

УДК 57.01+581.5

ОРГАНИЗАЦИЯ БИОЦЕНОЗОВ С ПОЗИЦИИ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПОЛИВАРИАНТНОСТИ

Л.А. Жукова¹, А.А. Нотов²

¹Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

²Тверской государственный университет, Тверь

Дано обоснование интегрирующей роли представлений о поливариантности в биоценологии. Оценено значение концепции поливариантности в развитии комплексных исследований структуры и динамики биоценозов. Отмечена необходимость использования этого подхода при решении практических задач сохранения биоразнообразия.

Ключевые слова: биоценология, биоценоз, концепция поливариантности, популяция, сохранение биоразнообразия.

DOI : 10.26456/vtbio12

Идея поливариантности (ПВ) уже более 30 лет продуктивно используется в популяционной биологии. Представления о ПВ индивидуального развития организма стали основой для разработки концепции ПВ онтогенеза (Жукова, 1986, 1995, 2006, 2008; Поливариантность..., 2006; Нотов, Жукова, 2013 и др.). На базе этой концепции был создан оригинальный подход к изучению гетерогенности и динамики популяций (Жукова, 1995; Жукова, Комаров, 1990; Жукова, Зубкова, 2016 и др.). В настоящее время концепция ПВ приобретает статус общебиологической парадигмы, которая рассматривает ПВ как универсальное свойство живых объектов разного уровня (Поливариантность..., 2006; Нотов, Жукова, 2013, 2016, Жукова, Нотов, 2017б и др.).

Концепция ПВ создавалась применительно к организменному уровню. Были описаны основные типы ПВ онтогенеза, предложена их детальная классификация (Жукова, 1986, 2006, 2008; Нотов, Жукова, 2013; Жукова, Зубкова, 2016). Позднее отмечена целесообразность использования концепции ПВ для анализа надорганизменных систем (Нотов, Жукова, 2016; Жукова, Нотов, 2017а, б). Однако организация биоценозов, ценопопуляций и организмов существенно различается. В этой связи актуально

дальнейшее развитие методических основ концепции и уточнение её роли в биоценологии.

Цель работы – оценка возможностей использования концепции ПВ в биоценологии.

Задачи: 1) выявить предпосылки появления интереса к идее ПВ в биоценологии;

2) выяснить специфику биоценозов как объектов изучения ПВ;

3) отметить актуальные направления исследований;

4) определить роль концепции ПВ в развитии биоценологии.

1. Предпосылки появления идеи ПВ в биоценологии

Идея ПВ имеет мощный мировоззренческий потенциал (Нотов, Жукова, 2013, 2016; Жукова, Нотов, 2017б). Она направлена на анализ всего многообразия вариантов исследуемого объекта и путей их формирования. Рассматривают варианты любого масштаба и степени сложности, сопряженные с разными аспектами организации и структурными уровнями. Такая комплексная оценка разнообразия проводится с позиции выяснения путей его развития. Благодаря этому наиболее полно реализуются системный, диалектический и диатропический подходы (Чайковский, 1990). Представления о ПВ хорошо согласуются с принципами синергетики. Выявление гетерогенности равноценных элементов биосистем позволяет наиболее полно и адекватно отразить специфику живых объектов (Нотов, Жукова, 2013, 2016; Жукова, Нотов, 2017б). Идея ПВ стала ключевой в российской популяционной ботанике. В рамках популяционно-онтогенетического направления разработана концепция ПВ онтогенеза. В 1990-е гг. на её основе начал формироваться оригинальный подход к оценке гетерогенности ценопопуляций (Жукова, 1986, 1995, 2006, 2008; Поливариантность..., 2006 и др.).

В биоценологии понятие ПВ в той интерпретации, которая сложилась в популяционной биологии, пока еще редко используется. Тем не менее, интерес к изучению ПВ сообществ и их компонентов постепенно усиливается (Жукова и др., 1985, 2016; Пузаченко и др., 2000; Ермакова, Сугоркина, 2006; Комаров, 2006; Сальников, 2006; Мазей, 2008; Васильев, Васильева, 2009; Северцов, 2012; Нотов, Жукова, 2016; Нотов, Жукова, 2017а). Сложности формирования этого подхода обусловлены разными причинами. Прежде всего, это принципиальные различия в организации популяций и биоценозов и системном статусе их элементов (Смирнова, 1989). Все особи популяции относительно равноценны, а ценопопуляции в биоценозе всегда принципиально различны. Сходство даже идентичных ассоциаций и биоценозов в составе растительности и

биоценотического покрова существенно ниже по сравнению с эквивалентностью особей в популяции. Организмы отличаются от надорганизменных систем существенно более высокой целостностью, чёткими временными и пространственными границами. По сравнению с популяциями гетерогенность биоценозов имеет более высокий, качественно иной уровень, что сильно осложняет поиск необходимых для корректного анализа ПВ организационно идентичных объектов. Выделение вариантов оправдано лишь в случае достаточно большой степени равноценности сопоставляемых биоценозов. Развитие представлений о ПВ в биоценологии, безусловно, требует глубокого философского и методологического осмысления.

Не случайно предпосылки к их появлению возникли именно в отечественной биоценологии. С самого момента её возникновения очень ярко проявилось стремление к выявлению внутренней логики организации и развития биоценозов, философским обобщениям. Это позволило уже на начальных этапах формирования создать мощный мировоззренческий фундамент (Пачоский, 1891, 1915, 1921; Сукачев, 1915, 1917–1918, 1928, 1942, 1944; Шенников, 1919, 1929; Alekhin, 1925; Алёхин и др., 1935; Алехин, 1936, 1951 и др.). «Тяга к философии» у российских фитосоциологов сочеталась с детальным и разноплановым анализом сообществ (Уранов, 1951; Работнов, 1995; Линник, 2018). Во многих их работах «дотошное, доскональное, скрупулезное изучение частностей перебивается ... мощными философскими обобщениями» (Линник, 2018, с. 43). Благодаря этому формировались основы системного и диатропического понимания надорганизменных систем, выяснены особенности биоценозов, имеющие ключевое значение для развития идеи ПВ. В их числе:

1) представления о достаточной целостности и этапности в развитии биоценозов (Пачоский, 1915, 1921; Сукачев, 1915, 1925, 1928; Alekhin, 1925; Алёхин и др., 1935);

2) «разносоставность» и высокий по сравнению с организмами «ценз непохожести» идентичных единиц (Пачоский, 1915, 1921; Линник, 2018);

3) иерархичность структуры биоценоза и типологических единиц растительного и биоценотического покрова (Алехин и др., 1935);

4) разнообразие состава в пределах одной ассоциации и многообразие путей её формирования, возможность конвергентного сходства ассоциаций (Alekhin, 1925; Шенников, 1929, 1941; Сукачев, 1941; Уранов, 1951; Линник, 2015).

В работах российских фитоценологов содержатся ценные с точки зрения методики изучения ПВ биоценозов материалы.

Ключевое значение имела дискуссия 1920-х гг. о растительной ассоциации (Алехин и др., 1935; Уранов, 1951 и др.). При обсуждении вопроса о реальности ассоциации В.В. Алехин обращал внимание на то, что в некоторых случаях до 75% видов ассоциации могут встречаться менее, чем на половине пробных площадок, а средний коэффициент общности между соседними площадками иногда составляют всего лишь 33% (Alekhin, 1925; Уранов, 1951). Заслуживают специального анализа работы о близнецовых, конвергентно сходных, «соименных», викарирующих ассоциациях и изоценозах (Cajander, 1903; Gams, 1918; Шенников, 1919, 1929, 1930, 1941; Работнов, 1995; Линник, 2015, 2018). Они важны с позиции оценки степени идентичности биоценозов, которая имеет большое значение при выявлении ПВ.

2. Биоценозы как объекты изучения ПВ

Выяснение специфики биоценозов как объектов исследования ПВ должно проводиться с учетом представлений о ПВ и особенностей этого аспекта анализа. Наряду с ПВ в биологии широко используются понятия «биоразнообразия» и «изменчивость». В определенной степени они также позволяют характеризовать многообразие и гетерогенность биосистем разного уровня.

Эти понятия более универсальны и применимы практически к любому объекту. Использование понятия ПВ имеет некоторые ограничения. Оно неприменимо к уникальному объекту (например, биосфера). Только лишь в случае, абстрактного моделирования и выявления потенциально возможных путей развития биосферы, мы можем считать их вариантами. Однако реализуется всегда какой-то один из них, и в этом отношении биосфера не поливариантна.

При анализе ПВ объекты должны быть сопоставимыми (принципиально равноценны) с точки зрения их организации как, например, особи в составе одной ценопопуляции. Уровень различий в этом случае не превышает степени сходства. Ситуацию с совершенно разными объектами целесообразно интерпретировать как проявление биоразнообразия. В любом случае, уникальность объектов не должна быть выше, чем степень их сходства.

ПВ обязательно сопряжена с процессами развития. Выявляемые варианты являются результатами реализации разных путей развития, потому и сами пути поливариантны.

Многие специфические особенности биоценозов обусловили необходимость специально обсуждать проблему выявления области применения понятия «ПВ». Биоценоз (фитоценоз) всегда результат интеграции разнородного, разнородного, разнородного и разнородного (Пачоский, 1921). Это обуславливает его низкую

целостность, особый характер иерархичности структуры и динамики, высокую степень индивидуализированности (непохожести) любого биоценоза. Системные различия биоценоза и ценопопуляций можно продемонстрировать путем сравнения гетерогенных и гомогенных систем (точнее смешанных применительно к биоценозу), а также биосистем жестких и дискретных (Малиновский, 1972; Тахтаджян, 2001). Полный период существования (жизни) фитоценоза не ограничен так четко, как онтогенез организма. «Сообщество не знает смерти. Оно беспрестанно возобновляется и остается вечно жизнеспособным и юным» (Пачоский, 1921, с. 334). Если исключить полное насильственное уничтожение, то в ходе сукцессионных смен одно сообщество постепенно переходит в другое. Безусловно, отмеченные особенности определяют трудности выявления из огромного разнообразия биоценозов объектов для корректного анализа ПВ.

3. Актуальные направления исследований

Развитие концепции ПВ применительно к биоценозам

Это направление предполагает, по крайней мере, решение двух важнейших задач: 1) критический анализ используемых понятий; 2) детальное изучение многообразия типов и форм ПВ, их классификация.

В рамках первой задачи важно уточнить смысл самого понятия «ПВ», выяснить, как оно соотносится с понятиями «изменчивость», «биоразнообразие». Использование термина ПВ не всегда однозначно и корректно. Например, как экологическую ПВ фитоценозов иногда интерпретируют экологические спектры флористических списков определенных территорий (Морозова, Скибинская, 2013).

Следует также определить ранги и статусы биоценозов, к которым могут быть применены представления о ПВ. Особого внимания заслуживает ассоциация как основная и наиболее мелкая единица растительного покрова. Именно она в большей степени отвечает критериям, которым должны соответствовать объекты для изучения ПВ. С позиции представлений о ПВ биоценозов актуален анализ материалов о близнецовых, конвергентно сходных, «соименных», викарирующих ассоциациях и изоценозах. Такой анализ также будет способствовать уточнению этих понятий и терминов.

В связи с продолжительными сроками жизни и плавными переходами от одного биоценоза к другому в пределах сукцессионного ряда крайне важны специальные исследования сукцессионных смен. Особенно интересны случаи с идентичными начальными стадиями и исходными экотопами.

В рамках этой задачи актуальна разработка способов сопряженного анализа ПВ биоценозов и ПВ представленных в них ценопопуляций (Уранов, 1960, 1977; Жукова и др. 1985). Подобные исследования особенно важны для понимания внутренних механизмов динамики биоценозов.

Для дальнейшего развития подхода необходимо продолжение исследований по созданию моделей развития биоценозов и их компонентов (Hill, 1979; Hennekens, 1995; Комаров, 2006; Чумаченко, Смирнова, 2009; Жукова и др., 2016; Янцер, Скок, 2016 и др.). Такие модели позволяют выявлять механизмы реализации разных путей динамических процессов и оценивать их разнообразие.

Классификация типов и форм ПВ

Эта задача является наиболее сложной и масштабной. Актуально как можно полнее охватить все многообразие компонентов биоценоза. Они должны представлять все царства живых организмов, включая наиболее крупные систематические группы сосудистых растений, мохообразных, грибов, водорослей, беспозвоночных и позвоночных животных. Необходим детальный анализ их ценопопуляций и синузий (Notov, Zhukova, 2015; Жукова, Нотов, 2017a). В настоящее время еще очень мало фактической информации о ПВ внешних связей и многообразии сигнальных систем.

. Таблица 1

Некоторые типы ПВ биосистем разного структурного уровня

Тип	Организменный	Популяционный	Ценотический
Структурная	морфологическая, анатомическая, размерная	площади ЦП, численности, ОГ структуры	вертикальной структуры ценоза, числа ценопопуляций (ЦП), размещения ЦП
Функциональная	физиологическая, биохимическая, фенологическая, темпов развития	фитомассы ЦП, виталитетной структуры ЦП	проективного покрытия, степени затененности (для лесных сообществ)
ПВ путей развития	хода онтогенеза, эмбриологическая	модели развития ЦП	модели развития ценоза, площади занимаемой территории

Таблица 2

Некоторые типы экологической ПВ биосистем разного структурного уровня

Организменный	Популяционный	Ценотический
ПВ экологических характеристик организма	ПВ экологических позиций ЦП в ценозах	ПВ экологических позиций ценоза в разных частях ареала

Детальные исследования многообразия типов и форм ПВ биоценозов будут способствовать разработке подходов к созданию классификаций любой степени детальности применительно к биосистемам разных структурных уровней. Очевидно, что в связи с разнообразием задач и объектов эти классификации могут сильно различаться. Одни, более универсальные и общие, ориентированы на широкий спектр объектов, представляющих биосистемы разных уровней структурной организации, организмы из различных систематических групп (табл. 1, 2). Другие, более конкретные и подробные, позволяют полнее описать многообразие форм ПВ только одной или нескольких групп объектов. Примером последних может служить классификация типов ПВ онтогенеза растений, включающая 7 надтипов и 11 типов ПВ, созданная преимущественно для сосудистых растений (Нотов, Жукова, 2013; Жукова, Зубкова, 2016 и др.). Разработка классификаций сопряжена с другим важным направлением – выявлением характера взаимосвязей разных типов и форм ПВ. В ряде случаев они комбинируются, «пересекаются», иногда соотносятся иерархически. Все это существенно увеличивает общее число возможных вариантов.

Самый общий подход к классификации типов ПВ может быть основан на представлениях о пяти фундаментальных уровнях биологической системности (Мейен, 1980, 2015). Им соответствуют пять способов рассмотрения любого объекта и пять фундаментальных биологических дисциплин. В их числе: 1) таксономическая определенность (таксономия); 2) структура (морфология); 3) внутреннее функционирование (физиология); 4) внешние связи (экология); 5) генезис, история (филогения). Для классификации ПВ биосистем первый и последний аспекты не интересны, так как отражают идеальные связи. У каждого анализируемого объекта они четко определены. Однако анализ генезиса может быть соотнесен с представлениями о развитии (онтогенезе и ценозогенезе). Прочие аспекты традиционно учитывают при классификации ПВ (Жукова, 2010; Нотов, Жукова, 2013 и др.).

Специфика универсальной классификации для определенного класса объектов одного иерархического уровня определяется, прежде всего, особенностями организации биосистем этого уровня (табл. 1). Классификации для крупных таксонов (например, сосудистые растения, позвоночные животные) будут отражать своеобразие структурных и функциональных характеристик их представителей. Например, в отношении ценопопуляций сосудистых растений в рамках структурной ПВ можно различать морфологическую и анатомическую (Нотов, Жукова, 2013). У животных следует

разделять этологическую и функциональную ПВ, а в пределах последней рассматривать ПВ иммунологических реакций.

Разработка классификаций типов и форм ПВ для биоценозов требует проведения специальных комплексных исследований. Детализация основных типов должна учитывать системную и организационную специфику биосистем этого типа. При разработке классификации ПВ биоценозов важны следующие особенности.

1. Биоценозы – гетерогенные дискретные биосистемы, всегда «составные» и разносоставные. В этой связи их состав – это ключевая характеристика при анализе для любого крупного типа ПВ (структурная, функциональная, ПВ путей развития, экологическая). Возможно выделение ПВ состава в качестве самостоятельного типа (табл. 3). Определенное значение имеет занимаемая биоценозом площадь.

2. Сложная разноуровневая иерархия организации биоценоза обуславливает иерархичность классификации в пределах каждого типа. Многокомпонентная иерархия структур процессов, связей внутренних и внешних дает возможность проводить поэтапную детализацию классификации по основным уровням.

3. Низкая степень целостности и нечеткие границы осложняют анализ путей «индивидуального» развития (ценозогенеза). Процесс развития пролонгируется в пределах реализуемого сукцессионного ряда. Целесообразно разделять ПВ путей развития биоценоза и ПВ структуры и направленности сукцессионного ряда. Связи часто многоаспектные, что также осложняет их классификацию.

Полная классификация ПВ биоценоза – перспективная задача, требующая проведения специальных масштабных разноплановых исследований. На данном этапе можно отметить лишь некоторые, наиболее общие возможные типы (табл. 3). Целесообразно разделить двух блоков: ПВ внешних и внутренних связей. При высокой детализации классификации актуальна оценка ПВ всех ценопопуляций с учетом их ранга, статуса и биоценотической роли. Ценопопуляции можно группировать и ранжировать по значимости (доминанты, содоминанты), виталитетным характеристикам.

При детализации динамической ПВ можно использовать различные показатели и индексы, позволяющие прогнозировать динамику (динамика фитоценотических позиций, наличие инвазионной фракции, индексы самоподдержания, объемы банков семян и спор) (Жукова, Полянская, 2013). С точки зрения представлений о ПВ внешних связей актуально также дальнейшее изучение паразитизма, симбиоза, фитогенных полей, химеризма.

Мы отметили только некоторые аспекты проявления ПВ биоценозов. В каждом конкретном случае необходимо учитывать

своеобразие растительного и лишайникового покровов, экологической обстановки, компонентов биоценозов, степень нарушенности ЦП и сообщества. Полномасштабные исследования могут быть успешными только в рамках комплексного проекта с участием специалистов разных направлений и при многолетнем мониторинге. Кратковременные наблюдения позволяют выявлять только некоторые аспекты ПВ.

Таблица 3

Некоторые возможные типы ПВ биоценоза

<p>А. ПВ ВНЕШНИХ СВЯЗЕЙ (ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ) ПВ формирования и функционирования консорций, взаимодействия биополей и фитогенных полей, реагирования на антропогенное воздействие</p> <p>Б. ПВ ВНУТРЕННИХ СВЯЗЕЙ (ОРГАНИЗАЦИОННАЯ)</p> <p>I. ПВ СОСТАВА и СТРУКТУРЫ</p> <p>ПВ состава (число и состав всех ценопопуляций); при дальнейшей детализации возможна полная характеристика ПВ каждой ценопопуляции</p> <p>Структурная ПВ (структура и роль всех элементов биоценоза, в т.ч. ярусное и мозаичное строение, состав и пространственное распределение биоморф, ценоэлементов, фитоцено типов, компонентов ярусов и консорций)</p> <p>II. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ПВ ПВ внутренних связей и характеристик, включая виталитет, уровень сопряженности, показатели продуктивности, функциональной стабильности</p> <p>III. ПВ РЕПРОДУКТИВНО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ПВ устойчивости оборота поколений в ценопопуляциях</p> <p>IV. ДИНАМИЧЕСКАЯ ПВ ПВ феноритмов, сезонной и годичной динамики, флуктуаций</p> <p>V. ПВ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ ПВ направленности и скорости сукцессионных процессов</p>

Конкретные проявления ПВ очень разнообразны. Они связаны с общей, ценопопуляционной, биоморфологической, функциональной структурой биоценоза и особенностями его развития. Интересной моделью для интегрированного изучения ПВ на организменном и ценоотическом уровнях является консорция. Изучение динамики изменения консортивных связей предполагает сопряженный анализ онтогенезов особей разных видов деревьев и всех элементов консорции (Notov, Zhukova, 2015 и др.). Он направлен на выявление механизмов развития компонентов ценоотического биоразнообразия более высокого уровня. При этом в поле зрения исследователя оказываются процессы формирования биосистем разных подчиненных уровней, которые в совокупности позволяют проследить этапы формирования самой консорции, выявить

специфику организации первичной, формирующейся, зрелой, угасающей консорции, особенности преобразования спектров взаимосвязей. По каждому из уровней есть возможность выявлять ПВ развития. Представления о ней могут стать основой для междисциплинарного синтеза знаний.

Для выявления каждой формы ПВ необходимы комплексные исследования с учетом специфики экологической ниши. Они предполагают более детальный сопряженный анализ всех компонентов биоценоза (Dorogova et al., 2016 и др.).

4. Роль концепции ПВ в развитии биоценологии

Разработка концепции ПВ в биоценологии – эта одна из перспективных задач развития этого научного направления. Приведенные комментарии позволяют оценить, какой большой объем исследований предстоит для этого провести. Реализуемая при этом комплексная программа изучения разных биоценозов позволит глубже понять закономерности их организации. Полученные результаты важны также с позиции укрепления методического фундамента современной биоценологии и критического анализа используемой терминологии. Прежде всего, это касается вопросов динамики биоценозов, особую значимость которых отмечали на всех этапах развития биоценологии (Шенников, 1964; Миркин, Розенберг, 1978; Василевич, 1983; Розенберг, 1984; Миркин, 1985; Работнов, 1995; Восточноевропейские..., 2004 и др.). В этом отношении можно отметить важную интегрирующую роль представлений о ПВ в биоценологии.

Использование концепции ПВ в биоценологии будет способствовать выяснению биологической, экологической и эволюционной роли ПВ. Ранее было показано, что ПВ онтогенеза является основой поддержания устойчивости популяций и фитоценозов (Жукова, 1986, 2008; Жукова, Комаров, 1990 и др.). Она помогает также адаптироваться к воздействию неблагоприятных факторов среды (Поливариантность..., 2006 и др.). Однако в масштабах биоценозов и биоценотического покрова значение ПВ пока не оценивали.

Понимание функциональной роли ПВ биоценозов крайне важно для решения многих практических задач, включая проблемы биологических инвазий и сохранения биоразнообразия (Нотов, Жукова, 2013; Жукова и др., 2015 и др.). Оно поможет выявить биоценотические механизмы осуществления биологических инвазий и найти подходы к корректировке численности ценопопуляций инвазионных видов.

Не менее значимы представления о ПВ для редких и исчезающих видов, для которых сейчас активно разрабатываются популяционные основы подхода к их сохранению (Злобин, 2009, 2011; Злобин и др., 2013). Весьма актуальна оценка возможности реализации потенциального резерва ПВ в целях стабилизации состояния ценопопуляций охраняемых растений

Таким образом, использование концепции ПВ в биоценологии может способствовать развитию комплексных исследований структуры и динамики биоценозов. Представления о ПВ помогут интегрировать исследования, проводимые на популяционном и биоценологическом уровне, оценить биоценологический покров с позиции имеющегося резерва ПВ. Целесообразно внедрение этого подхода при решении практических задач сохранения биоразнообразия. Применение концепции ПВ в биоценологии позволит достигнуть нового качественного уровня понимания механизмов организации и динамики биоценозов, создаст основу для междисциплинарного синтеза знаний.

Список литературы

- Алехин В.В.* 1936. Растительность СССР в её основных зонах // Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М.; Л.: Биомедгиз. С. 306-694.
- Алехин В.В.* 1951. Растительность СССР в основных зонах. М.: Сов. Наука. 512 с.
- Алехин В.В.* 1986. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М: МГУ. 216 с.
- Алехин В.В., Дохман Г.И., Еленевский Р.А., Кац Н.Я., Кожевников А.В., Уранов А.А.* 1935. Основные понятия и основные единицы фитоценологии // Советская ботаника. № 5. С. 21-34.
- Василевич В.И.* 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 1983. 247 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.* 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии. М.: КМК. 511 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность 2004* / отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука. Кн. 1. 478, [1] с.
- Ермакова И.М., Сугоркина Н.С.* 2006. Разнообразии развития луговой растительности на местах нарушений в пойме реки Угры // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: МарГУ. Разд. 4.1.2. С. 161-166.
- Жукова Л.А.* 1986. Поливариантность онтогенезов луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ. С. 104-114.

- Жукова Л.А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. М.: Ланар. 224 с.
- Жукова Л.А.* 2008. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: Лобань. Разд. 6.3. С. 240-260.
- Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Быченко Т.М., Османова Г.О.* 2015. Лекарственные растения. Разнообразие жизненных форм. Йошкар-Ола: МарГУ. 167 с.
- Жукова Л.А., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Григорьева Н.М., Матвеев А.Р.* 1985. Динамика ценопопуляций некоторых луговых растений на фоне сукцессионных изменений фитоценозов под влиянием резкой смены антропогенных воздействий // Динамика ценопопуляций. М.: Наука. С. 82-94.
- Жукова Л.А., Зубкова Е.В.* 2016. Демографический подход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность развития растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 169-183.
- Жукова Л.А., Комаров А.С.* 1990. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 4. С. 450-461.
- Жукова Л.А., Нотов А.А.* 2017а. Использование концепции поливариантности при моделировании биосистем // Математическое моделирование в экологии: Материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием (16–20 октября 2017 г. – Пушино). Пушино: ИФХ и БПП РАН, С. 78-81.
- Жукова Л.А., Нотов А.А.* 2017б. Концепция поливариантности развития биосистем и подходы к изучению и сохранению биоразнообразия // Биоразнообразии: подходы к изучению и сохранению: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 8–11 нояб. 2017 г.). Тверь: ТвГУ. С. 104-107.
- Жукова Л.А., Нотов А.А., Зубкова Е.В., Паленова М.М.* 2016. Роль А.С. Комарова в развитии популяционно-онтогенетического направления // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 279-328.
- Жукова Л.А., Полянская Т.А.* 2013. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 32. С. 160-171.
- Злобин Ю.А.* 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Унив. книга. 263 с.
- Злобин Ю.А.* 2011. Редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход // Журн. общей биологии. Т. 72. № 6. С. 422-435.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А.* 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: унив. кн. 439 с.
- Комаров А.С.* 2006. Дискретные модели динамики биоразнообразия

- растительных сообществ при случайных уничтожающих воздействиях // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: МарГУ. Разд. 4.2.1. С. 171-175.
- Линник Ю.В.* 2015. А.П. Шенников о конвергенции растительных ассоциаций // История ботаники в России (к 100-летию юбилею РБО): Сб. ст. Междунар. науч. конф. (Тольятти, 14–17 сент. 2015 г.). Т. 2: Ботанические научные школы и лидеры. Тольятти: Кассандра. С. 241-243.
- Линник Ю.В.* 2018. Русская фитосоциология // *Lethaea rossica*. Т. 16. С. 33-58.
- Мазей Ю.А.* 2008. Организация сообществ простейших: дис. ... д-ра биол. Наук (03.00.18). М. 280 с.
- Малиновский А.А.* 1972. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации // Развитие концепции структурных уровней. М.: Наука. С. 271-277.
- Мейен С.В.* 1980. Прогноз в биологии и уровни системности живого // Биология и современное научное познание. М.: Наука. С. 103-120.
- Мейен С.В.* 2015. Уровни организации, системность и эволюция живого // Палеобот. временник.– Прилож. к журн. «*Lethaea rossica*». 2015. № 2. С. 53-82.
- Миркин Б.М.* 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 137 с.
- Нотов А.А., Жукова Л.А.* 2013. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 32. № 31. С. 293-330.
- Нотов А.А., Жукова Л.А.* 2016. Поливариантность развития биосистем: основные задачи и направления исследований // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: Материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. школы-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.). Пенза: ПГУ. С. 148-150.
- Пачоский И.К.* 1891. Стадии развития флоры // Вестн. естествозн. № 8. С. 261-270.
- Пачоский И.К.* 1915. Описание растительности Херсонской губернии. I. Леса. Херсон: Изд. Естеств.-истор. музея Херсон. губ. Земства. [4], LXVI, 203 с. (Материалы по исследованию почв и грунтов Херсонской губ.; Вып. 8). С. XIII.
- Пачоский И.К.* 1921. Основы фитосоциологии. Херсон: Вторая гос типография. 346 с.
- Поливариантность* развития организмов, популяций и сообществ 2006. Йошкар-Ола: МарГУ. 326 с.
- Пузаченко А.Ю., Тишков А.А., Царевская Н.Г., Филатова Т.Д., Масляков В.Ю.* 2000. Пространственно-временные эффекты многолетней динамики фоновых видов растений луговой степи // Изв. РАН. Сер. географическая. № 3. С. 50-58.

- Работнов Т.А.* 1995. История фитоценологии: Учеб. пособие. М.: Аргус. 158 с.
- Розенберг Г.С.* 1984. Модели в фитоценологии. М.: Наука. 265 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* 1978. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука. 212 с.
- Морозова Т.В., Скибинская А.Н.* 2013. Экологическая поливариантность фитоценозов ландшафтного заказника общегосударственного значения «Товтровская стенка» // Вестн. Ишим. гос. пед. ин-та им. П.П. Ершова. № 6 (12). С. 71-76
- Сальников А.Л.* 2006. Концептуальные подходы к оценке продуктивности растительных сообществ дельты Волги // Известия высш. учеб. заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. № 1 (133). С. 81-87.
- Северцов А.С.* 2012. Значение позвоночных в структуре и функционировании экосистем // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 9. С. 1085-1094.
- Смирнова О.В.* 1989. Системный подход к объектам надорганизменного уровня в экологии // Экология, культура, образование. М.: МГПИ. С. 124-130.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Коротков В.Н.* 2015. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова // Лесоведение. № 5. С. 367-378.
- Сукачев В.Н.* 1915. Введение в учение о растительных сообществах. Пг.: Изд-во А.С. Панафидиной. 127 с.
- Сукачев В.Н.* 1917–1918. О терминологии в учении о растительных сообществах // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1918. Т. 2. № 1–2 (1917). Прилож. С. 1-19.
- Сукачев В.Н.* 1925. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи // Записки Ленингр. с.-х. ин-та. Т. 2. С. 174-186.
- Сукачев В.Н.* 1928. Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Изд. 4-е, доп. Л.; М.: Книга. 232 с.
- Сукачев В.Н.* 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями и их развитие // Докл. АН СССР. Т. 30. № 8. С. 752-755.
- Сукачев В.Н.* 1942. Идея развития в фитоценологии // Советская ботаника. № 1–3. С. 5-7.
- Сукачев В.Н.* 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биологии. Т. 5. № 4. С. 213-227.
- Тахтаджян А.Л.* 2001. Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: СПХФА. 121 с.
- Уранов А.А.* 1951. Василий Васильевич Алехин как ученый // Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. Изд. 2. М.: Советская наука. С. 19-32.
- Уранов А.А.* 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Т. 65. Вып. 3. С. 77-92.

- Уранов А.А. 1977. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Т. 2: Развитие и взаимоотношение. М.: Наука. С. 8-20.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 272 с.
- Чумаченко С.И., Смирнова О.В. 2009. Моделирование сукцессионной динамики насаждений // Лесоведение. № 6. С. 3-17.
- Шенников А.П. 1919. Луга Симбирской губернии. Вып. 1. Симбирск: Изд. Симб. Губ. Зем. Отдела. [4], 201, [v] с.
- Шенников А.П. 1929. О конвергенции среди растительных ассоциаций // Очерки фитоценологии и фитогеографии. Л.: Новая деревня. С. 100-120.
- Шенников А.П. 1930. Волжские луга Средне-Волжской области. Л.: Изд. Ульян. Окргземуправления и Окрплана. 386 с.
- Шенников А.П. 1941. Луговедение. Л.: ЛГУ. 511 с
- Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ. 447 с.
- Янцер О.В., Скок Н.В. 2016. Фенологические методы исследований в изучении динамики ландшафтов: общий обзор // Вестн. Башкир. ун-та. Т. 21. № 1. С. 91-100.
- Alekhin V.V. 1925. Ist die Pflanzenassotiation eine Abstraction oder eine Realitat? // Bot. Jahrb. (Englers). Beiblatt. 135. Bd. 60. S. 17-25.
- Cajander A.K. 1903. Beitrage zur Kenntnis der Vegetation der Alluvionen des nordlichen Eurasiens. 1. Die Alluvionen des unteren Lena-Thales //Acta Soc. Ski. Fennical. V. 32. №. 1. 182 S.
- Dorogova Y.A., Zhukova L.A., Turmuhametova N.V., Polyanskaya T.A, Notov A.A., Dementyeva S.M. 2016. Methods of analysis of environmental diversity of plants // Biology and Medicine. V. 8. Iss.7. Article 354. P. 1-8.
- Gams H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffsklarung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zurich. Bd. 63. S. 293-493.
- Hennekens S.M. 1995. TURBO (VEG). Software package for input processing and presentation of phytosociological data USER's guide // IBN-DLO Wageningen et university of Lancaster. 70 p.
- Hill M.O. 1979. TWINSPAN – a FORTRAN program of for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. New-York. 90 p.
- Notov A.A., Zhukova L.A. 2015. Epiphytic lichens and bryophytes at different ontogenetic stages of *Pinus sylvestris* // Wulfenia. V. 22. P. 245-260.

THE ORGANIZATION OF BIOCECENOSIS IN THE ASPECT OF POLYVARIANCE PERCEPTIONS

L.A. Zhukova¹, A.A. Notov²

¹Mari State University, Yoshkar-Ola

²Tver State University, Tver

The integrating role of perceptions of polyvariance in the biocenology is justified. The importance of polyvariance concept in the complex studies of the structure and dynamics of biocenoses was evaluated. This approach can be used in solving practical problems of biodiversity conservation.

Keywords: *biocenology, biocenosis, concept of polyvariance, population, biodiversity conservation.*

Об авторах:

ЖУКОВА Людмила Алексеевна – заслуженный деятель науки РФ, доктор биологических наук, почётный профессор ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», 424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1, e-mail: pinus9@mail.ru

НОТОВ Александр Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: anotov@mail.ru

Жукова Л.А. Организация биоценозов с позиции концепции поливариантности / Л.А. Жукова, А.А. Нотов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 178-193.