л.Ю. Ильина, Р.И. Логунова, которые всегда помогали нам с финансовой документацией и отчетами, а также с редакционно-издательским отделом МарГУ, через который проходили почти все научные и учебно-методические издания кафедры (зав. РИО Л.Н. Еремеева, редактор Е.Г. Смоляр, компьютерщики: Ю.А. Солуданов, С.Н. Бастракова). Постоянная

связь поддерживается с отделом аспирантуры и докторантуры (зав. отделом – к.п.н. Т.А. Царегородцева, методист И.В. Шивцова, сотрудник И.Н. Михеева) и с библиотекой МарГУ (зав. библиотекой Р.А. Панова, новый заведующий В.В. Изыкин, сотрудники Т.В. Архипова и др.), не только обеспечивающей преподавателей и студентов литературой, но и постоянно организующей выставки по нашим дисциплинам.

Конечно, состояние и перспективы любого факультета и вуза в целом определяются его руководителями. Декан БХФ М.Г. Григорьев все эти трудные 90-е годы сумел сохранить в коллективе рабочую обстановку, позволявшую каждой кафедре без потрясений и ссор выполнять свои обязанности: учить студентов и заниматься наукой, насколько это позволяло сокращение финансирования вузов. Удивительно, что нищенское положение университетов России не привело к полному краху высшего образования. Вузы спасли преданные своему делу, своей науке преподаватели, поставившие свой профессиональный долг выше материального благополучия. Ни одно важное событие на факультете не проходило мимо Михаила Гурьевича: учебные планы, текущие занятия, экзамены и полевые практики, «Студенческая весна», приемные и выпускные торжественные собрания, бесконечный ремонт крыши, научные конференции и обеспечение гостей жильем, транспортом, обедами... Дела любого оргкомитета чаще всего помогал решать декан. На его же плечи ложились и личные проблемы: юбилеи, похороны, поминки, устройство в больницы, квартирные дела и т.д. и т.п. Всего не перечислить, но помнить об этом с глубокой признательностью нужно всегда.

Марийскому госуниверситету повезло и в том отношении, что его ректоры, при которых мне довелось работать, В.П. Ившин и В.И. Макаров – профессора, читающие лекции, и доктора наук, продолжающие свои научные исследования, хорошие организаторы и дипломаты, умеющие прийти на помощь в трудные минуты жизни сотрудников. Но МарГУ очень нужна дружная команда сподвижников, способная принимать идеи своего руководителя и претворять их в жизнь, умеющая учиться у других, использовать все лучшее, что накоплено за тысячелетнюю историю университетского образования, признающая одинаковую значимость научных исследований и педагогической деятельности. Иным путем рейтинг университета поднять невозможно. Как член Диссертационного Совета МарГУ, я всегда в течение последних лет поражалась слаженной работе нашего ближайшего соседа и его подразделений, мудрости его руководства, умению видеть перспективы перед университетом, добиваться поставленных целей и создавать атмосферу, способствующую творчеству и разумным инициативам. Их система рейтинга и поощрений для каждого сотрудника заслуживает распространения на все вузы России. Профессор, д-р биол. наук Е.М. Романов (ныне ректор МарГТУ), профессора В.И. Пчелин, И.А. Алексеев, С.А. Денисов и, к сожалению, уже ушедшие из жизни М.М. Котов, Н.В. Кречетова постоянно выделялись как профессионалы высокого класса, знающие множество тайн лесных экосистем. Общение с ними всегда обогащало меня.

Как человек, болевший с детства, я считаю своим долгом написать и о стражах нашего здоровья. В РМЭ трудно получить квалифицированную медицинскую помощь при сложных заболеваниях. Когда в 1997 г. случилась беда, и

нужно было спасать аспиранта С.В. Балахонова, глав. врач больницы Ветеранов войн А.В. Смирнов (теперь заслуженный врач РФ, депутат Госсобрания) и зам. главного врача (теперь главный врач, заслуженный врач РФ) больницы 1-ой медчасти ММЗ А.В. Чумакова сделали все, что было в их силах: помогли консультациями, лекарствами и аппаратурой – всем, чего не хватало в горбольнице. И хотя все кончилось трагично, но их профессионализм и милосердие забыть нельзя. На нас с Львом Александровичем тоже обрушились тяжкие болезни: инфаркт и аневризма аорты у Левы, у меня – разрушение тазобедренных суставов, требующее их замены. Лечить нас можно только в крупных медицинских центрах, прежде всего, Москвы. Но поддерживать больных в стабильном состоянии умеют многие врачи в РМЭ. С особой благодарностью я хочу вспомнить помощь врачей-кардиологов больницы 1 медсанчасти – зав. отделением кардиологии, заслуженного врача РФ – А.К. Рогулина, врача кардиолога Н.В. Кислову – ныне зав. кардиологического центра при санатории «Сосновый бор», зам. главного врача больницы Ветеранов войн, д-р биол. наук, профессора А.Л. Азина. Их высокий профессионализм и внимание к пациентам не раз помогали нам встать на ноги. Конечно, были и другие высококласные специалисты – врачи, вовремя приходившие на помощь. Всем им наши искренние пожелания здоровья, сил, терпения и хороших помощников в борьбе с недугами многочисленных пациентов.

В конце моей автобиографической исповеди мне хотелось бы привести наши семейные девизы, полученные в наследство от дедов и отцов:

«Самостоянье человека – залог величия его»,

«Где два есть разных человека, там два есть взгляда на предмет»,

«Мир принадлежит оптимистам, пессимисты – только зрители».

Итоги жизненного опыта и долгих раздумий позволили сформулировать и свое жизненное кредо. Каждый человек должен успеть:

Найти свой путь, свое дело, ради служения которому можно отдать свою жизнь до конца.

Любить свою Родину, ее историю и культуру, никогда не покидать ее надолго, служить ей верой и правдой.

Любить и защищать природу, не только изучать, но и учиться у нее, находя в общении с ней и мудрость, и покой, и подлинное счастье.

Быть интернационалистом. Твердо помнить, что люди делятся на достойных и недостойных, добрых и жадных, мудрых и не очень, и никак иначе.

Почитать своих родителей (воспитателей) и учителей, в меру сил и способностей продолжать их дело, никогда не предавать и не судить их, постоянно помогать, пока они живы и помнить о них всегда.

Воспитать свою смену. «Учитель! Воспитавай ученика, чтобы было у кого потом учиться».

Построить свой добрый дом, открытый для всех. «Рука дающего не оскудеет».

Никогда не забывать то доброе, что сделали для тебя люди и платить им тем же. «Человечество живо одною круговою порукой добра».

Быть верным в любви и дружбе.

Помнить, что на Земле после смерти человека остается только то, что он смог передать другим. Нужно успеть это сделать.

P.S. Работа над этой книгой шла очень медленно. Иные издания и другие дела заставляли отодвигать сроки ее завершения. Может быть, именно моя статья по истории популяционно-онтогенетического направления и этот биографический очерк были главной причиной задержки. Мне все время хотелось что-то добавить, более полно представить и наше направление, и тех людей, с которыми мне посчастливилось встречаться и вместе работать, описать наши совместные с Львом Александровичем путешествия, судьбы наших родных и друзей. Много времени ушло на подборку фотографий. То же происходило и с другими разделами книги. Казалось, что осталось совсем немного доделок...

Но мы не успели... случилось непоправимое – скоропостижно скончался мой муж Лев Александрович Исаев. Всего несколько минут я боролась за его жизнь, вызвала скорую, давала лекарства, делала искусственное дыхание... Врачи скорой применили электрошок, вводили лекарство в сердце... но ничего не помогло... Он ушел из жизни так быстро...

Мы прожили вместе длинную жизнь, потому что в главном наши взгляды, отношение к работе, к людям, к жизни во многом совпадали. Мы построили свой дом на проезде Дежнева в г. Москве, и он был центром притяжения для детей, внуков, наших друзей и моих студентов. В г. Йошкар-Оле наш дом тоже был открыт для всех. У нас было много друзей. Мы держались вместе и были счастливы, любили друг друга. И главное – мы стали друг для друга самыми близкими друзьями. Две половинки.

Последние полтора года диагноз «аневризма аорты» практически стал его приговором. Врачи предупреждали меня, что он может умереть в любую минуту, но я пыталась найти способы его поддержать: вызывала кардиологов, но в Республике Марий Эл нет ни одного кардиохирурга, дети консультировались в г. Москве. Осенью появился новый способ щадящего хирургического лечения, но было неясно, выдержит ли его Лева. Мы собирались в г. Москву на консультацию... То весенний грипп, то ранняя жара, то ГАК препятствовали нашей поездке...

И я не успела отвезти его в Москву живым. Он похоронен в Пушкино, где мы собирались провести остаток нашей жизни. Теперь дети, внуки и правнуки смогут приезжать к нему. Он так хотел...

Конечно, когда случилось непоправимое провожала Льва Александровича в последний путь вся кафедра, мои коллеги и ученики, декан БХФ М.Г. Григорьев, ректор МарГТУ Е.М. Романов, профессор МарГУ В.П. Ившин, профессор МарГУ Н.В. Глотов, заведующий кафедрой зоологии и прикладной экологии В.А. Забиякин, его знакомые и друзья: семья Воскресенских, семья Славиных, семья Ведерниковых-Шабалиных, семья Кашпаевых, Т.А. Тимофеева и Т.А. Черных. Наш ректор В.И. Макаров очень помог мне, предоставив машину для отправки гроба в Москву и обеспечив меня билетами, что было огромной поддержкой.

Елена Владимировна Зубкова, Александр Сергеевич Комаров, Мария Михайловна Паленова совершили настоящий подвиг, взяв на себя все хлопоты по организации похорон в г. Пушкино. Много помогала Наталья Александровна Торопова. На похоронах были сыновья, внуки и много родственников и друзей.

Рядом с его могилой – высокая сосна – наше с ним дерево – вечный памятник человеку, любившему жизнь, природу, путешествия, литературу, книги-лилипуты, значки, старую русскую архитектуру, сделавшему сотни слайдов и фотографий русских церквей и монастырей, 6 лет отдавшему защите южных границ во время ВОВ, служившего делу совершенствования железных дорог России и как лектор – делу просвещения коллег и молодежи.

Последние 16 лет он отдал Марийскому университету, поддерживал меня при создании на кафедре нового научного направления. Все, что удалось сделать за эти годы: конференции, семинары, онтогенетический гербарий и музей, издание «Онтогенетического атласа» и других книг, подготовка курсовиков, дипломников и аспирантов, трудные годы раздела нашей кафедры ботаники, экологии и физиологии растений, ради которой мы приехали с ним в Марий Эл, создание новой кафедры – все это обсуждалось с ним, его советы и внимание к моим делам и ученикам помогали мне выстоять и двигаться вперед, несмотря на все сложности человеческих отношений и бытия, несмотря на тяжелые болезни...

Но все кончилось... Его больше нет здесь, на земле... Наша совместная с ним жизнь завершилась, но он всегда со мной... Пусть светлая память о нем долго живет в сердцах родных, близких, друзей, моих учеников и коллег...

УКАЗАТЕЛЬ ТРУДОВ Л.А. ЖУКОВОЙ

Монографии

1. *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)* / Отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 216 с. (соавтор).
2. *Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения* / А.А. Уранов, И.М. Ермакова, Н.М. Григорьева, В.Н. Егорова, Л.А. Жукова, А.Р. Матвеев, Н.С. Сугоркина. – М.: Наука, 1977. – 183 с. (соавтор).
3. *Динамика ценопопуляций* / Отв. ред. Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1985. – 206 с. (соавтор).
4. *The population structure of vegetation. Handbook of vegetation.* – Dodrecht, Boston, Lancaster, 1985. – 666 p. (соавтор).
5. *Ценопопуляции растений. Очерки популяционной биологии растений* / Л.А. Жукова, Л.Б. Заугольнова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. – М.: Наука, 1988. – 188 с.
6. *Растения – целители* / О.П. Ведерникова, Л.А. Жукова, С.Я. Файзуллина, Э.В. Шестакова. – Йошкар-Ола: Периодика, 1990. – 40 с. (соавтор).
7. *Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений.* – Йошкар-Ола: «Ланар», 1995. – 225 с.
8. *Онтогенетический атлас лекарственных растений* / Отв. ред. Л.А. Жукова. Т.1. – Йошкар-Ола, 1997. – 239 с. (соавтор).
9. *Экология и генетика популяций: Мат. I Всероссийского популяционного семинара* / Отв. ред. Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – 332 с. (соавтор).
10. *Жизнь популяций в гетерогенной среде: Мат. II Всероссийского популяционного семинара* / Отв. ред. Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. – 305 с.; Ч. 2. – 272 с. (соавтор).
11. *Онтогенез и популяция: Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара* / Отв. ред. Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола.: Мар. гос. ун-т. – 2001. – 236 с. (соавтор).
12. *Популяция, сообщество, эволюция: Сборник материалов V Всероссийского популяционного семинара* / Отв. ред. Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, А.Р. Гамазеев – Казань: Новое издание, 2002. Ч. 1. – 274 с.; Ч. 2. – 260 с. (соавтор).
13. *Биологическое разнообразие растительного покрова национального парка «Марий Чодра».* Ч. 1: Научное издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2003. – 136 с. (соавтор).
14. *Жукова Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп (раздел 3.5) // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Книга 1.* – М.: Наука, 2004. – С. 256-270.
15. *Агафонова А.А., Шорина Н.И., Смирнова О.В., Жукова Л.А., Полянская Т.А., Ведерникова О.П., Шестакова Э.В., Скочилова Е.А., Османова Г.О., Закамская Е.С., Прокопьева Л.В. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова (раздел 3.6) // Восточно-евро-*

пейские леса: история в голоцене и современность. Книга 1. – М.: Наука, 2004. – С. 224-256.

16. *Онтогенетический атлас лекарственных растений*. Научное издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Ч. 4. – 239 с. (соавтор).

17. *Жукова Л.А., Османова Г.О., Ведерникова О.П.* Популяционно-онтогенетический музей как центр изучения и сохранения биоразнообразия // *Экология города Йошкар-Олы: Учебное пособие* – Йошкар-Ола, 2004. – С. 174-190.

18. *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов Всероссийской научной конференции* / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2004. – 292 с. (соавтор).

19. *Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра»*. Научное издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2005. – Ч. 2. – 196 с. (соавтор).

20. *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всероссийской научной конференции* / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2006. – 404 с. (соавтор).

Научно-методическая литература

1. *Уранов А.А., Серебрякова Т.И., Михайловская И.С., Гуленкова М.А., Былова А.М., Еленевский А.Г., Соколова Г.Г., Соловьева М.П., Шорина Н.И., Жукова Л.А.* Программа пединститутов по ботанике. – М.: Просвещение, 1977.

2. *Жукова Л.А., Соловьева М.П.* Методические разработки к лабораторным занятиям по систематике растений. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1980.

3. *Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений*. Метод. разработки для студентов биол. спец. – М.: Изд-во МГПИ им. В.И.Ленина, 1980. – Ч. 1. – 80 с. (соавтор).

4. *Программа по ботанике для пединститутов* / Серебрякова Т.И., Былова А.М., Гуленкова М.А., Жукова Л.А. и др. – М.: Просвещение, 1982.

5. *Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений*. Метод. разработки для студентов биол. спец. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 2 – 96 с. (соавтор).

6. *Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений*. Метод. разработки для студентов биол. спец. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 3 – 78 с. (соавтор).

7. *Программа по ботанике для пединститутов* // Серебрякова Т.И., Былова А.М., Гуленкова М.А., Жукова Л.А. – М.: Просвещение, 1986.

8. *Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций*. Метод. разработки для студ. биол. спец. / Отв. ред. Т.И. Серебрякова. М.: МГПИ, 1986. – 77 с. (соавтор).

9. *Биологический энциклопедический словарь* // Советская энциклопедия. – М.: 1986. Жукова Л.А. – 15 статей.

10. *Подходы к изучению популяций и консорциев*. Метод. разработки для студ. биол. спец. / Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова. – М.: МГПИ, 1987. – 78 с.

11. Жукова Л.А., Файзуллина С.Я., Ведерникова О.П. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по курсу «Низшие растения и грибы». – Йошкар-Ола, 1991. – 71 с.
12. Жукова Л.А. Система рейтинга и творческие методы преподавания биологии в высшей школе // Педагогика высшей школы. – 1993. – С. 19-22.
13. Шестакова Э.В., Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Османова Г.О. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по курсу «Высшие растения. Анатомия и морфология растений». – Йошкар-Ола, 1993. – 55 с.
14. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Смирнова О.В., Торопова Н.А., Евстигнеев О.И. Методические указания к спецкурсу «Популяционная экология растений». – Йошкар-Ола, 1994. – 28 с.
15. Кошпаева М.М., Жукова Л.А., Охотникова Е.В. Экологический практикум по изучению лекарственных растений // Школа и производство. – 1996. – № 3. – С. 74-76.
16. *Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков.* Метод. разработки для студ. биол. спец. / Отв. ред. А.Г. Еленевский. – М.: Прометей, 1997. – 141 с. (соавтор).
17. *Онтогенетический атлас лекарственных растений.* Учебное пособие. Гриф УМО университетов / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Ч. 2. – 267 с. (соавтор).
18. Шестакова Э.В., Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Османова Г.О. Высшие растения. Анатомия и морфология. Метод. указания к лаб-практ. занятиям. – Йошкар-Ола, 2000. – 58 с.
19. *Полевой экологический практикум.* Гриф УМО университетов / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. – Ч.1 – 102 с. (соавтор).
20. *Онтогенетический атлас лекарственных растений.* Учеб. пособие. Гриф УМО университетов / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – Ч. 3. – 284 с. (соавтор).
21. *Методические пособия для подготовки к единому государственному экзамену по биологии* / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2002. – 69 с. (соавтор).
22. *Единый государственный экзамен.* Биология Учебно-методическое пособие / О.Л. Воскресенская, Л.А. Жукова, Л.В. Солдаткина, И.Г. Богомолова, Н.П. Грошева. – Йошкар-Ола, 2003. – 67 с.
23. *Учебные программы общепрофессиональных, специальных дисциплин и практик по специальности 013500 – Биоэкология:* Учебно-методическое пособие / Под ред. О.Л. Воскресенской, Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола: Мар. гос. университет, 2005. – 252 с. (соавтор).

Общий список публикаций

1. Жукова Л.А. Некоторые особенности строения дерновины и сезонных изменений у белоуса торчащего // Сб. студ. науч. работ. Вып. 1. – М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1959. – С. 79-89.

2. Жукова Л.А. Особенности возрастных изменений луговика дернистого // Морфогенез растений. – М.: МГУ, 1961. – Т. 2. – С. 121-125.
3. Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяции дернистого луговика (*Deschampsia caespitosa* P.B.) под влиянием выпаса // Биол. науки. – 1967. – № 8. – С. 66-72.
4. Жукова Л.А., Ермакова И.М. Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука. – 1967. – С. 114-131.
5. Жукова Л.А. Возрастной состав популяций луговика дернистого при разных способах их использования // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. – Пермск. пед. ин-т, 1968. – С. 68-73.
6. Жукова Л.А. Разногодичная изменчивость популяций луговика дернистого на окских лугах при разных способах использования // Динамика растительного покрова. – Владимир, 1968. – С. 176-178.
7. Жукова Л.А. Влияние климатических и антропогенных факторов на онтогенез и возрастной состав популяций луговика дернистого в поймах // Растительность речных пойм, методы ее изучения и рационального природопользования. – Уфа, 1972 – С. 48-50.
8. Жукова Л.А. Возрастной состав популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* (L.) P.B.) на северодвинских лугах // Биол. науки. – 1972. – № 10. – С. 59- 65.
9. Жукова Л.А. Возрастной состав популяций луговика дернистого на пойменных пастбищах Северной Двины и Оки // Биол. науки. – 1973. – № 7. – С. 67-72.
10. Жукова Л.А. Белоус торчащий // Биол. флора Московской области. – М.: МГУ, 1974. – Т. 1. – С. 6-20.
11. Uranov A.A., Vorontzova L.I., Toropova N.A., Shorina N.I., Lamakina G.I., Zhukova L.A. Criteria of age states distinguishing // Тез. XII Междунар. бот. конгресса. – Л., 1975. – Р. 151.
12. Uranov A.A., Kurchenko E.I., Bylova A.M., Grigorjeva N.M., Egorova V.N., Ermakova I.M., Zhukova L.A., Matveev A.R. Investigation of the meadow phytocoenosis by the method coenopopulation analysis // Там же. – Р. 155.
13. Жукова Л.А. Луговик дернистый // Биол. флора Московской области. – М.: МГУ, 1976. – Т. 3. – С. 62-75.
14. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Введение // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 5-12.
15. Воронцова Л.И., Жукова Л.А. Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнотравяных злаков // Там же. – С. 107-129.
16. Жукова Л.А., Воронцова Л.И., Григорьева Н.М., Егорова В.Н., Ермакова И.М., Курчелко Е.И., Матвеев А.Р. Растения-задернители при освоении эродированных склонов // Тез. Научн.-произв. семинара МСХ. – К., 1976.

17. Жукова Л.А., Григорьева Н.М., Ермакова И.М. и др. Динамика ценопопуляций луговых растений // Структура и динамика растительного покрова. – М.: Наука, 1976. – С. 136-137.
18. Жукова Л.А., Уранов А.А., Ермакова И.М., Григорьева Н.М., Егорова В.Н., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Новые аспекты в изучении сопряженности луговых растений // Структура и динамика растительного покрова. – М.: Наука, 1976. – С. 119-120.
19. Девриз-Соколова Т.Г., Жукова Л.А., Михайловская И.С., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Памяти Алексея Александровича Уранова // Бот. журн. – 1976. – Т. 61, № 12. – С. 1762-1768.
20. Уранов А.А., Григорьева Н.М., Егорова В.Н., Ермакова И.М., Жукова Л.А., Курченко Е.И., Матвеев А.Р. О популяционном подходе к изучению и использованию лугов // Биол. науки. — 1976. – № 5. – С. 74-85.
21. Жукова Л.А., Богданова А.Г. Анализ взаимоотношений некоторых луговых растений аллепатическим методом // Ценопопуляции растений. – М., 1977. – С. 108-121.
22. Уранов А.А., Ермакова И.М., Григорьева Н.М., Егорова В.Н., Жукова Л.А., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Взаимоотношения некоторых луговых растений // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1977. – С. 76-100.
23. Уранов А.А., Серебрякова Т.И., Михайловская И.С., Гуленкова М.А., Былова А.М., Еленевский А.Г., Соколова Г.Г., Соловьева М.П., Шорина Н.И., Жукова Л.А. Программа пединституты по ботанике. – М.: Просвещение, 1977.
24. Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляции // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, № 4. – С. 525-540.
25. Жукова Л.А. Влияние географических и антропогенных факторов на возрастной состав ценопопуляций луговика дернистого // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – № 1. – С. 87-100.
26. Жукова Л.А. Луговик извилистый // Биол. флора Московской области. – М., 1980. – Т. 5. – С. 46-57.
27. Жукова Л.А. Белоус торчащий // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина, 1980. – Ч. 1. – С. 14-18.
28. Жукова Л.А. Душистый колосок // Там же. – С. 43-47.
29. Жукова Л.А. Луговик дернистый // Там же. – С. 47-51.
30. Жукова Л.А. Луговик извилистый // Там же. – С. 51-55.
31. Жукова Л.А. Пырей ползучий // Там же. – С. 99-106.
32. Жукова Л.А., Григорьева Н.М., Ермакова И.М., Матвеев А.Р. Ежа сборная // Там же. – С. 56-59.
33. Серебрякова Т.И., Курченко Е.И., Жукова Л.А. Введение // Там же. – С. 3-13.
34. Жукова Л.А., Соловьева М.П. Методические разработки к лабораторным занятиям по систематике растений. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1980. – 47 с.

35. Gatzuk L.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. – № 2. – P. 675-696.
36. Жукова Л.А. Влияние антропогенных факторов на возрастной состав ценопопуляций луговика дернистого в различных географических условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1981. – Т. 86., Вып. 1. – С. 87-99.
37. Жукова Л.А., Бологова В.Л., Ермакова И.М., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С., Щербакова Е.В. Влияние интенсивного хозяйственного использования на структуру особей и агроценопопуляций ежи сборной // Тез. Всесоюз. совещ. по агрофитоценологии. – Ижевск, 1981. – С. 108-110.
38. Жукова Л.А., Ермакова И.М., Миронова Л.С. Воздействие антропогенных факторов на ценопопуляции овсяницы луговой и ежи сборной // Там же. – С. 115-117.
39. Жукова Л.А., Бологова В.Л., Григорьева Н.М., Ермакова И.М., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Популяционный подход к изучению продуктивности искусственных и естественных лугов в пойме Р. Оки // Матер. конфер. «Биология и взаимоотношения растений». – М.:Наука, 1982. – С. 10-17.
40. Ермакова И.М., Жукова Л.А., Миронова Л.С. Динамика ценопопуляций ежи сборной и овсяницы луговой в искусственных фитоценозах Псковской области // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М., 1982. – С. 93-96.
41. Программа по ботанике для пединститутков / Т.И. Серебрякова, А.М. Былова, М.А. Гуленкова, Л.А. Жукова и др. – М.: Просвещение, 1982.
42. Жукова Л.А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. – 1983. – Т. 44, № 3. – С. 361-374.
43. Жукова Л.А. Род Подорожник // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во МГПИ им. В.И.Ленина, 1983. – Вып. 7. – С. 188-209.
44. Жукова Л.А. Лапчатка прямостоячая // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 2. – С. 51-55
45. Жукова Л.А. Лютик едкий // Там же. – С. 23-26.
46. Жукова Л.А. Лютик золотистый // Там же. – С. 27-30.
47. Жукова Л.А. Лютик многоцветковый // Там же. – С. 23-27.
48. Жукова Л.А. Манжетка обыкновенная // Там же. – С. 44-47.
49. Жукова Л.А. Подорожник большой // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 3. – С. 39-42.
50. Жукова Л.А. Подорожник средний // Там же. – С.36-39.
51. Жукова Л.А. Подорожник ланцетный // Там же. – С. 42-46.
52. Жукова Л.А., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. К 60 летию Т.И. Серебряковой // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1983. – Т. 88, Вып. 3. – С.105-112.
53. Жукова Л.А., Григорьева Н.М., Ермакова И.М., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Динамические процессы в ценопопуляциях некоторых луговых растений при резкой смене антропогенных влияний // Тез. VII съезда ВБО Донецк. – Л.: Наука, 1983. – 140 с.

54. Жукова Л.А., Миронова Л.С. Особенности развития ценопопуляций ежи сборной в условиях высокого агрофона // Проблемы почвенного питания кормовых культур. Тр. ЛСХА. – Елгава, 1983. – Вып. 212. – С.45-53.
55. Былова А.М., Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Шорина Н.И. Основные вопросы популяционной биологии растений // Отражение достижений ботан. науки в учеб. процессе естеств. фак. пед. ин-тов. – Пермь, 1983. – С. 11-14.
56. Серебрякова Т.И., Еленевский А.Г., Гуленкова М.А., Покровская Т.А., Соловьева М.П., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Программа летней полевой практики по ботанике // Программа пединститутов. – М.: Просвещение, 1984. – С. 5-22.
57. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б. Введение // Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985. – С. 3-9.
58. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Заключение // Там же. – С. 187-197.
59. Жукова Л.А., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. и др. Динамика ценопопуляций некоторых луговых растений на фоне сукцессионных изменений фитоценозов под влиянием резкой смены антропогенных воздействий // Там же. – С. 82-94.
60. Ермакова И.М., Жукова И.М. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах // Там же. – С. 110-125.
61. Бологова В.Л., Григорьева Н.М., Жукова Л.А., Сугоркина Н.С. Особенности развития и динамики ценопопуляций ежи сборной в искусственных ценозах // Там же. – С. 144-152.
62. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Лебедев В.П. Ценотическая роль и структура ценопопуляций луговика дернистого и щавеля малого // Влияние мелiorации на состав и свойства торфяных почв. – Петрозаводск, 1985. – С. 157-170.
63. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Торопова Н.А. Воздействие гербицидов на луговик дернистый // Воздействие гербицидов на растения на организованном и популяционном уровнях. – М.: МГПИ, 1985. – С. 3-25.
64. Жукова Л.А., Ермакова И.М., Миронова Л.С. Ценопопуляционный подход к созданию и изучению сеяных лугов // Сельхоз. биология. – 1985. – № 9. – С. 31-35.
65. Жукова Л.А., Шейпак О.А. Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого // Воздействие гербицидов на растения на организованном и популяционном уровнях. – М., 1985. – С. 3-25.
66. Zhukova L.A., Ermakova I.M. Structure and dynamics of coenopopulation of some temperate grasses // The population structure of vegetation. Handbook of vegetation. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. – P. 170-205.
67. Жукова Л.А. Бионт // Биологический энцикл. словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. – М.: Советская энцикл., 1986. – С. 68-69.
68. Жукова Л.А. Гамета // Там же. – С. 115.
69. Жукова Л.А. Гаметангий // Там же. – С. 115.
70. Жукова Л.А. Гаметогенез // Там же. – С. 115.

71. Жукова Л.А. Гаметофит // Там же. – С.115.
72. Жукова Л.А. Гаплонт // Там же. – С. 116.
73. Жукова Л.А. Диплонт // Там же. – С. 179.
74. Жукова Л.А. Жизненный цикл // Там же. –С. 201-202.
75. Жукова Л.А. Онтогенез // Там же. – С. 425-426.
76. Жукова Л.А. Спорангий // Там же. – С. 601.
77. Жукова Л.А. Спорофит // Там же. – С. 602.
78. Жукова Л.А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1986. – С. 104-114.
79. Жукова Л.А., Ермакова И.М. Популяционный подход к изучению биологической продуктивности природных и искусственных луговых фитоценозов // Продуктивность сенокосов и пастбищ. – Новосибирск: Сибирск. Отд. наука, 1986. – С. 17-22.
80. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Ермакова И.М. Сбор полевого материала в полевых сообществах // Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. Метод. разработки. – М.: МГПИ, 1986. – С. 18-22.
81. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Ермакова И.М. Методика обработки материала // Там же. – С. 23-27.
82. Ермакова И.М., Жукова Л.А. Изучение ценопопуляций в опытных посевах // Там же. – С. 27-30.
83. Жукова Л.А., Шейнак О.А. Влияние гербицидов на структуру ценопопуляций луговых сорняков // Воздействие гербицидов на растения на организованном и популяционном уровнях. – М., 1986. – С. 30-35.
84. Программа по ботанике для пединститутов / Т.И. Серебрякова, А.М. Былова, М.А. Гуленкова, Л.А. Жукова. – М.: Просвещение, 1986.
85. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 9-19.
86. Жукова Л.А., Козлов Л.Г. Динамика численности возрастной структуры и продуктивности луговых растений на осушенных торфянистых почвах // Многолетние травы на мелиорированных землях Карелии. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. Институт биологии, 1987. – С.23-42.
87. Жукова Л.А., Комаров А.С. Популяционно-онтогенетические аспекты изучения продуктивности агроценозов // Комплексные изучения продуктивности агроценозов. – Пушкино. 1987. – С.103-118.
88. Жукова Л.А., Комаров А.С., Ведерникова О.П., Алатырцева О.А. Влияние эндогенных факторов на гетерогенность популяций растений // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С. 10-14.
89. Подходы к изучению популяций и консорций. Метод. разработки для студ. биол. спец. / Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М., Жукова Л.А. – М.: МГПИ, 1987. – 78 с.
90. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Дис. ... док. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 667 с.

91. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... док. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 32 с.
92. Жукова Л.А. Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопросы онтогенеза растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1988. – С. 3-23.
93. Жукова Л.А. Популяционный подход к выделению луговых синузий // Перспективы теории фитоценологии. / АН ЭССР; Ин-т зоол. и бот. – Тарту, 1988. – С. 24-31.
94. Жукова Л.А., Комаров А.С. Роль эндогенных механизмов динамических процессов в ценопопуляциях растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР. – 1988. – С. 203.
95. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Основные закономерности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии (VI чтения памяти В.Н. Сукачева). – М.: Наука, 1988. – С. 24-59.
96. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Смирнова О.В., Комаров А.С. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.
97. Жукова Л.А., Комаров А.С., Ведерникова О.П., Ключникова Н.Г., Паленова М.М., Алатырцева О.А., Зубкова Е.В. Разнообразие типов поливариантности онтогенеза в ценопопуляциях растений разных биоморф // Экология популяций. – Новосибирск, 1988. – С. 21-24.
98. Жукова Л.А., Комаров А.С. Численное моделирование динамики ценопопуляций // Там же. – С. 204-206.
99. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Комаров А.С. Популяционно-морфологический подход к анализу посевов хлебных злаков // Биопродуктивность агроценозов как комплексная проблема. – Пущино, 1989. – С. 61-68.
100. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Системный подход к объектам надорганизменного уровня в экологии // Экология, культура, образование. – М.: МГПИ, 1989. – С. 124-130.
101. Жукова Л.А., Григорьева Н.М., Ермакова И.М., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Влияние интенсивного сенокосного и пастбищного использования на ценофонд лугов // Охрана гено- и ценофонда травяных биогеоценозов. – Свердловск, 1989. – С. 10-12.
102. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г., Онипченко В.Г., Торопова Н.А., Чистякова А.А. Программа и методические подходы популяционного мониторинга у растений // Биол. науки. – 1989. – № 12. – С. 65-75.
103. Заугольнова Л.Б., Бологова В.П., Ермакова И.М., Жукова Л.А., Матвеев А.Р., Сугоркина Н.С. Популяционные аспекты структуры и динамики луговых агроценозов // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 31-48.
104. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 450-461.
105. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Паленова М.М. Научно-исследовательская работа на полевой практике как основа экологического образования студентов // Содержание и форма экологического образования в педвузе. – Пермь, 1990. – С. 77-78.
106. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Зубкова Е.В., Комаров А.С. Устойчивость ценопопуляций дерновинных злаков. – Севастополь, 1990. – С. 201-203.

107. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. и др. Критическое состояние популяций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. Тезисы докл. всесоюз. школы. – Харьков, 1990. – С. 199-201.
108. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А. Характеристика состояния участков широколиственных лесов в окрестностях г. Пушкино // Биоценозы окрестностей Пушкино. – Пушкино, 1990. – С. 74-79.
109. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А. Эколого-биологические основы прогноза продуктивности видов-интродуцентов в луговых агрофитоценозах // Эколого-популяционный анализ кормовых растений естественной флоры, интродукция и использование: Тез. докл. VII всесоюз. симп. по новым кормовым растениям. – Сыктывкар, 1990. – С. 65-66.
110. Растения – целители / О.П. Ведерникова, Л.А. Жукова, С.Я. Файзуллина, Э.В. Шестакова. – Йошкар-Ола: Периодика, 1990. – 40 с. (соавтор).
111. 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.
112. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Развитие концепций А.А. Уранова в популяционной экологии растений // Материалы Всесоюз. конф. «Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы». – Йошкар-Ола, 1991. – С. 3-6.
113. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Скочилова Е.А., Богданов Г.А., Веткина В.С., Дубровный О.М., Османова Г.О. Онтогенез и возрастная структура популяций ценных, в том числе редких и исчезающих растений Марийской АССР // Там же. – С. 30-31.
114. Жукова Л.А., Ханина Л.Г., Губанов В.С. и др. Экспертная система экологической оценки территории на основе анализа сукцессионной нарушенности фитоценозов // Там же. – С.98.
115. Пигулевская Т.К., Жукова Л.А., Кириллова Г.В. и др. Морфофизиологические изменения у подорожника большого и овса посевного в онтогенезе // Там же. – С. 46.
116. Жукова Л.А., Файзуллина С.Я., Ведерникова О.П. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по курсу «Низшие растения и грибы» // Йошкар-Ола, 1991. – 71 с.
117. Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Микрофильмированный отчет о НИР // МарГУ; ПНИЛ-1; руководитель Жукова Л.А. – № Гр 09110056055; Инв. № 02920007876. – Йошкар-Ола, 1991. – 88 с.
118. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Критическое состояние популяций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. – М.: Наука, 1992. – С. 51-52.
119. Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: Микрофильмированный отчет о НИР // МарГУ; ПНИЛ-1; руководитель Жукова Л.А. – № Гр 01910056055; Инв. № 02930004241. – Йошкар-Ола, 1992. – 134 с.

120. *Онтогенетические, демографические и генетические аспекты микроэволюции в популяциях растений*: Микрофильмованный отчет Грант Б-42-3 (заключительный) // Руководитель Жукова Л.А. МарГУ. – № Гр. 02930005103, инв. № 01930009103. – Йошкар-Ола, 1992. – С. 210.
121. *Жукова Л.А.* Динамические явления ценотического и популяционного уровня // Совещание зав. каф. ботанических дисциплин. – Ижевск, 1993. – С. 23-26.
122. *Жукова Л.А.* Новые методы преподавания ботаники в системе университетского образования // Совещание зав. каф. ботанических дисциплин. – Ижевск, 1993. – С. 6-8.
123. *Жукова Л.А.* Система рейтинга и творческие методы преподавания биологии в высшей школе // Педагогика высшей школы. – 1993. – С. 19-22.
124. *Пигулевская Т.К., Жукова Л.А., Москвин О.В., Иванов Б.Н.* Онтогенетические изменения фотосинтетической активности *Plantago major* L. в искусственных популяциях разной плотности // Тезисы III Всероссийского съезда общества физиологов растений. Санкт-Петербург, 1993. – Ч. IV. – С. 398.
125. *Шестакова Э.В., Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Османова Г.О.* Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по курсу «Высшие растения. Анатомия и морфология растений». – Йошкар-Ола, 1993. – 55 с.
126. *Пигулевская Т.К., Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Сальникова Н.В.* Влияние экологических факторов на фотосинтез и онтогенез чистотела большого. Деп. ВИНТИ 06.07.1993. № 52-ВС-93.
127. *Изучение проблем популяционной экологии растений.* Онтогенетические и физиолого-биохимические аспекты биологического мониторинга в природных и искусственных популяциях лекарственных растений Республики Марий Эл: Микрофильмованный отчет о НИР. Руководитель Жукова Л.А. – Йошкар-Ола, 1993. – № ГР. 01910056055. Инв. № 0294000447. – 112с.
128. *Zhukova L. A., Vedernikova O.P.* Structure of Population of *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv, at the European part of Russia // Species and its productivity in the distribution area. – St. Petersburg.: Gidrometeoizdat, 1993. – P. 368-369.
129. *Zhukova L. A., Vedernikova O.P., Kulakova E.G., Maximenko O.E.* The age-structure of coenopopulation *Plantago major* L. at the of european part of Russia // Там же. – P. 370-371.
130. *Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Женихова Р.Ф.* Особенности роста и развития амаранта багряного в онтогенезе в посадках разной плотности // Тез. докл. конф. «Амарант: агроэкология и технология возделывания». – Казань, 1994.
131. *Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Смирнова О.В., Торопова Н.А., Евстигнеев О.И.* Методические указания к спецкурсу «Популяционная экология растений». – Йошкар-Ола, 1994. – 28 с.
132. *Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я., Шестакова Э.В., Князева И.В., Суетина Ю.Г., Османова Г.О.* Использование рейтинговой системы в курсах ботаники // Новые технологии обучения, диагностики и творческого саморазвития: Сб. тез. докл. и выступлений II Всерос. научн-практ. конф.-

Йошкар-Ола, 1994. – С. 55-56; Республ. науч.-практ. конф. – Тула, 1994. – С. 104-106.

133. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Шестакова Э.В., Ю.Г., Османова Г.О. Влияние рекреации, вырубок и выпаса на особи и популяции модельных видов растений // Отчет по гранту комплексной НТП «Экологическая безопасность России». – 1994. – 83 с.

134. Жукова Л.А., Файзуллина С.Я., Ведерникова О.П., Илюшечкина Н.В., Османова Г.О. Морфологическая поливариантность некоторых травянистых растений в природных и искусственных популяциях // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. – М.: Изд-во Прометей МГПУ им. Ленина, 1994. – С. 95-96.

135. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Поливариантность развития подорожника большого в искусственных посадках // Там же. – 1994. – С. 93-95.

136. Грошева Н.П., Григорьев М.Г., Жукова Л.А., Подковырина Т.А., Попова Т.В. Подготовка специалистов по двум специальностям в периферийных университетах России как один из активных путей в формировании рынка труда // Тез. докл. Межд. конф. «Высшая школа в новых социально-экономических условиях». – Спб., 1994.

137. Разработка концепции поливариантности развития растений как адаптационного механизма устойчивости биосистем. Обоснование выбора модельных видов растений разных биоморф для изучения разнообразия поливариантности: Микрофильмированный отчет о НИР // Гос. ком. РФ по высшему образованию. МарГУ; Руководитель Жукова Л.А. – № Гр. 01940005089. – Йошкар-Ола, 1994. – 106 с.

138. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 225 с.

139. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантность *Plantago major* L. в искусственных посадках // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100, Вып. 3. – С. 95-101.

140. Воскресенская О.Л., Жукова Л.А. О работе Марийского экологического центра // Межд. конф. по экологическому образованию детей. – М., 1995. – С. 44-46.

141. Глотов Н.В., Жукова Л.А. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений // Экология популяций: структура и динамика. Материалы Всерос. совещ. Ч. 1. – М., 1995. – С. 203-215.

142. Глотов Н.В., Жукова Л.А., Комаров А.С., Губанов В.С. Имитационная демографо-генетическая модель природной популяции подорожника большого (*Plantago major* L.) // Там же. – С. 224-231.

143. Жукова Л.А., Балахонов С.В., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я., Желонкина Е.Е., Максименко О.Е. Возрастная структура ценопопуляций двух подвидов *Plantago major* L. // Там же. – С. 245-255.

144. Изучение механизмов реагирования живых организмов на антропогенные воздействия. Отчет НИР / Гос. ком. РФ по высшему образованию. МарГУ; Руководитель Жукова Л.А. – № Гр. 01940005089. – Йошкар-Ола, 1995.

145. Жукова Л.А. Внутрипопуляционное биоразнообразие и устойчивость популяций лекарственных растений // Вавиловские чтения. Диалог культур на рубеже XX-XXI вв. и глобальные проблемы современности. – Йошкар-Ола, 1996. – С. 335.

146. Воскресенская О.Л., Жукова Л.А., Копылова П.И., Грошева Н.П., Алябьева Е.А. К системе непрерывного экологического образования в Республике Марий Эл // Там же. – С. 253.

147. Жукова Л.А., Ведерникова О.П. Популяционно-онтогенетический подход к оценке ресурсов лекарственных растений в Республике Марий Эл // Материалы I Всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению. – СПб., 1996. – С. 101-102.

148. Жукова Л.А., Шабалин Л.И., Бекмансуров М.В., Березина Ю.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я. Использование программного комплекса «Ecoscale» для оценки экологических условий в луговых фитоценозах // Там же. – С. 46.

149. Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Жукова Л.А. Особенности роста амаранта багряного в посадках разной плотности // Там же. – С. 121-122.

150. Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А. Онтогенез валерианы лекарственной в искусственных популяциях // Там же. – С. 100.

151. Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Пигулевская Т.К. Структурно-функциональные изменения листового аппарата в онтогенезе чистотела большого в связи с популяционной плотностью // Там же. – С. 178.

152. Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А. Онтогенез лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. // Там же. – С. 101.

153. Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П. Морфологические и физиологические особенности календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) в посевах разной плотности // Экология. – 1996. – № 2. – С. 104-111.

154. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я., Балахонов С.В., Максименко О.Е., Глотов Н.В. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. – 1996. – № 6. – С. 445-453.

155. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ившин Н.В., Бекмансуров М.В. Эколого-демографические и генетические подходы к изучению структуры популяций *Plantago major* L. // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Тез. докл. V научн. конф. памяти проф. А.А. Уранова. Ч. 1. – Кострома, 1996. – С. 25-26.

156. Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Илюшечкина Н.В., Османова Г.О., Балахонов С.В. Мониторинг лекарственных растений. // Там же. – С. 37-38.

157. Пигулевская Т.К., Жукова Л.А., Скочилова Е.А. Адаптация чистотела большого в условиях разной освещенности // Там же. – С. 513.

158. Воскресенская О.Л., Жукова Л.А., Грошева Н.П. К системе непрерывного экологического образования в Республике Марий Эл. // Тезисы докладов Российско-американского конгресса «Экологическая инициатива». – Воронеж, 1996.

159. Воскресенская О.Л., Жукова Л.А., Грошева Н.П. Перспективы технологии в системе экологического образования в Республике Марий Эл // Тезисы

докладов Международной конференции по экологическому образованию «Между школой и университетом». – Тула, 1996. – С. 306-307.

160. *Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Жукова Л.А.* Новые подходы к организации экологического образования и воспитания в Республике Марий Эл // Тез. докл. IV Всероссийской научно-практической конференции «Новые технологии обучения, воспитания и творческого саморазвития личности». – Йошкар-Ола: МарПИ. – 1996. – Ч. II. – С. 38-41.

161. *Кохановская Л.С., Жукова Л.А., Файзуллина С.Я.* Реалии и перспективы применения рейтинговой системы контроля при изучении ботаники // Там же. – С. 130-132.

162. *Кошпаева М.М., Жукова Л.А., Охотникова Е.В.* Экологический практикум по изучению лекарственных растений // Школа и производство. – 1996. – № 3. – С. 74-76.

163. *Критерии оценки состояния популяций растений.* Микрофильмованный отчет НИР. Руководитель Жукова Л.А. – Йошкар-Ола, 1996. – № ГР. 01970004651 Инв. № 02970003080. – 83 с.

164. *Жукова Л.А.* Белоус торчащий // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – С. 24-27.

165. *Жукова Л.А.* Душистый колосок // Там же. – С. 28-31.

166. *Жукова Л.А.* Лерхенфельдия извилистая // Там же. – С. 51-54.

167. *Жукова Л.А.* Луговик дернистый, щучка // Там же. – С. 47-51.

168. *Жукова Л.А.* Пырей ползучий // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – С. 107-111.

169. *Жукова Л.А.* Онтогенез бедренца-камнеломки (*Pimpinella saxifraga* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учеб. пособие. – Йошкар-Ола, МарГУ, 1997. – С. 105-108.

170. *Жукова Л.А.* Онтогенез душистого колоска (*Anthoxantum odoratum* L.) // Там же. – С. 138-141.

171. *Жукова Л.А.* Онтогенез лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* L.) // Там же. – С. 155-158.

172. *Жукова Л.А.* Онтогенез лапчатки гусиной (*Potentilla anserina* L.) // Там же. – С. 192-195.

173. *Жукова Л.А.* Онтогенез пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) // Там же. – С. 187-191.

174. *Жукова Л.А.* Онтогенез мать-и-мачехи (*Tussilago farfara* L.) // Там же. – С. 183-185.

175. *Жукова Л.А., Белова С.А.* Онтогенез княженики // Там же. – С. 60-64.

176. *Жукова Л.А., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ившин Н.В., Пигулевская Т.К.* Онтогенез подорожника большого (*Plantago major* L.) // Там же. – С. 121-132.

177. *Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Минина О.А., Теленкова Е.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А.* Онтогенез валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.) // Там же. – С. 115-120.

178. Жукова Л.А., Османова Г.О. Онтогенез подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) // Там же. – С. 174-177.
179. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Введение // Там же. – С. 3-28.
180. Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Лаушариева Р.С., Мамаева Е.Л. Онтогенез календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) // Там же. – С. 69-73.
181. Королев С.Е., Жукова Л.А. Семена и плоды // Там же. – С. 28-33.
182. Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Пигулевская Т.К. Онтогенез чистотела большого (*Chelidonium majus* L.) // Там же. – С. 89-95
183. Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А. Онтогенез ксантории настенной (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.) // Там же. – С. 210-214.
184. Жукова Л.А., Балахонов С.В. Subcadaveri как один из этапов онтогенеза травянистых растений // Вторые Вавилонские чтения. Диалог наук на рубеже XX-XXI веков и проблемы современного общественного развития. Ч. II. – Йошкар-Ола, МарГТУ, 1997. – С. 168-169.
185. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Особенности возрастной структуры ценопопуляций гиофитов оз. Яльчик // Там же. – С. 162-163.
186. Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А. Особенности онтогенеза синюхи голубой // Там же. – С. 165-167.
187. Суетина Ю.Г., Жукова Л.А. Критерии выделения онтогенетических состояний лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. // Там же. – С. 164-165.
188. Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К., Жукова Л.А. Онтогенез и онтогенетические изменения морфофизиологических показателей чистотела большого // Там же. – С. 173-175.
189. Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Программа непрерывного экологического образования в Республике Марий Эл // Российско-американское сотрудничество. Образование и перспективы развития. Матер. I Российско-американской регион. конф. (9-11 октября 1997 г.). – Йошкар-Ола, 1997. – С. 57.
190. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Бирюкова Н.А., Почтаева М.В., Тимофеева О.Г. Новые подходы в экологическом образовании // Там же. – С. 58-59.
191. Жукова Л.А., Шабалин Л.И., Ведерникова О.П., Королев С.Е. Биоразнообразие луговых фитоценозов в поймах рек М. Кокшага и Б.Ошла // Состояние малых рек Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола, 1997. – С. 52-55.
192. Королев С.Е., Жукова Л.А. Динамика прорастания семян из почвенных банков луговых фитоценозов // Сборник трудов МарГТУ. – Йошкар-Ола, 1997.
193. Григорьева Н.М., Ермакова И.М., Жукова Л.А., Матвеев А.Р. Ежа сборная // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков. – М.: Прометей, 1997. – С. 31-34.
194. Ившин В.П., Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Почтаева М.В., Бекмансуров М.В., Османова Г.О., Ившин Н.В., Королев С.Е. Проблемы и перспективы экологического образования в Республике Марий Эл // Природопользование: состояние, проблемы и пути их решения. Тез. докл. республик. научн.-практич. конф. 11 ноября 1997 г. – Йошкар-Ола, 1997. – С. 127-128

195. Жукова Л.А. Оценка внутривидового биоразнообразия травянистых растений в лесных экосистемах // Мат. науч.-практ. конф. «Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов». – Йошкар-Ола, МарГТУ, 1998. – С. 71-73.
196. Жукова Л.А. Внутривидовое биоразнообразие травянистых растений // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола, Периодика, 1998. – С. 35-47.
197. Жукова Л.А. Принципы устойчивости ценопопуляций растений как элементов фитоценозов // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. Тез. докл., представл. II (X) съезду Русск. бот. общ. Т. 1. – СПб, 1998. – С. 250.
198. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Развитие концепции дискретного описания онтогенеза // Там же. – С. 33-34.
199. Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А. Онтогенез и рост *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. // Там же. – С. 79-80.
200. Березина Ю.А., Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. и др. Использование компьютерного банка геоботанических описаний в популяционно-фитоценологических исследованиях для оценки экологических условий местообитаний // Там же. – С. 224.
201. Жукова Л.А., Бекмансуров М.В., Березина Ю.А. и др. Использование программного комплекса «ECOSCALE» для оценки экотопических условий в луговых фитоценозах // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола, Периодика, 1998. – С. 231-233.
202. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Итоги изучения онтогенеза лекарственных растений // Там же. – С. 136-137.
203. Ведерникова О.П., Жукова Л.А. Природные популяции лекарственных растений как компоненты биосферы // Там же. – С. 124-129.
204. Суетина Ю.Г., Жукова Л.А. Особенности самоподдержания популяций *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в условиях различной антропогенной нагрузки // Там же. – С. 309-311.
205. Полянская Т.А., Шестакова Э.В., Жукова Л.А. Возрастная структура популяций некоторых доминантов лесных фитоценозов в национальном парке «Марий Чодра» // Там же. – С. 290-292.
206. Цыпляновский А.М., Жукова Л.А., Комаров А.С. Генетико-демографическая модель популяции подорожника большого (*Plantago major* L.) // Там же. – С. 316-318.
207. Жукова Л.А. Основные направления научных исследований в области популяционной ботаники в Марийском государственном университете // Бот. журн. – 1999. – Т. 84, № 1. – С. 156-160.
208. Жукова Л.А. Основные направления научных исследований в области популяционной ботаники в Марийском государственном университете // Жизнь популяций в гетерогенной среде. В 2 ч. Ч. 1. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 7-18.
209. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой // Там же. – С. 18-42.

210. Жукова Л.А., Суетина Ю.Г., Прокотьева Л.В. Сопряженность между доминантными видами эпифитных лишайниковых синузий в условиях загрязнения атмосферы // Там же. – С. 246-247.
211. Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К., Жукова Л.А. Адаптация *Cheledonium majus* L. к условиям разной освещенности // Там же. – С. 234-235.
212. Жукова Л.А. Экологические аспекты в фитоценологии // Геоботаника XXI века. Материалы Всероссийской научной конференции. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1999. – С. 28-30.
213. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А. Компьютерный банк геоботанических описаний // Там же. – С. 102-105.
214. Жукова Л.А., Кошпаева М.М. Преемственность в работе средней и высшей школ – одно из условий экологического образования и воспитания молодежи // Актуальные проблемы педагогики творческого саморазвития и педагогического мониторинга. – Казань – Йошкар-Ола, 1998. – С. 26-27.
215. Жукова Л.А. Морфологическая поливариантность онтогенеза // Труды 6-ой Международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М., 1999. – С. 92-93.
216. Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Ившин Н.В., Ведерникова О.П. Особенности проявления временной поливариантности // Там же. – С. 93-95.
217. Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К., Жукова Л.А. Динамическая поливариантность онтогенеза *Chelidonium majus* L. // Там же. – С. 190-192.
218. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов у особей *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) // Бот. журн. – 1999. – Т. 84, № 12. – С. 80-86.
219. Алябыхина Е.А., Глотов Н.В., Жукова Л.А. Многорозеточность в популяциях частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Третьи Вавиловские чтения «Социум в преддверии 21 века: итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего». – Йошкар-Ола, 1999. – С. 169-173.
220. Суетина Ю.Г., Пчелкин А.В., Жукова Л.А. Изменения лишайниковых группировок *Tillia cordata* Mill. в градиенте заповедник-город в подзоне южной тайги (Республика Марий Эл) // Геоботаника XXI века. Материалы Всероссийской научной конференции. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1999. – С. 146-148.
221. Жукова Л.А. К столетию выдающегося ботаника А.А. Уранова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2000. – С. 3-7.
222. Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Женихова Р.Ф. Онтогенез амаранта багряного (*Amaranthus cruentus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000 – С. 68-74.
223. Жукова Л.А., Князева И.В., Пигулевская Т.К. Онтогенез подорожника среднего (*Plantago media* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, МарГУ. – 2000. – С. 144-154.
224. Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Ведерникова О.П. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – С. 7-24.

225. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) // Там же. – С. 123-130.
226. Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) // Там же. – С. 51-61.
227. Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Онтогенез седмичника европейского (*Trientalis europea* L.) // Там же. – С. 234-241.
228. Прокопьева Л.В., Жукова Л.А., Глотов Н.В. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) // Там же. – С. 39-47.
229. Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А. Онтогенез василька сумского (*Centaurea sumensis* Kalen.) // Там же. – С. 169-180.
230. Закамская Е.С., Панова Г.М., Жукова Л.А. Онтогенез костяники каменистой (*Rubus saxatilis* L.) // Там же. – С. 61-68.
231. Шестакова Э.В., Токарева С.А., Жукова Л.А., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л. Онтогенез укропа пахучего (*Anethum graveolens* L.) // Там же. – С. 83-87.
232. Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А. Онтогенез цмина песчаного (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.) // Там же. – С. 110-116.
233. Жукова Л.А. Введение // Полевой экологический практикум. Ч. 1. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. – С. 3-6.
234. Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В. Жизненные формы растений // Там же. – С. 16-34.
235. Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. Индикационные возможности видов растений и экологические шкалы // Полевой экологический практикум (Часть 1). – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – С. 58-69.
236. Шестакова Э.В., Жукова Л.А. Сезонные и суточные ритмы в жизни растений // Там же. – С. 34-39.
237. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Бекмансуров М.В. Методика проведения геоботанических описаний // Там же. – С. 58-69.
238. Алябышева Е.А., Жукова Л.А. Особенности вегетативного размножения стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) в условиях Республики Марий Эл // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений: Программа и тезисы докладов Всероссийского совещания. – Сыктывкар, 2000. – С. 25-26.
239. Закамская Е.С., Жукова Л.А. Особенности морфоструктуры и морфологическая изменчивость копытня европейского // Там же. – С. 84-86.
240. Шестакова Э.В., Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Османова Г.О. Высшие растения. Анатомия и морфология. Метод. указания к лаб-практ. занятиям. – Йошкар-Ола, 2000. – 58 с.
241. Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К., Жукова Л.А. Морфологическая и физиологическая оценка онтогенеза *Chelidonium majus* L. // Бот. журн. – 2000. – Т. 85, № 10. – С. 55-61.
242. Жукова Л.А. Подходы к изучению пространственной структуры популяций растений // Четвертые Вавиловские чтения: диалог науки и практики в

поисках новой парадигмы общественного развития России в новом тысячелетии. – Йошкар-Ола, 2000. – С. 105-109.

243. Жукова Л.А., Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К. Оценка урожайности ценопопуляций чистотела большого (*Chelidonium majus* L.) в отдельных районах республики Марий Эл // Там же. – С. 99-105.

244. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169-176.

245. Жукова Л.А. Популяционно-онтогенетическое направление в России // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2001. – Т. 106, Вып. 5. – С. 17-24.

246. Жукова Л.А. Популяционный мониторинг // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга. – Сыктывкар, 2001. – С. 61.

247. Жукова Л.А. Популяционная морфология растений // Популяция, общество, эволюция. Ч. 2. – Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. – С. 103-118.

248. Жукова Л.А., Глотов Н.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. – 2001. – № 6. – С. 455-461.

249. Жукова Л.А., Алябьева Е.А., Микляева Т.В. Неоднородность строения ценопопуляций кистекорневых растений во времени и в пространстве // Популяция, сообщество, эволюция. Ч. 1. – Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. – С. 37-40.

250. Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Алябьева Е.А. Биологическая роль популяций *Alisma plantago aquatica* L. и *Sagittaria sagittifolia* L. // Там же. – С. 40-42.

251. Жукова Л.А., Закамская Е.С., Османова Г.О., Скочилова Е.А., Ведерникова О.П., Илюшечкина Н.В., Полянская Т.А., Алябьева Е.А., Головенкина И.А., Прищепенкова Н.В., Прокопьева Л.В. Особенности возрастной структуры ценопопуляций лекарственных растений разных типов стратегий // Там же. – С. 42-46.

252. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Лежнина Е.А. Влияние различных факторов среды на изменчивость фитогенного поля особей *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. // Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. – М., 2001. – С. 65-66.

253. Закамская Е.С., Жукова Л.А., Юсупова А.Н. Взаимодействие ценопопуляций копытня европейского, сныти обыкновенной и костяники. // Там же. – С. 65-66.

254. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Шорина Н.И., Былова А.М. Развитие популяционно-онтогенетического направления (к 100-летию А.А. Уранова) // Там же. – С. 5-7.

255. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Закамская Е.С., Османова Г.О., Прищепенкова Н.В., Головенкина И.А. Особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций короткокорневищных растений // Онтогенез и популяция: Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2001. – С. 92-95.

256. Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Илюшечкина Н.В., Балахонов С.В., Микляева Т.В., Терентьева Л.И. Онтогенез и структура ценопопуляций кистекорневых травянистых растений // Там же. – С. 95-97.

257. Жукова Л.А. Реализация международной концепции «Биоразнообразия» в курсах экологии и ботаники в Марийском государственном университете // Пути развития образования в XXI веке: Материалы III Российско-Американской региональной конференции. 30-31 октября 2002 года. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – С. 168-169.

258. Жукова Л.А. Значение трудов Т.И.Серебряковой для развития морфологии растений (к 80-летию со дня рождения) // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Сборник тезисов докладов VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2002. – С. 59-60.

259. Жукова Л.А. Изучение биоразнообразия в популяциях растений // Там же. – С. 60-62.

260. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Османова Г.О. Онтогенетический гербарий. // Там же. – С. 60-62.

261. Жукова Л.А. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2002. – Т. 3. – С. 7-17.

262. Жукова Л.А. Онтогенез лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.) // Там же. – С. 229-232.

263. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Значение трудов Т.И.Серебряковой для развития морфологии растений (к 80-летию со дня рождения) // Там же. – С. 5-6.

264. Жукова Л.А., Закамская Е.С., Мюхкюра Е.В., Сушенцов О.Е. Онтогенез морошки приземистой (*Rubus chamaemorus* L.) // Там же. – С. 56-59.

265. Ведерникова О.П., Жукова Л.А., Максимова О. Онтогенез зимолобки зонтичной (*Chimaphila umbellata* (L.) W.Barton) // Там же. – С. 46-50.

266. Полянская Т.А., Жукова М.А. Онтогенез вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hill.) // Там же. – С. 37-45.

267. Методические пособия для подготовки к единому государственному экзамену по биологии / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2002. – 69 с.

268. Жукова Л.А. Введение // Биологическое разнообразие растительного покрова национального парка «Марий Чодра». Ч. 1: Научное издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2003. – С. 3-7.

269. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Бекмансуров М.В. Объект и методы исследований // Там же. – С. 23-28.

270. Жукова Л.А., Иванова Т.В. Эколого-ценотический анализ луговых и экотонных сообществ и почвенного банка семян бассейна реки Убы // Там же. – С. 91-105.

271. Бекмансуров М.В., Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А. Заключение // Там же. – С. 106-108.

272. Жукова Л.А. Популяционная морфология растений // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского ботанического общества. Т. 2. – Барнаул: Изд-во АзБука, 2003. – С. 357-359.

273. Жукова Л.А. Новые аспекты экологического анализа эколого-ценоотических групп лесных и экотонных сообществ // VII Вавиловские чтения. Глобализация и проблемы национальной безопасности России в XXI веке. Сборник материалов. Ч. 2. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. – С. 152-154.

274. Жукова Л.А., Османова Г.О., Ведерникова О.П., Козырева С.В. Онтогенетический гербарий // Там же. – С. 154-156.

275. Zhukova L.A. Populatoin monitoring // Modern problems of biondication and biomonitiring. Proc. XI Intern. Symp. on biondicators. Syctyvkar, 2003. – P. 451-463.

276. Zhukova L.A., Vedernikova O.P., Osmanova G.O. Ontogenetic herbarium as a methos of study of intrapopulation biodiversity // Там же. – P. 463-473.

277. Жукова Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценоотических групп (раздел 3.5) // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Книга 1. – М.: Наука, 2004. – С. 256-270.

278. Асафонова А.А., Шорина Н.И., Смирнова О.В., Жукова Л.А., Полянская Т.А., Ведерникова О.П., Шестакова Э.В., Скочилова Е.А., Османова Г.О., Закамская Е.С., Прокопьева Л.В. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травяного покрова (раздел 3.6) // Там же. – С. 224-256.

279. Жукова Л.А. Биоразнообразии растений и популяционная морфология // Материалы X школы по теоретической морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений» (Киров, 2-8 мая 2004 г.). – Киров, 2004. – С. 45-52.

280. Жукова Л.А. Методология и методика определения экологической валентности, стено-эврибионтности видов растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара (Сыктывкар, 16-21 февраля 2004 г.). – Сыктывкар, 2004. – Ч. 1. – С. 75-76.

281. Жукова Л.А. Введение // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – С. 3-6.

282. Жукова Л.А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Там же. – С. 13-15.

283. Жукова Л.А., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ведерникова О.П., Османова Г.О., Полянская Т.А. Заключение // Там же. – С. 280-281

284. Жукова Л.А., Османова Г.О., Ведерникова О.П. Популяционно-онтогенетический музей как центр изучения и сохранения биоразнообразия // Экология города Йошкар-Олы. Учеб. пособие. Йошкар-Ола, 2004. – С. 174-182.

285. Жукова Л.А. Оценка экологической толерантности видов растений разных биоморф // Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И.Серебряковых. – М.: МПГУ, 2004. – С. 97-98.

286. Жукова Л.А. Экологическая оценка местообитаний ценопопуляций, фитоценозов и экосистем // Восьмые Вавиловские чтения. Мировоззрение современного общества в фокусе научного знания и практики: Сб. материалов

/ Под общ. ред. проф. В.П. Шалаева. Ч.2. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2004. – С. 134-136.

287. Жукова Л.А. Экологический кодекс // Там же. – С. 132-134.

288. Жукова Л.А. Онтогенез лютика едкого // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Науч. издание / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – Ч. 4. – С. 126-130.

289. Жукова Л.А., Ведерникова О.П. Введение // Там же. – С. 14-18 с.

290. Жукова Л.А., Османова Г.О. Заключение // Там же. – С. 210-211.

291. Жукова Л.А. Экологическое разнообразие ценопопуляций модельных видов растений в национальном парке «Марий Чодра» // Биоразнообразие растений в экосистемах национального парка «Марий Чодра»: Науч. издание. Ч. 2. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2005. – С. 16-29.

292. Жукова Л.А., Полянская Т.А. Введение // Там же. – С. 5-11.

293. Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Подорожник большой (*Plantago major* L.) // Там же. – С. 104-110.

294. Полянская Т.А., Жукова Л.А. Вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* Hill.) // Там же. – С. 52- 56.

295. Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Черника (*Vaccinium myrtillus* L.) // Там же. – С. 56-63.

296. Жукова Л.А., Полянская Т.А. Заключение // Там же. – С. 145-146.

297. Объекты и методы исследований / Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова, Г.О. Османова, Т.А. Полянская, Н.В. Турмухаметова, Т.В. Иванова // Там же. – С. 12-15.

298. Жукова Л.А. Программа дисциплины «Биоразнообразие» // Учебные программы общепрофессиональных, специальных дисциплин и практик по специальности 013500 – Биоэкология: Учебно-методическое пособие / Мар. гос. ун-т; Под ред. О.Л. Воскресенской, Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола, 2005. – С. 124-127.

299. Жукова Л.А. Программа дисциплины «Ботанические сады» // Там же. – С. 127-130.

300. Жукова Л.А. Программа дисциплины для аспирантов «Основные концепции популяционной экологии» // Там же. – С. 230-233.

301. Жукова Л.А. Программа дисциплины для аспирантов «Фитоценология» // Там же. – С. 236-240.

302. Жукова Л.А., Бекмансуров М.В. Программа дисциплины «Учение об экосистемах» // Там же. – С. 166-169.

303. Жукова Л.А., Ведерникова О.П. Программа дисциплины «Учение об онтогенезе» // Там же. – С. 117-120.

304. Жукова Л.А., Османова Г.О. Программа дисциплины «Ботаника». Низшие растения и грибы // Там же. – С. 34-37.

305. Закамская Е.С., Жукова Л.А. Программа дисциплины «Ботаника». Фитоценология // Там же. – С. 43-50.

306. Жукова Л.А., Османова Г.О. Ведерникова О.П. Программа дисциплины «Экология популяций и сообществ» // Там же. – С. 160-166.

307. Жукова Л.А., Османова Г.О., Дробот Г.П. Программа дисциплины «Биология размножения и развития» // Там же. – С. 94-102.
308. Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Закамская Е.С., Османова Г.О., Бекмансуров М.В. Программа дисциплины «Учебные практики по ботанике» // Там же. – С. 182-194.
309. Ведерникова О.П., Жукова Л.А. Анализ природных ценопопуляций лекарственных растений с помощью экологических шкал и популяционных параметров // Популяции в пространстве и времени. Сборник материалов VIII Всероссийского популяционного семинара (Нижний Новгород, 11-15 апреля 2005 г.). – Н.Новгород, 2005. – С. 49-51.
310. Жукова Л.А., Османова Г.О. Растения Сибири в онтогенетическом Гербарии Марийского государственного университета // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы III Междунар. науч. конф., посвященной 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского госуд. ун-та. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2005. – С. 19-20.
311. Жукова Л.А., Козлова Т.Е., Лукичева А.Н. Экологическое разнообразие эколого-ценотических групп лесных и экотонных сообществ Республики Марий Эл // Современные аспекты экологии и экологического разнообразия: Материалы науч. конф. – Казань, 2005. – С. 110-111.
312. Жукова Л.А., Быченко Т.М., Медведева О.А., Корнилова М.Е. Эколого-онтогенетическое разнообразие ценопопуляций орхидных Южного Прибайкалья // Там же. – С. 112-114.
313. Zhukova L.A., Kotarov A.S. Quantitative estimation of plant ecological valence and its significance for mathematical modeling // European Conference on Ecological Modelling. Proceeding. – Pushchino: Institute of Physico-Chemical and Biological Problems of Soil Science of Russian Acad. Sci., 2005. – P. 208-209.
314. Жукова Л.А. К 105-летию со дня рождения А.А.Уранова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2006. – С. 4-6.
315. Жукова Л.А. Оценка биоразнообразия в свете концепций популяционной экологии // Там же. – С. 8-9.
316. Жукова Л.А., Акшенцев Е.В., Шивцова И.В., Головенкина И.А. Пространственная структура разных биоморф // Там же. – С. 248-249.
317. Гаврилова М.Н., Закамская Е.С., Жукова Л.А. Популяционное разнообразие ракитника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova) // Там же. – С. 240-241.
318. Юскова Т., Жукова Л.А. Сравнительный анализ экологических валентностей и толерантности видов лесных и луговых эколого-ценотических групп (ЭЦГ), входящих в состав фитоценозов Республики Марий Эл // Там же. – С. 158-160.

КАДАСТР ВИДОВ РАСТЕНИЙ
С ИЗУЧЕННЫМ ОНТОГЕНЕЗОМ

Деревья

1. **Береза повислая, или бородавчатая** (*Betula pendula* Roth.). Чистякова А.А. ▲*, 1989. – С. 69-76.
2. **Береза пушистая** (*Betula pubescens* Ehrh.). ○**
3. **Бук европейский** (*Fagus sylvatica* L.). Чистякова А.А. ▲, 1989. – С. 25-36.
4. **Вяз гладкий** (*Ulmus laevis* Pall.). ○
5. **Вяз шершавый, или ильм горный** (*Ulmus glabra* Huds.). Чистякова А.А., Кутьина И.С. ▲, 1989. – С. 82-89.
6. **Граб обыкновенный** (*Carpinus betulus* L.). Чистякова А.А., Кутьина И.С. ▲, 1989. – С. 76-82.
7. **Дуб черешчатый** (*Quercus robur* L.). Чистякова А.А. ▲, 1989. – С. 18-25.
8. **Ель европейская** (*Picea abies* (L.) Karst). Киселева К.В. ■***, 1976. – С. 4-27.
9. **Ель тянь-шанская** (*Picea tianschanica* Krasch.). Кожевникова Н.Д. Биология и экология тянь-шанской ели (ценопопуляционный анализ). – Фрунзе: Илим, 1982. – 240 с.
10. **Клен ложноплатановидный** (*Acer pseudoplatanus* L.). Чистякова А.А. ▲, 1989. – С. 58-63.
11. **Клен остролистный** (*Acer platanoides* L.). Чистякова А.А. ▲, 1989. – С. 52-58.
12. **Клен полевой** (*Acer campestre* L.). Плотинкина И.В. ▲, 1989. – С. 63-69.
13. **Липа сердцевидная** (*Tilia cordata* Mill.). Чистякова А.А. ▲, 1989 – С. 42-52; Рысин Л.П. ■. Вып. 7, 1983. – С. 128-152.
14. **Осина, или тополь дрожащий** (*Populus tremula* L.). Лашинский Н.Н. ▲, 1989. – С. 89-96.
15. **Ольха серая** (*Alnus incana* (L.) Moench). Неганов А.Н. ●****, 2002. – С. 18-24.
16. **Ольха черная** (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). ○
17. **Пихта сибирская** (*Abies sibirica* Ledeb.). ○
18. **Рябина обыкновенная** (*Sorbus aucuparia* L.). Дорогова Ю.А., Прокопьева Л.В. ●, 2000. – С. 24-29.
19. **Рябина сибирская** (*Sorbus sibirica* Hedl.). Тищенко М.П. ●, 2004. – С. 31-36.
20. **Сосна обыкновенная** (*Pinus sylvestris* L.). ○
21. **Туя западная** (*Thuja occidentalis* L.). Сарбаева Е.В., Воскресенская О.Л. ●, 2002. – С. 25-28.
22. **Черемуха обыкновенная** (*Padus avium* Mill.). ○
23. **Ясень обыкновенный** (*Fraxinus excelsior* L.). Заугольнова Л.Б. ■. Вып. 1, 1974. – С. 142-159; Заугольнова Л.Б., Чистякова А.А. ▲, 1989. – С. 36-42; Заугольнова Л.Б., Чистякова А.А. ●, 1997. – С. 34-39.

Кустарники

24. **Волчье лыко обыкновенное** (*Daphne mezereum* L.). Балахонов С.В. ●, 1997. – С. 40-47.
25. **Карагана древовидная** (*Caragana arborescens* Lam.). Тищенко М.П. ●, 2002. – С. 37-42.
26. **Малина обыкновенная** (*Rubus idaeus* L.). Давлетшина Г.Т., Уланова Н.Г. ■. Вып. 12, 1996. – С. 89-112.
27. **Мирикария длиннолистная** (*Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb). Лях Е.М. ●, 2002. – С. 29-32.
28. **Пятилистник кустарниковый** (*Pentaphylloides fruticosa* L.). Комаревцева Е.К., Годин В.Н. ●, 2000. – С. 30-38.
29. **Сирень обыкновенная** (*Syringa vulgaris* L.). Шестакова Э.В., Жукова М.А. ●, 2002. – С. 33-36.
30. **Смородина темно-пурпуровая** (*Ribes atropurpureum* С.А.Мей). Тищенко М.П. ●, 2002. – С.43-48.

Лианы

31. **Княжик красивый, или сибирский** (*Atragene speciosa* Weinm.). Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. ●, 2002. – С. 49-52.

Кустарнички

32. **Брусника обыкновенная*** (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Прокопьева Л.В., Жукова Л.А., Глотов Н.В. ●, 2000. – С. 39-46.
33. **Вереск обыкновенный*** (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.). Жукова Л.А., Полянская Т.А. ●, 2002. – С. 37-45.
34. **Зимолобка зонтичная*** (*Chimaphila umbellata* (L.). W.Barton). Ведерникова О.П., Жукова Л.А., Максимова О.В. ●, 2003. – С. 46 -50.
35. **Тимьян Палласа** (*Thymus pallasianus* Н.Вr.). Кулакова Ю.Ю. ●, 2004. – С. 53-56.
36. **Тимьян ползучий** (*Thymus serpyllum* L.). Боголюбова И.А., Файзуллина С.Я. ●, 1997. – С. 55-59.
37. **Тимьян степной** (*Thymus steposus* Klock et Scost.). Головенкина И.А., Файзуллина С.Я. ●, 2000. – С. 47-50.
38. **Род Чабрец (тимьян)** (*Thymus* L.): тимьян Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.), Т. блошиный (*T.pulegioides* L.), Т. ползучий (*T.serpyllum* L.). Гогина Е.Е. ■. Вып. 2, 1975. – С. 137-168
39. **Черника обыкновенная*** (*Vaccinium myrtillus* L.). Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. ■. Вып. 5, 1980. – С. 132-146; Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. ●, 2000. – С. 51-60.

ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Полукустарники

40. **Анабазис безлистный** (*Anabasis aphylla* L.). Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е. ○

Полукустарнички

41. **Зизифора пахучковидная** (*Ziziphora clinopodioides* Lam.). Черемушкина В.А., Каулинь А.Г., Голубева Д.В. ●, 2002. – С. 51-55.
42. **Змееголовник кустарничковый** (*Dracocephalum fruticosum* Steph.). Нозирова Г.Р. ●, 2004. – С. 57-60.
43. **Княженика*** (*Rubus arcticus* L.). Жукова Л.А., Белова С.А. ●, 1997. – С. 60-64.
44. **Костяника каменная*** (*Rubus saxatilis* L.). Закамская Е.С., Панова Г.М., Жукова Л.А. ●, 2000. – С. 61-67.
45. **Морошка приземистая*** (*Rubus chamaemorus* L.). Жукова Л.А., Закамская Е.С., Мюхкюра Е.В., Сушенцов О.Е. ●, 2002. – С. 56-59.
46. **Шлемник приземистый** (*Scutellaria supina* L.). Недосекина Т.В. ●, 2002. – С. 60-63.

ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Однолетники

47. **Амарант багряный*** (*Amaranthus cruentus* L.). Жукова Л.А., Воскресенская О.Л., Грошева Н.П., Женихова Р.Ф. ●, 2000. – С. 68-73.
48. **Род Болотник** (*Callitriche* L.): болотник короткоплодный (*Callitriche sophocarpa* Sendther.), Б. болотный (*C.palustris* L.). Горбачевская О.А. ■. Вып. 13, 1997. – С. 110-127.
49. **Горох посевной** (*Pisum sativum* L.). Князева И.В., Пигулевская Т.К. ●, 2000. – С. 74-78.
50. **Желтушник левкойный** (*Erysimum cheiranthoides* L.). Закамская Е.С. ●, 1997. – С. 65-68.
51. **Змееголовник вонючий** (*Dracocephalum foetidum* Bunge). Нозирова Г.Р. ●, 2004. – С. 61-63.
52. **Календула лекарственная*** (*Calendula officinalis* L.). Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Лошкариева Р.С., Мамаева Е.Л. ●, 1997. – С. 69-73.
53. **Пастушья сумка** (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.). Ведерникова О.П. ●, 1997. – С. 77-80.
54. **Просвирник приземистый** (*Malva pusilla* Smith. Rt Sow.). Ведерникова О.П. ●, 2000. – С. 79-82.
55. **Укроп пахучий*** (*Anethum graveolens* L.). Шестакова Э.В., Токарева С.А., Жукова Л.А., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л. ●, 2000. – С. 83-86.

56. **Фиалка трехцветная** (*Viola tricolor* L.). Ведерникова О.П., Османова Г.О. ●, 1997. – С. 74-76.

Малолетники

57. **Болиголов крапчатый** (*Conium maculatum* L.). Ведерникова О.П., Серкова Е.В. ●, 2000. – С. 87-94.
58. **Бутень одурающий** (*Chaerophyllum temulum* L.). Смирнова О.В. Δ****, 1987. – С. 135-137.
59. **Герань Роберта** (*Geranium robertianum* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 135-137.
60. **Горец птичий*** (*Polygonum aviculare* L.). Жукова Л.А. □*****, 1995. – С. 92.
61. **Донник белый*** (*Melilotus albus* Medik.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 84.
62. **Донник лекарственный*** (*Melilotus officinalis* (L.) Pall.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 85.
63. **Желтушник левкойный** (*Erysimum cheiranthoides* L.). Гонтарь Э.М. ●, 2002. – С. 64-70.
64. **Золототысячник обыкновенный** (*Centaureum erythraea* Rafn). Османова Г.О., Ведерникова О.П. ●, 2002. – С. 70-74.
65. **Икотник серый*** (*Berteroa incana* (L.) D.C.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 81.
66. **Колокольчик раскидистый*** (*Campanula patula* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 83.
67. **Колючник Биберштейна** (*Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem.). Михеева Н.В., Ведерникова О.П. ●, 1997. – С. 84-89.
68. **Лисохвост коленчатый*** (*Alopecurus geniculatus* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С.87
69. **Лютик ядовитый** (*Ranunculus sceleratus* L.). Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. ●, 2002. – С. 74-79.
70. **Морковь*** (*Daucus carota* L.). Жукова Л.А. и др. ○
71. **Мяталик однолетний*** (*Poa annua* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 88.
72. **Недотрога обыкновенная** (*Impatiens noli-tangere* L.). Марков М.В. ●, 2002. – С. 79-83.
73. **Ослинник двулетний** (*Oenothera biennis* L.). Османова Г.О., Королев С.Е. ●, 1997. – С. 81-84.
74. **Пастернак посевной*** (*Pastinaca sativa* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 86.
75. **Рдест гребенчатый** (*Potamogeton pectinatus* L.). Лапиров А.Г. ■. Вып. 11, 1995. – С. 37-55.
76. **Ситник жабий*** (*Juncus bufonius* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 91.
77. **Стрелолист стрелолистный*** (*Sagittaria sagittifolia* L.). Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. ●, 2000. – С. 116-122.
78. **Сурепица обыкновенная*** (*Barabarea vulgaris* R.Br.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 80.

79. **Сушеница болотная*** (*Gnaphalium uliginosum* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 90.
80. **Тмин обыкновенный** (*Carum carvi* L.). Ермакова И.М. ▲. Ч.3, 1983б. – С. 15-21; Ермакова И.М. ●, 2000. – С. 95-103.
81. **Торилис японский** (*Torilis japonica* (Houtt.) DC). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 135-137.
82. **Цмин песчаный*** (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.) Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В., Жукова Л.А. ●, 2000. – С. 110-115.
83. **Черёда поникшая** (*Bidens cernua* L.). Марков М.В. ●, 2002. – С. 83-87.
84. **Черёда трехраздельная*** (*Bidens tripartite* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 82; Марков М.В., 2002. – С. 87-93.
85. **Чернокорень лекарственный** (*Cynoglossum officinale* L.). Ведерникова О.П., Соколова М.В. ●, 2000. – С. 104-109.
86. **Чертополох курчавый** (*Carduus crispus* L.). Ковынева О.В. ■. Вып. 12, 1996. – С. 155-163.
87. **Чесночница черешковая** (*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 135-137.
88. **Чистотел большой*** (*Chelidonium majus* L.). Скочилова Е.А., Жукова Л.А., Пигулевская Т.К. ●, 1997. – С. 89-96.
89. **Ясколка дернистая*** (*Cerastium holosteoides* Fries.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 89.

Многолетники

Стержнекорневые

90. **Алтей лекарственный** (*Althaea officinalis* L.). Османова Г.О. ●, 2004. – С. 64-70.
91. **Астрагал шерстистоцветковый** (*Astragalus dasyanthus* Pall.). Скользнева Л.Н. ●, 2002. – С. 93-96.
92. **Бедренец-камнеломка*** (*Pimpinella saxifraga* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 99; Жукова Л.А., 1997. – С. 105-109.
93. **Борщевик сибирский** (*Henacleum sibiricum* L.). Сацыперова И.Ф. ■. Вып. 2, 1975. – С. 124-136; Ермакова И.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 27-30; Ермакова И.М. ●, 2000. – С. 130-133.
94. **Горечавка крестовидная*** (*Gentiana cruciata* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 103; Козырева С.В., 2002. – С. 125-129.
95. **Горичник пшавского** (*Peucedanum pschavicum* C. Koch.). Работнов Т.А. ○
96. **Девясил высокий** (*Inula helenium* L.). Османова Г.О., Михеева Н.В. ●, 2000. – С. 163-168.
97. **Жабрица порезниковая (порезник горный)** (*Seseli libanotis* (L.) Koch. (*Libanotis montana* Grantz.)). Былова А.М., Тихомирова В.Н. ■. Вып. 4, 1978. – С. 152-166; Былова А.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 22-26; Былова А.М., 1997. – С. 96-98.

98. **Змееголовник иноземный** (*Dracocephalum peregrinum* L.). Нозирова Г.Р. ●, 2004. – С. 71-74.
99. **Качим метельчатый*** (*Gypsophila paniculata* L.) (перекати-поле) Жукова Л.А. и др. ○
100. **Клевер гибридный (розовый, шведский)** (*Trifolium hybridum* L.). Матвеев А.Р. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 61-65; Крылова Н.П. ■. Вып. 2, 1975. – С. 102-110.
101. **Клевер горный** (*Trifolium montanum* L.). Григорьева Н.М. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 66-69.
102. **Клевер луговой (красный)** (*Trifolium pratense* L.). Крылова Н.П., Работнов Т.А. ■. Вып. 2, 1975. – С. 89-101; Бахматова М.П., Матвеев А.Р. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 69-75.
103. **Купырь лесной*** (*Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 102.
104. **Ляпчатка серебристая*** (*Potentilla argentea* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 100.
105. **Люцерна серповидная** (*Medicago falcata* L.). Григорьева Н.М. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 55-61; Культисасов И.М., Григорьева Н.М. ■. Вып. 4, 1978. – С. 96-104.
106. **Ляденец печорский** (*Lotus peczoricus* Min. et Ulle). Тетерюк Л.В., Барменков Е.В. ●, 2004. – С. 75-78.
107. **Ляденец рогатый** (*Lotus corniculatus* L.). Писковацкова Н.П. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 76-79; Писковицкова Н.П., Михайловская И.С. ■. Вып. 7, 1983. – С. 11-127.
108. **Одуванчик лекарственный** (*Taraxacum officinale* Wigg.). Ермакова И.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 66-70; Ермакова И.М. ■. Вып. 8, 1990. – С. 210-229; Ермакова И.М., 2000. – С. 134-137.
109. **Окопник лекарственный** (*Symphytum officinale* L.). Ведерникова О.П., Матвеева З.В. ●, 2000. – С. 138-143.
110. **Панцерина шерстистая** (*Panzeria lanata* (L.) Sojak). Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. ●, 2004. – С. 79-82.
111. **Подорожник средний*** (*Plantago media* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 36-39; Жукова Л.А. ■. Вып. 7, 1983. – С. 129-145; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 104; Жукова Л.А., Князева И.В., Пигулевская Т.К. ●, 2000. – С. 144-143.
112. **Полынь белая** (*Artemisia lerchiana* Web. ex Stechn.). Трулевич Н.В. ○
113. **Полынь тьяншанская** (*Artemisia tianschanica* Krasch.). Трулевич Н.В. ○
114. **Порезник закавказский** (*Libanotis transcaucasica* Schichk). Работнов Т.А. ○
115. **Свербига восточная** (*Bunias orientalis* L.). Былова А.М. ■. Вып. 1, 1974. – С. 52-66; Былова А.М. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 35-39; Петруняк Н.И. ●, 2002. – С. 97-102.
116. **Синеголовник обыкновенный** (*Eryngium planum* L.). Ермакова И.М. ●, 2000. – С. 154-162.

117. **Синеголовник плосколистный** (*Eryngium planum* L.). Ермакова И.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 15-19; Ермакова И.М. ■. Вып. 14, 2000. – С. 128-142.
118. **Синеголовник равнинный** (*Eryngium campestre* L.) Ермакова И.М. ○
119. **Скабиоза желтая*** (*Scabiosa ochroleuca* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 101.
120. **Смолевка бесстебельная*** (*Silena acaulis* L.) Жукова Л.А. и др. ○
121. **Смолевка поникшая** (*Silene nutans* L.). Тетерюк Л.В. ●, 2002. – С. 103-107.
122. **Цикорий обыкновенный** (*Cichorium intybus* L.). Файзуллина С.Я., Ганич Л.Ю., Мухамадьянова Г.И., Асапова Л.З. ●, 1997. – С. 100-104.
123. **Шалфей мускатный** (*Salvia sclarea* L.). Кулакова Ю.Ю. ●, 2004. – С. 83-87.
124. **Щавель туполистный** (*Rumex obtusifolius* L.). Былова А.М. ■. Вып. 11, 1995. – С. 132-153.

Короткокорневищные-стержнекорневые

125. **Гвоздика Фишера** (*Dianthus fischeri* Spreng.). Полетаева И.И. ●, 2004. – С. 130-134.
126. **Женьшень обыкновенный** (*Panax ginseng* С.А.Мей.). Ведерникова О.П. ●, 2004. – С. 137-143.
127. **Змееголовник поникший** (*Dracocephalum nutans* L.). Нозирова Г.Р., Чермушкина В.А. ●, 2004. – С. 134-136.

Корневищно-стержнекорневые

128. **Василек сумский*** (*Centaurea sumensis* Kalen.). Головенкина И.А., Файзуллина С.Я., Жукова Л.А. ●, 2000. – С. 169-179.
129. **Горец мясо-красный** (*Polygonum carneum* C. Koch). Работнов Т.А. ○
130. **Шлемник байкальский** (*Scutellaria baicalensis* Georgi.). Банаева Ю.А. ●, 2000. – С. 180-185.

Длиннокорневищно-стержнекорневые

131. **Василек шероховатый** (*Centaurea scabiosa* L.). Былова А.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 70-76; Былова А.М. ■. Вып. 3, 1976. – С. 151-161; Былова А.М., 1997. – С. 110-114.
132. **Подмаренник мягкий** (*Gallium molugo* L.) и П. настоящий (*G.verum* L.). Григорьева Н.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 46-53.
133. **Солодка Коржинского** (*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.). Васфилова Е.С., Беляев А.Ю. ●, 2002. – С. 108-113.
134. **Софора желтоватая** (*Sophora flavescens* Soland.). Санданов Д.В. ●, 2004. – С. 88-94.

Стержнекистекорневые

135. **Колокольчик скученный** (*Campanula glomerata* L.). Писковецкова Н.П. ▲. Ч.3, 1983б. – С. 53-56; Писковацкова Н.П. ■. Вып. 5, 1980. – С. 156-168.

136. **Род Колокольчик** (*Campanula* L.): Колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium* L.), К. жестковолосистый (*C. cervicaria* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127; Викторов В.П. ■. Вып. 14, 2000. – С. 181-211.

Кустекорневые

137. **Валериана лекарственная*** (*Valeriana officinalis* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 139; Жукова Л.А., Илюшечкина Н.В., Минина О.В., Теленкова Е.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А. ●, 1997. – С. 115-120.
138. **Ветреница пучковатая** (*Anemona fasciculata* L.). Работнов Т.А. ○
139. **Калужница болотная** (*Caltha palustris* L.). Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. ■. Вып. 14, 2000. – С. 87-100.
140. **Колокольчик персиколистный** (*Campanula persicifolia* L.). Викторов В.П. ■. Вып. 14, 2000. – С. 181-211.
141. **Лютик едкий*** (*Ranunculus acris* L.) и **Л. многоцветковый** (*R. polyanthemus* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 23-27; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 137; Жукова Л.А. ●, 2004. – С. 126-129.
142. **Лютик золотистый*** (*Ranunculus auricomus* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 27-30.
143. **Лютик многоцветковый*** (*Ranunculus polyanthemus* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 138.
144. **Мытник Кауфмана** (*Pedicularis Kaufmanii* Rinzger). Ермакова И.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 30-35; Ермакова И.М. ■. Вып. 12, 1996. – С. 124-139.
145. **Мытник плотный** (*Pedicularis compacta* Vieb.). Работнов Т.А. ○
146. **Подорожник большой*** (*Plantago major* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 39-42; Жукова Л.А. ■. Вып. 7, 1983. – С. 129-145; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 31-34; Жукова Л.А., Глотов Н.В., Балахонов С.В., Ившин Н.В., Пигулевская Т.К. ●, 1997. – С. 121-132.
147. **Синюха голубая** (*Polemonium caeruleum* L.). Илюшечкина Н.В., Микляева Т.В., Грошева Н.П., Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А. ●, 1997. – С. 133-137.
148. **Частуха подорожниковая*** (*Alisma plantago-aquatica* L.). Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. ●, 2000. – С. 123-129.

Кустекорневые корневищно-луковичные

149. **Чемерица Любеля** (*Veratrum lobelianum* Bernh.). Бахматова М.П. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 8-12; Бахматова М.П. ■. Вып. 5, 1980. – С.94-104.

Рыхлодерновинные

150. **Вейник тростниковидный** (*Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth.). Уланова Н.Г. ■. Вып. 11, 1995. – С. 72-90.
151. **Душистый колосок*** (*Anthoxanthum odoratum* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 14-18; Жукова Л.А. □, 1995. – С.1 24; Жукова Л.А. ●, 1997. – С. 138-141.

152. **Ежа сборная*** (*Dactylis glomerata* L.). Григорьева Н.М., Ермакова Е.И., Жукова Л.А., Матвеев А.Р. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 56-59; Егорова В.Н. ■. Вып. 3, 1976. – С. 76-89; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 48.
153. **Лисохвост луговой** (*Alopecurus pratensis* L.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 1, 1980 – С. 28-31.
154. **Мятлик болотный** (*Poa palustris* L.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 64-68; Егорова В.Н. ■. Вып. 14, 2000. – С. 16-27.
155. **Овсяница луговая** (*Festuca pratensis* Huds.). Ермакова И.М. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 80-83; Ермакова И.М. ■. Вып. 3, 1976. – С. 105-118; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 125.
156. **Ожика лесная** (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin). Малиновский К.А. ○
157. **Осока волосистая** (*Carex pilosa* Scop.). Смирнова О.В. ■. Вып. 6, 1980. – С. 66-74; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 94-114.
158. **Осока гвоздичная** (*Carex caryophyllea* Latourg.). Гращенкова В.С. ■. Вып. 6, 1980. – С. 93-100.
159. **Осока лесная** (*Carex silvatica* Huds.). Смирнова О.В. ■. Вып. 6, 1980. – С. 58-62; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
160. **Осока пальчатая** (*Carex digitata* L.). Фомичева Н.И., Алексеев Ю.Е. ■. Вып. 6, 1980. – С. 85-90; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123.
161. **Полевица гигантская** (*Agrostis gigantea* Roth.). Курченко Е.И. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 31-35; Курченко Е.И., Вовк А.Г. ■. Вып. 3, 1976. – С. 36-61.
162. **Полевица Сырейщикова** (*Agrostis syreistschikowii* Smirn.). Курченко Е.И. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 39-43; Курченко Е.И., Вовк А.Г. ■. Вып. 3, 1976. – С. 36-61.
163. **Полевица тонкая** (*Agrostis tenuis* Sibth.). Курченко Е.И. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 35-39; Курченко Е.И., Вовк А.Г. ■. Вып. 3, 1976. – С. 36-61.
164. **Тимофеевка луговая** (*Phleum pratense* L.). Матвеев А.Р. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 19-23; Матвеев А.Р. ■. Вып. 7, 1983. – С. 41-66.
165. **Тимофеевка степная** (*Phleum phleoides* (L.) Sm.). Матвеев А.Р. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 24-27; Матвеев А.Р. ■. Вып. 7, 1983. – С. 41-66.

Плотнoderновинные

166. **Белоус торчащий*** (*Nardus stricta* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 43-47; Жукова Л.А. ■. Вып. 1, 1974. – С. 6-20; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 110.
167. **Ковыль кавказский** (*Stipa caucasica* Schmalh.) Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В.
168. **Лерхенфельдия извилистая*** (*Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 51, 153.
169. **Луговик дернистый, щучка*** (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 47-51; Жукова Л.А. ■. Вып. 3, 1976. – С. 62-75; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 109.

170. **Луговик извилистый*** (*Deschampsia flexuosa* (L.) Frin.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 51-55; Жукова Л.А. ■. Вып. 5, 1980. – С. 46-57.
171. **Полевица собачья** (*Agrostis canina* L.). Курченко Е.И., Вовк А.Г. ■. Вып. 3, 1976. – С. 36-61.
172. **Типчак** (*Festuca sulcata* (Hack.). ○
173. **Чий дернистый** (*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski). Пошкурлат А.П. ○

Плотнoderновинно-длиннокорневищные

174. **Мятлик луговой** (*Poa pratensis* L.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 68-79; Егорова В.Н. ■. Вып. 12, 1996. – С. 22-38.
175. **Овсяница красная** (*Festuca rubra* L.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 83-95; Егорова В.Н. ■. Вып. 8, 1990. – С. 78-90.

Клубнеобразующие

176. **Калипсо луковичная** (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes). Быченко Т.М. ●, 2004. – С. 196-201.
177. **Кокушник комарниковый** (*Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br.). Омельчак Н.В., Дьячкова Т.Ю. ●, 2002. – С. 233-236.
178. **Род хохлатка** (*Corydalis*): Хохлатка плотная (*Corydalis solida* (L.) Clairv.), X. промежуточная (*C. intermedia* (L.) Merat), X. кавказская (*C. caucasica* D.C.), X. расставленная (*C. remota* Fisch.), X. крупноцветковая (*C. bracteata* (Steph.) Pers.). Смирнова О.В., Черемушкина В.А. ■. Вып. 2, 1975. – С. 48-72; Смирнова О.В., Черемушкина В.А. ▲, 1987. – С. 23-35; Род хохлатка (*Corydalis*): Хохлатка плотная (*Corydalis solida* (L.) Clairv.), X. промежуточная (*C. intermedia* (L.) Merat), X. кавказская (*C. caucasica* D.C.), X. полая (*C. cava* (L.) Schweigg. et Koerte), X. Маршалла (*C. marschalliana* (Pall.) Pers.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 66-72; Род хохлатка (*Corydalis*): хохлатка луковичная (*Corydalis bulbosa* (L.) DC.), X. Маршалла (*C. marschalliana* (Pall.) Pers.), X. плотная (*C. solida* (L.) Swartz.), X. промежуточная (*C. intermedia* (L.) Merat.); Смирнова О.В., Черемушкина В.А. ●, 1997. – С. 142-145.
179. **Пальчатокоренник (ятрышник) шлемоносный** (*Orchis militaris* L.). Фардеева М.Б. ●, 2002. – С. 237-241.

Луковичные

180. **Род гусиный лук** (*Gagea*): гусиный лук малый (*Gagea minima* (L.) Ker.-Gawl.), Г.л.краснеющий (*G. erubescens* (Bess.) Roem. et Schult.), Г. л. желтый (*G. lutea* (L.) Ker.-Gawl.), Г. л. зернистый (*G. granulosa* Turcz.). Лазаренко Е.В., Смирнова О.В., Сулова Т.И. ▲, 1987. – С. 44-53; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 77-82.
181. **Лук алтайский, или каменный** (*Allium altaicum* Pall.). Черемушкина В.А. ●, 2002. – С. 242-247.
182. **Лук голубой** (*Allium caeruleum* Pall.). Черемушкина В.А. ●, 2004. – С. 202-205.

183. **Лук тюльпанолистный** (*Allium tulipifolium* Ledeb.). Ишмуратова М.М., Ильина И.В. ●, 2004. – С. 206-209.
184. **Медвежий лук** (*Allium ursinum* L.). Старостенкова М.М. ■. Вып. 4, 1978. – С. 52-61; Старостенкова М.М., Черемушкина В.А. ▲, 1987. – С. 7-13; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 53-61.
185. **Подснежник Воронова** (*Galanthus woronowii* Los.). Шорина Н.И. ●, 1997. – С. 146-149.
186. **Пролеска сибирская** (*Scilla sibirica* Haw.) и П. двулистная (*S. bifolia* L.). Смирнова О.В., Торопова Н.А. ▲, 1987. – С. 35-41; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 66-72.
187. **Тюльпан Биберштейна** (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult.). Смирнова О.В., Торопова Н.А. ▲, 1987. – С. 53-57; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 82-84.

Корнеклубневые

188. **Любка двулистная** (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.). Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 16-18; Царевская Н.Г. ■. Вып. 2, 1975. – С. 11-17.
189. **Любка зеленоцветная** (*Platanthera chlorantha* (Custer) Reichenb.). Вахрамеева М.Г., Загумский М.Н. ■. Вып. 11, 1995. – С. 117-131.
190. **Пальчатокоренник (ятрышник) пятнистый** (*Dactylorhiza maculata* Soð) и Я.Фукса (*D. fuchsii* Soð). Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 12-15.
191. **Пальчатокоренник мясокрасный** (*Dactylorhiza incarnate* (L.) Soð). Вахрамеева М.Г. ■. Вып. 14, 2000. – С. 76-86.
192. **Пальчатокоренник Фукса** (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soð). Вахрамеева М.Г. ■. Вып. 14, 2000. – С. 58-69.
193. **Чистяк весенний** (*Ficaria verna* Huds.). Смирнова О.В., Торопова Н.А. ▲, 1987. – С. 18-23; Смирнова О.В., Торопова Н.А., 1997. – С. 150-154; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 62-66.

Луковично-корневищные

194. **Кандык сибирский** (*Erythronium sibiricum* (Fisch.) et Mey.). Шорина Н.И., Куклина А.Г., Черемушкина В.А. ▲, 1987. – С. 41-44; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 66-72.
195. **Лук победный, черемша** (*Allium victorialis* L.). Смирнова О.В., Тимченко В.Н., Черемушкина В.А. ▲, 1987. – С. 13-18; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 53-61.

Короткокорневищные

196. **Башмачок крупноцветковый** (*Cypripedium macranthon* Sw.). Быченко Т.М. ●, 2004. – С. 95-100.
197. **Башмачок настоящий, или Венерин башмачок** (*Cypripedium calceolus* L.). Фардеева М.Б. ●, 2002. – С. 114-119.

198. **Борец северный** (*Aconitum septentrionale* Koelle.). Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. ■. Вып. 11, 1995. – С. 154-165; Барыкина Р.П., Луферов А.Н., Чубатова Н.В. ●, 2000. – С. 186-189.
199. **Будра волосистая** (*Glechoma hirsute* Waldst. et Kit.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 133-135.
200. **Род Василистник** (*Thalictrum* L.): василистник водосборolistный (*Thalictrum aquilegifolium* L.), В. малый (*Th. minus* L.). Багдасарова Т.В., Барыкина Р.П., Луферов А.Н. ■. Вып. 9, Ч. 1, 1993. – С. 84-111.
201. **Род Анемона (ветреница)** (*Anemone* L.): ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides* L.), В. дубравная (*A. nemorosa* L.), В. лесная (*A. sylvestris* L.). Старостенкова М.М. ■. Вып. 3, 1976. – С. 119-138; Род Ветреница, анемона (*Anemone*): ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides* L.), В. дубравная (*A. nemorosa* L.), В. алтайская (*A. altaica* С.А.Мей), В. голубая (*A. coerulea* D.C.). Старостенкова М.М., Смирнова О.В., Черемушкина В.А. ▲, 1987. – С. 58-64; Род Ветреница, анемона (*Anemone*): ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides* L.), В. алтайская (*A. altaica* С.А.Мей), В. голубая (*A. coerulea* D.C.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 72-77.
202. **Володушка золотистая** (*Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.). Подгаевская Е.Н. ●, 2002. – С. 120-124.
203. **Воронец колосистый** (*Actaea spicata* L.) Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. ●, 2004. – С. 101-105.
204. **Вороний глаз четырехлиственный** (*Paris quadrifolia* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123.
205. **Герань болотная** (*Geranium palustre* L.). Сугоркина Н.С. ▲. Ч.3, 1983б. – С. 8-11; Сугоркина Н.С. ■. Вып. 10, 1995. – С. 134-163.
206. **Герань лесная** (*Geranium sylvaticum* L.). Сугоркина Н.С. ■. Вып. 10, 1995. – С. 134-163.
207. **Герань луговая** (*Geranium pratense* L.). Сугоркина Н.С. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 11-15; Сугоркина Н.С. ■. Вып. 10, 1995. – С. 134-163.
208. **Гирчовник татарский** (*Conioselinum tataricum* Hoffm.). Волкова Л.В. ●, 2004. – С. 106-110.
209. **Горец змеиный** (*Polygonum bistorta* L.). Тихонова В.Л. ■. Вып. 2, 1975. – С. 29-35.
210. **Горечавка легочная** (*Gentiana pneumonante* L.). Козырева С.В., Шестакова Э.В. ●, 2002. – С. 130-133.
211. **Горицвет весенний** (*Adonis vernalis* L.). Пошкурлат А.П., Губанов И.А. ■, 1975. – С. 36-47.
212. **Гравилат городской** (*Geum urbanum* L.). Петухова Л.В. ■. Вып. 14, 2000. – С. 112-127; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
213. **Гравилат речной** (*Geum rivale* L.). Петухова Л.В. ■. Вып. 14, 2000. – С. 128-142.
214. **Девясил британский** (*Inula britannica* L.). Османова Г.О. ●, 2000. – С. 190-194.

215. **Дремлик темно-красный (ржавый)** (*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess.). Фардеева М.Б. ●, 2002. – С. 134-138.
216. **Звездчатка ланцетолистная** (*Stellaria holostea* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 133-135.
217. **Зеленчук желтый** (*Galeobdolon luteum* Huds.). Смирнова О.В., Торопова Н.А. ■. Вып. 3, 1976. – С. 139-150; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 127-131.
218. **Змееголовник крупноцветковый** (*Dracocephalum grandiflorum* L.). Нозирова Г.Р. ●, 2004. – С. 111-113.
219. **Зубянка луковичная** (*Dentaria bulbifera* L.) и З. пятилистная (*D. quinguefolia*). Есина И.В., Смирнова О.В. ▲, 1987. – С. 63-68; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 72-77.
220. **Крапива двудомная** (*Urtica dioica* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 133-135.
221. **Красоднев желтый** (*Heemerocallis lilio-asphodelus* L.). Вяткин А.И. ●, 2002. – С. 139-143.
222. **Колокольчик рапунцелевидный** (*Campanula rapunculoides* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127
223. **Колокольчик широколистный** (*Campanula latifolia* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
224. **Копытень европейский** (*Asarum europaeum* L.). Смирнова О.В., Зворыкина К.В. ■. Вып. 1, 1974. – С. 41-51; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123.
225. **Коротконожка лесная** (*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
226. **Костер Бенекена** (*Bromus benekenii* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
227. **Кровохлебка лекарственная** (*Sanguisorba officinalis* L.). Ермакова И.М. ▲. Ч.2, 1983а. – С.47-51; Ермакова И.М., Зайцева Т.А. ■. Вып. 9, Ч.2, 1993. – С.39-70; Ермакова И.М. ●, 1997. – С. 160-167.
228. **Кульбаба осенняя*** (*Leontodon autumnalis* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 146.
229. **Купена многоцветковая** (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123.
230. **Лаготис уральский** (*Lagotis uralensis* Schischk.). Хохлова М.Г. ●, 2002. – С. 144-149.
231. **Лапчатка прямостоячая*** (*Potentilla erecta* L.). Тихонова В.Л. ■. Вып. 1, 1974. – С.67-77; Жукова Л.А. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 51-55; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 147; Жукова Л.А. ●, 1997. – С. 155-159.
232. **Ластовень обыкновенный, или лекарственный** (*Vincetoxicum hircundinaria* Medik.). Ведерникова О.П., Османова Г.О. ●, 2002. – С. 150-153.
233. **Ломонос прямой** (*Clematis recta* L.). Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. ●, 2002. – С. 154-158.

234. **Лютик кашубский** (*Ranunculus cassubicus* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
235. **Манжетка обыкновенная*** (*Alchemilla vulgaris* L.s.l.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 44-47; Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. ■. Вып. 10, 1995. – С. 83-118.
236. **Медуница мягкая** (*Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem.). Петрова Т.Г. ●, 2002. – С. 159-164.
237. **Медуница неясная** (*Pulmonaria obscura* Dumort. In Bull.). Смирнова О.В. ■. Вып. 4, 1978. – С. 179-190; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123; Шестакова Э.В., Смоляк О.В., Егорова Н.А. ●, 1997. – С. 168-173.
238. **Мыльнянка лекарственная** (*Saponaria officinalis* L.). Ведерникова О.П. ●, 2002. – С. 165-169.
239. **Мятлик дубравный** (*Poa nemoralis* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
240. **Нивяник обыкновенный** (*Leucanthemum vulgare* Lam.). Сугоркина Н.С. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 62-66; Сугоркина Н.С. ■. Вып. 12, 1996. – С. 140-154.
241. **Норичник шишковатый** (*Scorophularia nodosa* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
242. **Овсяница гигантская** (*Festuca gigantea* (L.) Vill.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
243. **Овсяница лесная** (*Festuca sylvatica* (Poll.) Vill.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
244. **Осока корневищная** (*Carex rhizina* Blytt et Lindbl.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123.
245. **Первоцвет крупночашечный** (*Primula macrocalyx* Bunge). Гонтарь Э.М. ●, 2002. – С. 170-175.
246. **Перловник поникающий** (*Melica nutans* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
247. **Подорожник ланцетолистный*** (*Plantago lanceolata* L.). Жукова Л.А. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 42-46; Жукова Л.А. ■. Вып. 7, 1983. – С. 129-145; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 148; Жукова Л.А., Османова Г.О. ●, 1997. – С. 174-177.
248. **Примула Сибторпа** (*Primula sibthorpii* Hoffm.). Ведерникова О.П., Арнаутова Н.И., Глотов Н.В., Лисицин С.С. ●, 1997. – С. 178-182.
249. **Репешок обыкновенный** (*Agrimonia eupatoria* L.). Терентьева Л.И., Илюшечкина Н.В. ●, 2000. – С. 195-198.
250. **Родиола премельская** (*Rhodiola iremelica* Boriss.). Ишмуратова М.М. ●, 2004. – С. 114-120.
251. **Родиола розовая** (*Rhodiola rosea* L.). Ведерникова О.П., Никандрова Л.М. ●, 2000. – С. 199-205.
252. **Сердечник луговой** (*Cardamine pratensis* L.). Мусина Г.В., Нехлюдова А.С., Севастьянов В.И. ■. Вып. 9, Ч. 2, 1993. – С. 19-24.

253. **Сочевичник весенний** (*Orobus vernus* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
254. **Таволга обыкновенная** (*Filipendula vulgaris* Moench.). Григорьева Н.М. ■. Вып. 12, 1996. – С. 71-88.
255. **Тайник яйцевидный** (*Listera ovata* (L.) R. Br.). Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. ●, 2004. – С. 121-125.
256. **Фиалка душистая** (*Viola odorata* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 127-131.
257. **Фиалка удивительная** (*Viola mirabilis* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 115-123.
258. **Чистец лесной** (*Stachys sylvatica* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 133-135.
259. **Шлемник высочайший** (*Scutellaria altissima* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 123-127.
260. **Ясменник душистый** (*Asperula odorata* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 133-135.

Короткокорневищные-кустекорневые

261. **Белозор болотный** (*Parnassia palustris* L.). Османова О.Г., Шивцова И.В., Иванова Т.В. ●, 2002. – С. 176-180.
262. **Змеевик большой, или горец змеиный** (*Bistorta major* S.F. Gray, *Polygonum bistorta* L.). Комаревцева Е.К. ●, 2002. – С. 181-184.
263. **Камнеломка поникающая** (*Saxifraga cernua* L.). Сарапульцев И.Е., Капралов М.В., Сушенцов О.Е. ●, 2002. – С. 185-189.
264. **Купальница европейская** (*Trollius europaeus* L.). Акшенцев Е.В. ●, 2002. – С. 190-195.
265. **Яснотка крапчатая** (*Lamium maculatum* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 131-133.

Короткокорневищные-длиннокорневищные

266. **Герань кроваво-красная** (*Geranium sanguineum* L.). Сугоркина Н.С. ■. Вып. 10, 1995. – С. 134-163.
267. **Схизонепета многонадрезная** (*Schizonepeta multifida* (L.) Brig.). Отмахов Ю.С., Черемушкина В.А. ●, 2004 – С. 144-148.
268. **Черноголовка обыкновенная** (*Prunella vulgaris* L.). Закамская Е.С., Скочилова Е.А., Николаев А.Н. ●, 2004 – С. 149-152.

Длиннокорневищные

269. **Бор развесистый** (*Milium effusum* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 127-131.
270. **Род Василистник** (*Thalictrum* L.): василистник простой (*Thalictrum simplex* L.), В.блестящий (*Th. lucidum* L.). Багдасарова Т.В., Барыкина Р.П., Луферов А.Н. ■. Вып. 9, Ч. 1, 1993. – С. 84-111.
271. **Вероника дубравная*** (*Veronica chamaedrys* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 158; *Савиных Н.П.* ●, 2004. – С. 153-160.

272. **Горошек мышинный** (*Vicia cracca* L.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 86-91.
273. **Грушанка круглолистная** (*Pyrola rotundifolia* L.). Полянская Т.А., Романова О.Ю., Ведерникова О.П. ●, 2004. – С. 161-168.
274. **Дремлик широколистный** (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz). Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. ●, 2004. – С. 169-173.
275. **Душица обыкновенная** (*Origanum vulgare* L.). Подгаевская Е.Н. ●, 2002. – С. 202-205.
276. **Ежеголовник всплывший** (*Sparganium emersum* Rechm.). Бойко Г.А., Алексеев Ю.Е. ■. Вып. 8, 1990. – С. 63-77.
277. **Зверобой продырявленный** (*Hypericum perforatum* L.). Гонтарь Э.М., Годин В.Н. ●, 2002. – С. 206-213.
278. **Зверобой пятнистый** (*Hypericum maculatum* Crantz). Подгаевская Е.Н. ●, 2002. – С. 214-217.
279. **Коптис трехлистный** (*Coptis trifolia* (L.) Salisb). Барыкина Р.П., Луфферов А.Н. ●, 2000. – С. 206-209.
280. **Костер безостый** (*Bromus inermis* Leyss.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 95-99; Егорова В.Н. ■. Вып. 5, 1980. – С. 58-73.
281. **Ландыш майский** (*Convallaria majalis* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 94-114.
282. **Лапчатка двувильчатая** (*Potentilla bifurca* L.). Басаргин Е.А., Годин В.Н. ●, 2004. – С. 174-177.
283. **Майник двулистный** (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt.). Полянская Т.А., Леонтьева И.И., Шестакова Э.В., Файзуллина С.Я. ●, 2000. – С. 210-215.
284. **Маннык большой** (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.). Экзерцева В.В. ■. Вып. 3, 1976. – С. 90-104.
285. **Мать-и-мачеха*** (*Tussilago farfara* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 157; Жукова Л.А. ●, 1997 – С. 183-186.
286. **Мятлик обыкновенный** (*Poa trivialis* L.). Егорова В.Н. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 60-64; Егорова В.Н. ■. Вып. 14, 2000. – С. 4-15.
287. **Незабудка болотная** (*Myosotis palustris* (L.) L.). Илющечкина Н.В., Савельева Е.Я. ●, 2002. – С. 218-221.
288. **Орляк обыкновенный** (*Pteridium aquilium* (L.) Kuhn. ex Decken.). Шорина Н.И., Ермакова Э.А. ■. Вып. 8, 1990. – С. 4-20.
289. **Ортилия однобокая** (*Orthilia secunda* (L.) House). Полянская Т.А., Зуева Н.В., Ведерникова О.П. ●, 2004. – С. 178-185.
290. **Осока ранняя** (*Carex praecox* Schreb. in Spicil.). Гращенкова В.С., Алексеев Ю.Е. ■. Вып. 6, 1980. – С. 160-166.
291. **Подбельник альпийский** (*Homogyne alpina* (L.) Cass.). Малиновский К.А. ○
292. **Пролесник многолетний** (*Mercurialis perennis* L.). Смирнова О.В., Торопова Н.А. ■. Вып. 2, 1975. – С. 11-123; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 94-114.

293. **Пыльцеголовник красный** (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. ●, 2004. – С. 186-190.
294. **Пырей ползучий*** (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). Жукова Л.А. ▲. Ч. 1, 1980. – С. 99-106; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 154; Жукова Л.А. ●, 1997. – С. 187-191.
295. **Сныть обыкновенная** (*Aegopodium podagraria* L.). Смирнова О.В. ■. Вып. 1, 1974. – С. 131-141; Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 94-114; Шестакова Э.В., Павлова И.А., 2004. – С. 191-195.
296. **Сольданелла венгерская** (*Soldanella hungarica* Simonk.). ○
297. **Тысячелистник обыкновенный** (*Achillea millefolium* L.). Бородина А.П., Григорьева Н.М. ▲. Ч. 3, 1983б. – С. 57-62.
298. **Хвощ зимующий** (*Equisetum hyemale* L.). Филин В.Р. ■. Вып. 8, 1990. – С. 21-41.
299. **Хвощ приречный** (*Equisetum fluviatile* L.). Богачев В.В., Филин В.Р. ■. Вып. 8, 1990. – С. 42-62.
300. **Чина луговая** (*Lathyrus pratensis* L.). Гуленкова М.А., Егорова В.Н. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 80-86.

Корнеотпрысковые

301. **Иван-чай узколистный** (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub.). Забелкин Н.А., Уланова Н.Г. ■. Вып. 11, 1995. – С. 166-191.
302. **Маклея мелкоплодная** (*Macleaya microcarpa* (Maxim.) Fedde). Абизов Е.А., Луферов А.Н. ●, 2002. – С. 196-201.
303. **Малакан татарский** (*Mulgedium tataricum* DC.). ○
304. **Таволга шестилепестная** (*Filipendula hexapetala* Gilib.). Григорьева Н.М., Ярцева С.В. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 39-43.
305. **Щавель малый, щавелек** (*Rumex acetosella* L.). Лебедев В.П. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 19-22.

Ползучие травы

Наземно-столонообразующие

306. **Живучка ползучая** (*Ajuga reptans* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 127-131; Тетерюк Л.В. ●, 2000. – С. 216-220.
307. **Живучка женеvская** (*Ajuga genevensis* L.). Смирнова О.В. Δ, 1987. – С. 127-131.
308. **Земляника зеленая** (*Fragaria viridis* Duch.). Григорьева Н.М. ■. Вып. 10, 1995. – С. 119-133; Ведерникова О.П., Дубровная С.А. ●, 1997. – С. 196-202; Шивцова И.В. ●, 2002. – С. 222-228.
309. **Кошачья лапка двудомная** (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.). Паленова М.М. ●, 2000. – С. 221-233.
310. **Лапчатка гусиная*** (*Potentilla anserina* L.). Жукова Л.А. □, 1995. – С. 155; Жукова Л.А. ●, 1997. – С. 192-195.

311. **Лютик ползучий*** (*Ranunculus repens* L.). Жукова Л.А., Макарова В. ▲. Ч. 2, 1983а. – С. 31-35; Жукова Л.А. □, 1995. – С. 156; Жукова Л.А. ●, 2002. – С. 229-232.
312. **Полевица столонообразующая** (*Agrostis stolonifera* L.). Курченко Е.И., Вовк А.Г. ■. Вып. 3, 1976. – С. 36-61.

Наземноползучие

313. **Вербейник монетчатый** (*Lysimachia nummularia* L.). Паленова М.М. ●, 1997. – С. 203-209.

Подземно-столоно-клубнеобразующие

314. **Седмичник европейский*** (*Trientalis europeae* L.). Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. ●, 2000. – С. 234-240.

ЛИШАЙНИКИ

315. **Ксантория настенная*** (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.). Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А. ●, 1997. – С. 210-214.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

- * ▲ – «Диагнозы и ключи возрастных состояний»;
- ** ○ – виды, упомянутые в этом издании;
- *** ■ – «Биологическая флора Московской области»;
- **** ● – Онтогенетический атлас лекарственных растений;
- ***** Δ – Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов»;
- ***** □ – Жукова Л.А. «Популяционная жизнь луговых растений»;
- * – помечены виды, онтогенезы которых описала Л.А. Жукова с соавторами.

Анализ основной литературы по изучению онтогенеза («Биологическая флора Московской области», «Диагнозы и ключи возрастных состояний», «Онтогенетический атлас лекарственных растений» и ряд монографий) показал, что в наше время подробно описан онтогенез у 337 видов растений, принадлежащих 61 семейству, кроме этого начато изучение некоторых видов лишайников.

Сравнение доли участия видов с изученным онтогенезом от общего числа видов разных таксонов показало, что наибольшее количество изученных видов споровых растений принадлежит к семейству хвощевые (8,0%); у голосеменных – семейству сосновые (1,6%); а у покрытосеменных растений наибольшее внимание привлекли представители семейств болотниковые (10,0%), вертляницевые (8,3%) и грушанковые (6,7%), что связано со сравнительно меньшим числом видов в данных семействах. По числу описанных онтогенезов преобладают злаки (38 видов), в меньшей степени изучены лютиковые и сложноцветные – по 25 видов, губоцветные (23 видов) и зонтичные (22 вида).

Распределение видов с изученными онтогенезами по жизненным формам показало, что 1/5 часть составляют короткокорневищные растения (20,8%), 10,4% – стержнекорневые, 9,8% – малолетники. Довольно большой процент изученных онтогенезов – у деревьев (6,8%).

Таким образом, на данный момент число видов высших растений, у которых описаны онтогенетические состояния, составляет 337 или 0,22% от общего числа видов в представленных семействах (табл. 31, 32).

В настоящее время описаны онтогенезы более чем у 500 видов растений, предполагается, что дополненные списки будут приведены в 5 томе «Онтогенетического атласа растений».

Таблица 1

Разнообразие жизненных форм видов с изученным онтогенезом

Жизненная форма	Количество изученных видов	%
Деревья	23	6,825
Кустарники	7	2,077
Лианы	1	0,297
Кустарнички	10	2,967
ПОЛУДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ:		
Полукустарники	1	0,297
Полукустарнички	6	1,780
ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ:		
Однолетники	11	3,264
Малолетники	33	9,792
Многолетники:		
<i>Стержнекорневые</i>	35	10,386
<i>Короткокорневищные-стержнекорневые</i>	3	0,890
<i>Корневищно-стержнекорневые</i>	3	0,890
<i>Длиннокорневищно-стержнекорневые</i>	4	1,187
<i>Стержнекустекарневые</i>	3	0,890
<i>Кустекарневые</i>	13	3,858
<i>Кустекарневые корневищно-луковичные</i>	1	0,297
<i>Рыхлодерновинные</i>	16	7,748
<i>Плотнодерновинные</i>	8	2,374
<i>Плотнодерновинно-длиннокорневищные</i>	2	0,593
<i>Клубнеобразующие</i>	12	3,561
<i>Луковичные</i>	11	3,264
<i>Корнеклубневые</i>	6	1,780
<i>Луковично-корневищные</i>	2	0,593
<i>Короткокорневищные</i>	70	20,772
<i>Короткокорневищные-кустекарневые</i>	5	1,484
<i>Короткокорневищные-длиннокорневищные</i>	3	0,890
<i>Длиннокорневищные</i>	33	9,792
<i>Корнеотпрысковые</i>	5	1,484
Ползучие травы:		
<i>Наземно-столонообразующие</i>	7	2,077
<i>Наземноползучие</i>	1	0,297
<i>Подземно-столоно-клубнеобразующие</i>	1	0,297
ЛИШАЙНИКИ	1	0,297
Всего	337	

Таблица 2

**Таксономическое биоразнообразие модельных видов растений и лишайников,
использованных для описания онтогенеза**

Семейство	Количество изученных видов	Всего видов в семействе	Процент изученных видов
Отдел Лишайники	1	18000	0,006
Отдел Хвощевидные Хвощовые	2	25	8,000
Отдел Папоротниковидные Циатейные	1	1000	0,010
Отдел Голосеменные Кипарисовые	1	145	0,690
Сосновые	4	250	1,600
Отдел Покрытосеменные Кирказоновые	1	470	0,213
Лютиковые	25	2000	1,250
Маковые	2	250	0,800
Дымянковые	9	250	3,600
Гвоздичные	8	2000	0,400
Амарантовые	1	850	0,118
Мареновые	2	1600	0,125
Гречишные	5	1000	0,500
Буковые	2	950	0,211
Березовые	5	200	2,500
Зверобойные	2	400	0,500
Вересковые	3	3500	0,086
Грушанковые	2	30	6,667
Вертляницевые	1	12	8,333
Первоцветные	4	1000	0,400
Фиалковые	3	900	0,333
Ивовые	1	410	0,244
Тамариковые	1	200	0,500
Крестоцветные	9	3000	0,633
Маревые	1	1500	0,067
Липовые	1	450	0,222
Мальвовые	2	1550	0,129
Молочайные	1	750	0,133
Ильмовые	2	200	1,000
Крапивные	1	850	0,118

Продолжение табл. 32

Семейство	Количество изученных видов	Всего видов в семействе	Процент изученных видов
Волчниковые	1	500	0,200
Толстянковые	2	1500	0,133
Белозоровые	1	50	2,000
Розоцветные	18	3000	0,600
Кипрейные	2	680	0,294
Бобовые	17	16000	0,106
Кленовые	3	120	2,500
Гераниевые	5	750	0,667
Бальзаминовые	1	700	0,143
Аралиевые	1	850	0,118
Зонтичные	22	3000	0,733
Валериановые	1	400	0,250
Горечавковые	3	1050	0,286
Ластовневые	1	3000	0,033
Маслиновые	2	600	0,333
Синюховые	1	300	0,333
Бурачниковые	4	2500	0,160
Норичниковые	6	4750	0,126
Подорожниковые	3	270	1,111
Губоцветные	23	5500	0,418
Болотниковые	2	20	10,000
Ворсянковые	1	300	0,333
Колокольчиковые	8	1000	0,800
Сложноцветные	25	24000	0,104
Частуховые	2	100	2,000
Рдестовые	1	100	1,000
Лилейные	7	470	1,489
Луковые	12	750	1,600
Орхидные	14	25000	0,056
Осоковые	6	5600	0,107
Злаки	38	11000	0,346
Ежеголовниковые	1	23	4,348
Всего (61 семейство)	337	157625	0,214

СПИСОК АВТОРОВ КНИГИ

Акшенцев Е.В., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, akshentsev@mail.ru, ICQ 195-360-370. С. 95-102

Алябыхева Е.А., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, ecology@marsu.ru. С. 5-6, 192-194

Бирючевская Н.В., Казанский государственный университет, Казанский государственный педагогический университет, г. Казань, orchis@inbox.ru. С. 153-157

Быченко Т.М., Иркутский государственный педуниверситет, г. Иркутск, Tanya_ishi@rambler.ru. С. 123-132

Ведерникова О.П., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, gentiana2005@mail.ru. С. 52-56, 302-323

Воскресенская О.Л., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, ecology@marsu.ru. С. 5-6, 77-86, 192-194

Гаврилова М.Н., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, ecology@marsu.ru. С. 302-323

Дробот В.И., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, drobot@marsu.ru. С. 158-161

Ермакова И.М., Московский государственный педагогический университет, г. Москва. С. 92-95, 161-166

Жукова Л.А., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, pinus9@rambler.ru. С. 7-32, 192-194, 229-278, 302-323

Забиякин В.А., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, zabiakin@marsu.ru. С. 72-77

Ибрагимова К.К., Казанский государственный педагогический университет, г. Казань, rakhim56@mail.ru. С. 137-141

Иванова Т.В., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, ecology@marsu.ru. С. 112-117

Ившин В.П., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, organic@marsu.ru. С. 86-92

Ившина Т.Н., Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, organic@marsu.ru. С. 86-92

Карпова О.А., Самарский государственный университет, г. Самара, ecology@ssu.samara.ru. С. 141-157

Комаров А.С., Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино, Московская область, komarov@issp.serpukhov.su. С. 171-175

Коротков В.Н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, г. Пушкино, palyonova@mtu.ru. С. 175-191

Криницын И.Г., Шарьинский филиал Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова, г. Шарья, hek@rambler.ru. С. 123-132

- Мавлюдова Л.У.*, Казанский государственный университет, Казанский государственный педагогический университет, г. Казань, orchis@inbox.ru. С. 153-157
- Марков М.В.*, Тверской государственный университет, г. Тверь. С. 108-112
- Матеев Н.М.*, Самарский государственный университет, г. Самара, ecology@ssu.samara.ru. С. 141-157
- Налимова Н.В.*, Чувашская государственная сельскохозяйственная академия, г. Чебоксары. С. 117-122
- Османова Г.О.*, Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, guyli@marsu.ru. С. 63-69
- Паленова М.М.*, Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, г. Пущино, palyonova@mtu.ru. С. 175-191
- Полянская Т.А.*, Национальный парк «Марий Чодра», п. Красногорский, marchodra@mari-el.ru. С. 166-171
- Рина С.И.*, Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, г. Пущино, palyonova@mtu.ru. С. 175-191
- Савиных Н.П.*, Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров, botany@vshu.kirov.ru. С. 43-51
- Салахов Н.В.*, Казанский государственный педагогический университет, г. Казань, rakhim56@mail.ru. С. 137-141
- Смирнова О.В.*, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва. С. 32-43
- Сугоркина Н.С.*, Московский государственный педагогический университет, г. Москва. С. 161-166
- Таршис Г.И.*, Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург. С. 69-72
- Таршис Л.Г.*, Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, tarshis@etel.ru. С. 69-72
- Телебокова Р.Н.*, Тверской государственный университет, г. Тверь. С. 108-112
- Торопова Н.А.*, Международный независимый эколого-политологический университет, г. Москва. С. 32-43
- Турмухаметова Н.В.*, Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, bonid@mail.ru. С. 5-6, 102-107, 192-194
- Фардеева М.Б.*, Казанский государственный университет, г. Казань, orchis@inbox.ru. С. 132-136, 153-157
- Чумаченко С.И.*, Московский государственный университет леса, г. Мытищи, chumachenko@mgul.ac.ru. С. 175-191
- Шарнина Ф.Ф.*, Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, organic@marsu.ru. С. 86-92

*Е.В. Акшенцев, Е.А. Алябшиева, Н.В. Бирючевская, Т.М. Быченко, О.П. Ведерникова,
О.Л. Воскресенская, М.Н. Гаврилова, В.И. Дробот, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова,
В.А. Забиякин, К.К. Ибрагимова, Т.В. Иванова, В.П. Ившин, Т.Н. Ившина, О.А. Карпова,
А.С. Комаров, В.Н. Коротков, И.Г. Криницын, Л.У. Мавлюдова, М.В. Марков,
Н.М. Матвеев, Н.В. Налимова, Г.О. Османова, М.М. Паленова, Т.А. Полянская,
С.И. Рипа, Н.П. Савиных, Н.В. Салахов, О.В. Смирнова, Н.С. Сугоркина, Г.И. Таршис,
Л.Г. Таршис, Р.Н. Телебокова, Н.А. Торопова, Н.В. Турмухаметова, М.Б. Фардеева*

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ,
ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Литературный редактор
Л.А. Абукаева

Компьютерный набор:
*М.Н. Гаврилова, Н.В. Турмухаметова,
Е.В. Сарбаева*

Компьютерная верстка
Е.А. Алябшиева, С.Н. Бастракова

Лицензия ИД № 06434 от 10 декабря 2001 г.

Тем. план 2006 г. № 118

Подписано в печать 12.10.2006 г. Формат 60×84/16.
Усл. печ. л. 18,95. Уч.-изд. л. 13,78. Тираж 500. Заказ № 1321.

Оригинал-макет подготовлен к печати на кафедре экологии БХФ
ГУО ВПО «Марийский государственный университет»
424002, г. Йошкар-Ола, ул. Осипенко, 60.
Отпечатано ООО «Стринг»
424002, г. Йошкар-Ола, ул. Коммунистическая, д. 31, офис 113

Подписи к фото 33

Участники Ученого Совета, посвященного юбилею д.б.н. Л.А. Жуковой.
(слева-направо построчно)

Л.А. Жукова* – почетный профессор;
В.И. Макаров* – ректор;
Т.И. Копылова – председатель комитета экологии г. Йошкар-Олы
Е.М. Романов – ректор МарГУ;
В.А. Иванов* – проректор по учебной работе;
С.В. Стариков* – проректор по научной работе;
В.И. Пчелин – профессор МарГУ;
Л.А. Садовина* – председатель профкома;
Т.А. Царегородцева* – зав. отделом аспирантуры и докторантуры;
М.Г. Григорьев* – декан БХФ;
О.Л. Воскресенская* – зав. кафедрой экологии;
И.Т. Бачикин* – начальник НИСа;
В.Л. Ившин* – зав. кафедрой органической и биологической химии;
Т.Н. Ившина* – доцент кафедры органической и биологической химии;
Т.В. Попова* – зав. кафедрой общей химии;
Л.Н. Вейцман* – почетный профессор;
В.А. Забиякин* – зав. кафедрой зоологии;
И.П. Зелди* – зав. кафедрой биологии человека;
Т.А. Подковырина* – доцент, председатель УМК по химии;
В.И. Дробот* – доцент каф. зоологии;
Г.П. Дробот* – доцент каф. биологии человека;
Э.В. Шестакова* – профессор каф. биологии растений;
М.М. Кашпаева* – доцент;
Н.П. Грошева* – доцент, зам. декана БХФ
– * - сотрудники МарГУ

Подписи к фото 30
Людмила Алексеевна и ее ученики
(слева-направо построчно)

Е.В. Зубкова - н.с. лаборатории моделирования экосистем ИФХиБПП РАН;
Н.А. Торопова – профессор МНЭПУ;
В.П. Лебедев – д-р биол. наук, зав. кафедрой ботаники Костромского ПГУ;
Д.Л. Теплов – д-р. пед. наук, профессор МЗПУ;
М.М. Паленова – канд. биол. наук, ВНИИЛМЛХ;
О.П. Ведерникова* – д-р биол. наук, доцент;
Н.В. Илюшечкина* – канд. биол. наук, доцент;
Ю.Г. Суетина* – канд. биол. наук, доцент;
Н.В. Ившин – канд. биол. наук, с.н.с. Института общей генетики РАН;
Т.А. Полянская – канд. биол. наук, зам. директора по науке НП «Марий Чодра»;
Г.О. Османова* – канд. биол. наук, докторант;
Е.С. Закамская* – канд. биол. наук, доцент;
Е.А. Скочилова* – канд. биол. наук, доцент;
Е.А. Алябышева* – канд. биол. наук, ст. преподаватель;
Н.В. Налимова – канд. биол. наук., ст. преподаватель Чувашской СХА;
М.В. Бекмансуров* – канд. биол. наук, доцент;
Т.В. Иванова* – канд. биол. наук, ведущий биолог;
Н.В. Турмухаметова* – канд. биол. наук, ст. преподаватель;
Е.В. Акшенцев* – канд. биол. наук, н.с.;
С.Е. Королев – аспирант (погиб в 1998г.);
С.В. Балахонов – аспирант (в 1997г. умер от тяжелой болезни);
С.И. Белова – организатор экологического туризма школьников г. Москвы;
И.А. Головенкина - ведущий специалист агенства лесного хозяйства по РМЭ;
Е.А. Лежнина – директор Йошкар-Олинского филиала ООО «Градопластика»;
Ю.А. Дорогова* – научный сотрудник;
И.В. Шивцова* – методист отдела аспирантуры и докторантуры.
– * - сотрудники МарГУ