

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 57.01+581.5

О РОЛИ ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОДХОДА В РАЗВИТИИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ

А.А. Нотов¹, Л.А. Жукова²

¹Тверской государственной университет

²Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

Оценена роль популяционно-онтогенетического подхода в формировании теоретической и прикладной биологии и экологии. Дано философско-методологическое обоснование интегрирующей роли подхода. Выявлены направления и разделы биологии и экологии, связанные с представлениями об онтогенезе и популяциях. Определены возможные области междисциплинарного синтеза знаний. Обобщены представления о возможностях применения популяционно-онтогенетического подхода. Обоснована необходимость его использования при решении практических проблем сохранения биоразнообразия. Оценены перспективы развития подхода.

Ключевые слова: популяционно-онтогенетический подход, онтогенез, популяция, биология, экология, методологический анализ, концепции, междисциплинарный синтез знаний, сохранение биоразнообразия.

Введение

В современной экологии и биологии на базе популяционно-онтогенетического подхода сформировалось самостоятельное направление научных исследований. Оно позволяет достаточно полно охарактеризовать структуру популяций, оценивать их жизнеспособность, выяснять роль в функционировании биоценозов, прогнозировать основные тенденции развития экосистем, давать рекомендации по контролю численности популяций [23; 40; 42; 46; 64; 67 и др.]. Однако возможности популяционно-онтогенетического подхода раскрыты пока не в полной мере, а сам он еще не всегда является основным методическим инструментом при анализе ценотической роли разных компонентов сообществ, закономерностей организации ценозов.

Общая ситуация выглядит противоречивой. С одной стороны, становится все более очевидным, что проблема сохранения биоразнообразия и рационального природопользования не может быть эффективно решена без понимания структуры популяций и ценопопуляций. Разработаны необходимые методики полевых исследований, подходы к оценке их состояния, перспектив развития, фитоценотического статуса [39; 42; 48; 49; 53; 60; 64; 65; 68; 131; 172; и

др.]. Достигнуты значимые результаты в понимании необходимости популяционного анализа в нормативных документах высокого уровня. Например, в «Национальной стратегии сохранения биоразнообразия России», принятой в 2001 г. в рамках Конвенции ЮНЕСКО о биологическом разнообразии, одним из главных принципов признан популяционный, сделан специальный акцент на изучение и сохранение разнообразия структуры популяций [94, с. 99–103]. С другой стороны, на практике структура ценопопуляций и популяций анализируется достаточно редко даже при изучении охраняемых видов, представителей разных ресурсных групп и инвазионных растений, хотя именно для этих объектов использование популяционно-онтогенетического подхода особенно актуально [46; 51; 68]. В результате, рекомендации по сохранению видов нередко являются мало обоснованными и формальными. К сожалению, подобных примеров много в региональных Красных книгах. В этих изданиях и сами разделы, посвященные динамике численности популяций, написаны очень нечетко и не вполне корректно. Похожая ситуация сложилась и в отношении материалов, посвященных биологическим инвазиям. Подходы к изучению охраняемых и инвазионных видов общие [99; 183], но предлагаемые мероприятия по уменьшению последствий их активного распространения, как правило, также не обоснованы данными популяционного анализа [15]. Приходится также констатировать, что в стратегических документах последних форумов высокого уровня, посвященных проблеме сохранения биоразнообразия, идея о необходимости использования популяционного подхода не обсуждается и не отражена в нормативных документах. Об этом свидетельствуют, например, материалы конференции сторон конвенции о биологическом разнообразии, проходившей в Индии в 2012 г. [см. 30].

Важно также подчеркнуть, что представления об онтогенезе и популяциях уже на этапе становления популяционно-онтогенетического подхода стали основой для некоторых базовых концепций и теоретических построений в других разделах биологии (теоретическая морфология, биоморфология, фитоценология). Среди них, например, концепция архитектурных моделей [121; 122; 177], понятие онтобиоморфа [75; 147–149], идея использования системного подхода к объектам надорганизменного уровня в экологии [49; 110], популяционная концепция в биоценологии (фитоценологии) [126; 129]. В это же время обозначилась тенденция к междисциплинарному синтезу знаний. Она проявилась в использовании представлений об онтогенезе, популяционной организации растительного покрова и популяционном полиморфизме во флористике, систематике, микроэволюционных исследованиях, репродуктивной биологии и в других дисциплинах [5; 6; 63; 64; 74; 169; 170 и др.]. Однако потенциальная интегрирующая роль популяционно-онтогенетического

направления значительно шире [64–66 и др.]. Она требует специального анализа, тем более, что сам подход переживает период активного развития [45; 64 и др.]. Он дополнен учением о поливариантности онтогенеза, работами по анализу популяций представителей разных царств, данными о специфике физиологических процессов у особей разных онтогенетических состояний [13; 22; 32; 38; 40; 41; 43; 47; 50; 132; 133; 161–163; и др.]. Динамика процессов развития популяций стала предметом математического моделирования [50; 71; 72 и др.].

Значительный объем опубликованных к настоящему времени материалов, раскрывающих разные аспекты популяционно-онтогенетического подхода, определяет актуальность их специального анализа в контексте современных тенденций развития биологии и экологии. Такой анализ позволит в полной мере оценить научный потенциал популяционно-онтогенетического направления, определить способы устранения существующих противоречий, выявить перспективные области дальнейших исследований. Он приведет также к пониманию специфики современных интеграционных процессов в биологии и экологии.

Цели и задачи. В данной статье мы попытались оценить роль популяционно-онтогенетического подхода в формировании теоретической и прикладной биологии и экологии, обобщить представления о возможностях его применения.

В этой связи были поставлены следующие задачи: 1) рассмотреть особенности современного этапа развития науки и философии; 2) дать философско-методологическое обоснование интегрирующей роли популяционно-онтогенетического подхода; 3) выявить направления и разделы биологии и экологии, связанные с представлениями об онтогенезе и популяциях; 4) определить возможные области междисциплинарного синтеза знаний; 5) обосновать необходимость применения популяционно-онтогенетического подхода при решении практических проблем сохранения биоразнообразия; 6) оценить перспективы развития подхода и популяционной экологии в целом.

Мы стремились как можно полнее выявить возможные «точки роста» и тенденции взаимодействия разных научных направлений. К сожалению, объем статьи не позволил сделать детальные исторические и библиографические обзоры по каждому разделу или проблеме. Однако мы надеемся, что обращение к процитированным работам даст возможность специалистам, интересующимся конкретным направлением или подходом, получить более полную исходную информацию, раскрывающую этапы их идейного становления.

Большее внимание было уделено проблемам и концепциям популяционной биологии растений. Растения, как компоненты биоты, являются продуцентами органического вещества, создают и структурируют среду обитания для представителей других царств

живых существ и трофических уровней. У высших растений особенности модульного типа организации проявляются наиболее полно [95; 156]. Они лучше изучены с позиций популяционного подхода, чем модульные организмы из других царств. Данные о популяционной биологии грибов, лишайников, модульных животных пока еще фрагментарны [32; 64; 81; 104; 133; 152; 161; 173; 174; 186; и др.]. При значительном «унитароцентризме», теоретических основ и многих концепций современной биологии, большая часть которых разработана на примере унитарных животных, ее дальнейшее развитие прежде всего связано с более детальным анализом модульных организмов [24; 96; 97; 181].

Для философского и методологического обоснования интегрирующей роли популяционно-онтогенетического подхода необходимо рассмотреть основные тенденции развития науки, методологии и философии в настоящее время.

Особенности современного этапа развития науки и философии

Уже в первой половине XX в. само восприятие мира в европейской культуре изменилось [112]. Общая трансформация сознания стала особенно очевидной во второй половине XX в. [87; 92; 93; 165]. Смена парадигм в науке и культуре была сопряжена с осознанием необходимости междисциплинарного синтеза знаний [84; 92; 164; 166]. Аналогичные тенденции проявились в философии. Усилился интерес к пограничным и необычным состояниям сознания (экзистенциализм), к философии бессознательного, стало привлекать внимание иррациональное вообще, проявилось стремление к более глубокому осознанию религиозно-философских систем Востока, их синтезу с западной философией и мироощущением [см. 112]. Отмеченную смену парадигм в науке и культуре можно рассматривать в качестве предпосылок возникновения диатропической познавательной модели и общего учения о разнообразии – диатропики [151; 153].

В конце XX – начале XXI вв. идея интеграции и синтеза разных знаний стала еще более актуальной. Этому способствовало укрепление позиций системного подхода, развитие синергетики, семиотики, формирование коэволюционной парадигмы [4; 10; 16; 88]. На стыке биологии и философии возникла биофилософия. Она сконцентрировала внимание на анализе онтологических и гносеологических оснований биологии, ее месте среди других наук, познавательной и социальной роли в современном обществе [4; 10; 110; 185]. Возникновение биофилософии было связано с общей тенденцией поступательного движения науки от прежнего традиционного классического идеала знаний к новому нетрадиционному, неклассическому, которые в принципе не могут рассматриваться как окончательные и завершенные. Оформившаяся в конце XX в.

коэволюционная парадигма способствовала поиску новых способов понимания сопряженной эволюции мира, природы и культуры [4]. В то же время усилилась тенденция к интеграции философского и научного знания в целом. Путем синтеза идейных основ диалектики и системного подхода происходило их дальнейшее развитие и формирование системно-диалектической парадигмы [17; 19].

Методология биологии стала предметом специального анализа [88; 154]. Укрепление позиций диатропической познавательной модели, соответствующей современному уровню развития науки и культуры, было сопряжено с качественным развитием биологии. Усиление внимания к биологическим концепциям согласуется с идеями С.В. Мейена о необходимости биологизации создаваемой картины мира [83; 85; 86]. По сравнению с прежней картиной, которая была преимущественно физическая, диатропическую можно считать преимущественно биологической [154]. Среди основных методологических парадигм, формирующих теоретический каркас современной биологии, следует отметить прежде всего синергетическую и коэволюционную [88]. Как продолжение кибернетики [124; 160] и теории информации стала активно развиваться семиотика. Понимание знаковых и информационных процессов как базовой системы феномена жизни привело к появлению биосемиотики, которая начинает играть важную роль в формировании современной теоретической биологии [12; 54; 88].

Ведущими методологическими установками теоретической биологии являются идеи организации и развития. Последняя легла в основу принципа эволюционизма, который стал одним из определяющих феноменов современной культуры [4; 134]. В этой связи стал актуальным философско-методологический анализ понятия онтогенез в общей концепции жизни [134]. Представления об онтогенезе затрагивают все основные аспекты биологической организации – структурный, динамический, регуляционный [95; 123]. Процесс формирования организации в ходе индивидуального развития биологической системы отражает также некоторые черты и стороны ее эволюционного возникновения. При этом сам филогенез стали рассматривать как процесс последовательного преобразования онтогенеза в рядах сменяющих друг друга поколений биосистем [20; 21; 79; 86]. Такой подход согласуется с представлениями об иерархии организации и процессов развития в системно-диалектической парадигме [18; 19; 134]. Таким образом, через понятие онтогенез раскрывается диалектическая взаимосвязь процессов индивидуального и исторического развития, которая затрагивает сущностные, глубинные характеристики живых объектов, сопряженные с их генезисом, внутренними и внешними связями. Устраняется разрыв между эволюционной и организационной биологией, осуществляется реальное

соединение принципов организации, развития и эволюции. Детальный анализ онтогенеза позволяет реализовать системный, синергетический, структурно-организационный и эволюционный подходы к изучению биологических систем [134]. Эти идеи и принципы дают философское и методологическое обоснование интегрирующей роли представлений об онтогенезе.

Не менее значимы с точки зрения междисциплинарного синтеза знаний и представления о популяциях. С позиций концепции уровней структурной организации живой материи [48; 78], популяционный (популяционно-видовой) уровень имеет особое значение. Популяция – это единственная реальная форма существования вида [61; 62; 64; 69]. Ценопопуляции и популяции являются также основными структурными элементами биоценоза [126; 129; 130]. Как и в случае онтогенеза, представления о популяции и ценопопуляции затрагивают все основные аспекты организации (структурный, динамический, регуляционный) таких базовых для биологии систем, как вид и биоценоз. С позиций синтетической теории эволюции популяция является элементарной единицей эволюции, которая в конечном итоге структурирует процессы исторического развития биологических видов и биоценозов – филогенез и филоценогенез [33; 109; 136; 137]. Таким образом, с точки зрения методологии понятие популяция является базой для синтеза принципов организации, развития и эволюции. Оно может обеспечить возможность реализации системного, синергетического, структурно-организационного и эволюционного подходов к изучению биологических систем.

Сам популяционно-онтогенетический подход – это уже результат междисциплинарного синтеза, который способствует интеграции эволюционной и организационной биологии. Такая интеграция обеспечивает диалектический подход и реальное соединение принципов организации, развития и эволюции в изучении биологических объектов разного уровня структурной иерархии. Все это определяет особую методологическую роль популяционно-онтогенетического подхода в синтезе биологических и экологических дисциплин. Учитывая, что современная наука требует более пристального внимания к междисциплинарным, пограничным исследованиям, дающим начало новым нетрадиционным областям и научным направлениям, популяционно-онтогенетический подход должен стать объектом дальнейшего философского и методологического анализа.

Представления об онтогенезе и популяциях и основные направления развития биологии и экологии

Для определения возможных областей междисциплинарного синтеза знаний на базе популяционно-онтогенетического подхода необходимо выявление основных разделов биологии и экологии,

связанных с представлениями об онтогенезе и популяциях. Следует также установить общие тенденции развития дисциплин, что предполагает анализ концепций и подходов, сопряженных с онтогенетическими и популяционными исследованиями (табл. 1).

Организация современного научного знания очень сложна и многомерна, предметные области нередко пересекаются, а исследовательские программы тесно взаимосвязаны. Отразить его структуру в виде модели или общей схемы практически невозможно. Даже вопрос о разделении биологии и экологии уже является предметом острых дискуссий. По-разному определяют и область знания, к которой следует отнести популяционно-онтогенетическое направление. Сами специалисты, занимающиеся изучением популяций, обозначают ее в одних случаях как популяционная биология, а в других как популяционная экология. Некоторые исследователи отдают предпочтение последнему варианту [см., например, 64]. Не всегда удается также четко разграничить «теоретические», «общие» и «частные» разделы в рамках научных дисциплин. В этой связи при систематизации материала некоторые концепции и подходы нам пришлось продублировать в разных разделах (табл. 1). В рамках этой статьи мы смогли отметить и прокомментировать только основные концепции и связи, которые, на наш взгляд, могут стать основой для дальнейшего развития определенного направления или междисциплинарного синтеза знаний (табл. 1). Их детальный анализ – задача будущих исследований. Мы, как правило, сохраняли используемые авторами публикаций названия предлагаемых теоретических построений, хотя понятия «концепция», «парадигма», «теория» и т. д. были применены ими не всегда строго и однозначно. Похожая ситуация была выявлена, например, при анализе концепций современной экологии [112; 113]

Представления об онтогенезе и популяциях нашли отражение в концептуальном фундаменте современной **теоретической биологии** (табл. 1). Он ориентирован на создание общей теории жизни [10; 88; 134; 168]. В этой теории понятия онтогенез и популяция структурируют основные доктрины, которые в последнее время были представлены в качестве концепции системной многоуровневой организации жизни (живой материи), концепций биологической информации и самовоспроизведения жизни, самоорганизации и биологической эволюции (табл. 1) [2; 124; 134; 160]. В рамках первой из них организменный уровень иногда обозначают как онтогенетический [2]. Все эти концепции рассматривают также процесс индивидуального развития и популяции с позиций синергетики и системного подхода.

Некоторые концепции и подходы в биологии и экологии, связанные с представлениями об онтогенезе и популяциях

Разделы	Концепции и подходы	Источники
Теоретическая биология	<ul style="list-style-type: none"> - представления об онтогенезе, филогенезе, популяциях в общей теории жизни; - концепция системной многоуровневой организации жизни (живой материи); - концепция биологической информации и самовоспроизведения жизни; - концепция самоорганизации и биологической эволюции; - представления о биосемиотике организма и популяции; - представления о поливариантности онтогенеза и развития биосистем в рамках концепции поливариантности моделей развития; - концепция модульной организации 	<p>[2; 10; 12; 54; 78; 88; 123; 138; 168; 185]</p> <p>[12; 54; 88]</p> <p>[2; 18; 19; 31; 103; 114; 134]</p> <p>[24; 81; 95; 97; 115; 117; 119; 179; 187]</p>
Генетика	<ul style="list-style-type: none"> - концепция генных и эпигенных сетей в онто- и филогенезе; - эпигенетическая теория эволюции; - постулат о полиморфности популяций С.С.Четверикова; - гипотезы аккумуляции мутаций и антогонистической плейотропии в геронтологии 	<p>[80; 89; 155; 157;]</p> <p>[73; 112; 113]</p> <p>[3; 11; 34; 70]</p>
Биология развития	<ul style="list-style-type: none"> - концепция дискретного описания онтогенеза; - представления о многообразии типов поливариантности развития и путей онтогенеза; - феномен генетической гетерогенности семян; - представления об изменчивости физиологических процессов на разных этапах онтогенеза; - гипотезы геронтологии 	<p>[106; 141; 143]</p> <p>[40; 43; 50]</p> <p>[6; 7; 22]</p> <p>[22; 91]</p> <p>[3; 11; 34; 70; 76; 77]</p>
Биоморфология	<ul style="list-style-type: none"> - «онтогенетическая» трактовка понятия «жизненная форма»; - концепция дискретного описания онтогенеза; - представления об онтоморфогенезе; - представления об онтобиоморфах и категориях жизненных форм; - концепция архитектурных моделей; 	<p>[120]</p> <p>[106; 141; 143]</p> <p>[75; 147–149]</p> <p>[118; 121; 122; 177; 178]</p>
Эволюционная биология	<ul style="list-style-type: none"> - evo-devo концепция; - концепция эволюции онтогенеза И.И. Шмальгаузена; - концепция генных и эпигенных сетей в онто- и филогенезе; - эпигенетическая теория эволюции; - представления о механизмах микроэволюции 	<p>[20; 21; 29; 89; 102; 135; 155; 157; 159]</p> <p>[33; 109; 136; 137].</p>

Разделы	Концепции и подходы	Источники
Теоретическая экология	<ul style="list-style-type: none"> - концепция системной экологии; - представления о высокой динамичности и стохастичности экологических процессов; - представления о фрактальной организации экосистем; - гипотеза о связи устойчивости сообществ с фрактальностью их структуры - принципы устойчивости биологических систем в условиях антропогенного стресса - концепция экологической ниши; - биоиндикационный подход и экологические шкалы; 	<p>[49; 73; 110–113;]</p> <p>[25–27; 171]</p> <p>[167]</p>
Популяционная экология (биология)	<ul style="list-style-type: none"> - концепция пангеометризма в популяционной биологии; - правила, гипотезы, принципы и концепции демэкологии; - представления о разнообразии единиц популяционного и внутривидового уровней, - концепция онтогенетических спектров и статусов ценопопуляций; - концепции базовых спектров и классификации ценопопуляций - концепция поливариантности развития ценопопуляций; - представления о виталитете особей и жизнеспособности популяций; - представления о фитогенных полях как об основных элементах пространственно-функциональной структуры ценопопуляций; - концепция больших и малых популяционных волн как элементов динамики популяций; - теория сопряженности ценопопуляций разных видов; - компьютерные модели динамики популяций 	<p>[25–37]</p> <p>[73; 110–113]</p> <p>[61–67]</p> <p>[36; 55; 106; 140; 142; 145]</p> <p>[38–43; 47; 115; 119]</p> <p>[35; 53; 60; 64; 67]</p> <p>[45; 140]</p> <p>[143]</p> <p>[139; 142]</p> <p>[50; 71; 72; 180]</p>
Биоценология	<ul style="list-style-type: none"> - концепция популяционной организации биоценоза - концепция популяционных узоров; - мозаично-циклическая концепция организации экосистем; - популяционные модели климакса и сукцессий; - гэл-парадигма в лесной экологии; - представление о ключевых видах в биоценологии; - концепция сопряженности ценопопуляций растений; - концепция ценогенетических стратегий; - представления о фитогенных полях как элементах пространственно-функциональной организации биоценозов; - представления о сопряженности процессов формирования консорции и этапов онтогенеза ее детерминанта 	<p>[175; 188–191]</p> <p>[23; 108; 125–130]</p> <p>[139; 142; 150]</p> <p>[45; 140]</p> <p>[51; 52]</p>

Как правило, традиционно предполагают, что организм, популяция и ценоз являются четко отграниченными и не сводимыми друг к другу уровнями организации. Однако реальное разнообразие живых систем значительно шире. На наш взгляд, заслуживает специального внимания идея о том, что граница между этими уровнями не всегда резкая [58; 59]. Разные исследователи неоднократно подчеркивали, например, определенное сходство модульного организма с популяцией [8; 24; 95; 97; 173; 178; 179; 184; 187; 189]. Совокупность рамет, на которую распадается организм некоторых растений при клонировании, структурно и функционально соответствует системам популяционного уровня [95; 184; 187; 189]. В этой связи возникают определенные противоречия при использовании в таких случаях понятий «организм», «индивид» [24]. С другой стороны, некоторые симбиотические ассоциации, состоящие из организмов, представляющих разные царства живых существ, могут достигать организменного уровня целостности. Среди них, например, лишайники [95; 97]. Не вполне понятно, в какой степени применим к таким системам термин «популяция». Более распространенный вариант, включающий один вид микобионта и один вид фикобионта, может усложняться у лишайников благодаря включению паразитического лихенофильного гриба или формированию цефалодиев с цианобактериями. Некоторые компактные лишайниковые синузии также характеризуются высоким уровнем целостности. Комплексный анализ живых систем, сочетающих признаки смежных структурных уровней, позволит в перспективе уточнить характер взаимосвязей между структурно-функциональными особенностями биологических систем и уровнем их целостности.

Концепция биологической информации и самовоспроизведения жизни (табл. 1) позволяет рассматривать онтогенез с точки зрения теории информации и кибернетики. С позиций биосемиотики разный смысл приобретает самообновление организма и популяции вследствие соответственно определенного или неопределенного их существования во времени. Последнее порождает другой характер отношений цели, условий, причины существования и средств выживания [54, с. 34–38].

Активно развивающиеся в популяционной экологии представления о поливариантности онтогенеза (развития) [40; 43; 50 и др.] в последнее время стали распространять на разные биологические объекты [6; 43; 71; 105; 114.]. Становится очевидной необходимость их отражения в общей теории жизни. Эти представления согласуются с синергетической парадигмой, общенаучной и философско-методологической концепцией поливариантности моделей развития (табл. 1) [18; 19; 31; 103; 134].

Как средство развития теоретического аппарата биологии и инструмент детального организационного анализа разнообразия живых

существ можно рассматривать концепцию модульной организации [24; 81; 82; 95; 97; 98; 179; 181; 187]. Модульные и унитарные живые существа обладают принципиально разными типами онтогенеза, что обуславливает существенные различия в их функционировании, индивидуальном развитии, их ценотической роли и структурной эволюции [95]. Популяции при модульном типе организации также характеризуются определенной спецификой [64; 90; 184]. Многочисленные аналогии, отмечаемые в ходе сопоставления модульных и унитарных организмов, позволяют рассматривать модульную организацию в качестве удобного модельного объекта при выяснении путей и способов реализации общих тенденций преобразования организации. Выявление общих закономерностей, обусловленных системным сходством у представителей разных таксонов с модульным типом организации, имеет большое значение для развития разных разделов теоретической биологии и системного анализа, изучения проблемы целостности и надежности живых систем [97; 181].

Хотя в работах по **генетике** в качестве самостоятельных разделов нередко рассматривают генетику популяций и эволюционную генетику, процесс формирования этих дисциплин только начинается. Основные концепции и подходы, связанные с онтогенезом и популяциями (табл. 1), должны стать теми точками роста, которые обеспечат интеграцию соответствующих исследовательских программ. В последнее время стала активно развиваться филогеография [см. 1], которая привлекла к себе внимание как область, дающая информацию для разграничения видов. Результатом взаимодействия с биологией развития явились некоторые гипотезы в геронтологии (табл. 1).

Существенное влияние на формирование **биологии развития** в XX в. оказало становление популяционно-онтогенетического подхода в ботанике. Предпосылкой его возникновения стала концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная основателями популяционно-онтогенетического направления [106; 141; 143]. Дальнейшее его развитие было связано с разработкой представлений о многообразии типов поливариантности онтогенеза (табл. 1) [40; 43; 50]. Получены данные о поливариантности эмбриологических процессов [6; 7] и изменении характера физиологических процессов на разных этапах онтогенеза [22].

Важной областью междисциплинарного синтеза стала геронтология [3; 11; 34; 70; 76]. В последнее время усиливается интерес к анализу механизмов старения и долголетия особей у растений [см. 34]. Вопросы старения и долголетия высших растений рассмотрены с позиций основных гипотез геронтологии. Выделено 7 моделей простого онтогенеза как иллюстрация разнообразия листостебельных растений по механизмам старения и долголетия особи. Рассмотрены также

вопросы эволюции длительности жизни особи у листостебельных растений [34]. Как дальнейшее развитие идей И.И. Шмальгаузена [158] высказаны гипотезы об утрате потенциального бессмертия по мере увеличения уровня организации и о разной направленности отбора мутаций у видов с r- и K-стратегиями, о влиянии на эти процессы типа биоценозов [76; 77].

Важной отличительной особенностью отечественной демографии является солидный морфологический и биоморфологический фундамент, который обусловил глубокое понимание структурно-функциональных преобразований в онтогенезе. Он стал основой для применения системного подхода в популяционной биологии и экологии, а позднее и в фитоценологии [176]. Концептуальное значение для российской **биоморфологии** имела «онтогенетическая» трактовка понятия «жизненная форма». Она дана в классических работах И.Г. Серебрякова [120]. В рамках ее используется также концепция дискретного описания онтогенеза (табл. 1). Дальнейшее развитие популяционно-онтогенетического подхода в биоморфологии связано с разработкой представлений об онтобиоморфах и категориях жизненных форм [75; 143; 148; 149]. Они приобретают особое значение при биоморфологическом и онтогенетическом анализе индивидуального развития организмов со сложными жизненными циклами (циклами воспроизведения), разнообразие которых требует специального изучения [37; 98; 182]. Представления о становлении структуры в онтогенезе отражено в концепции архитектурных моделей [121; 177; 178]. Модульная организация растений рассмотрена как основа структурной поливариантности растений [44; 115; 119].

Важным достижением современного этапа развития **эволюционной биологии** стало осознание того, что эволюционная интерпретация обобщений генетики возможна лишь на основе их описания в терминах индивидуального развития [157]. Оно способствовало формированию эволюционной биологии развития, теоретическими основаниями которой являются концепция эволюции онтогенеза, или evo-devo концепция [20; 21; 29; 135; 159]. В рамках эволюционной биологии развития уделяют особое внимание роли эпигенетических процессов в эволюции и индивидуальном развитии (табл. 1). Происходит дальнейшая разработка представлений о механизмах микроэволюции и филоценогенеза [33; 109; 136; 137].

Формирование **теоретической экологии** было сопряжено со сменой парадигм в науке и культуре вообще, изменением общего восприятия мира, укреплением позиций синергетической методологии [112]. Для «классической экологии» экологический мир был стабильным или стремящимся к стабильности, детерминированным и предсказуемым, дискретным и гармоничным. Построенный идеальный

мир классической экологии считался соответствующим реальному экологическому миру, не подвергались сомнению введенные фундаментальные понятия [110; 112]. С начала 80-х гг. XX в. детерминистские представления о взаимодействии популяций изменились на стохастические, стала превалировать концепция континуума. Приходит осознание субъективности образа экологического мира. Этот мир перестал быть понятным и объяснимым, стала очевидной его фрактальная организация, значительная динамичность, слабая предсказуемость, пространство и время не стали восприниматься как простые. «Мир «новой экологии» находится в постоянном, всеобщем и неупорядоченном движении. Это не бытие, а, скорее, вечное становление» [112, с. 53]. С укреплением позиций диатропической модели [151] сопряжен синтез представлений, связанных с разными периодами развития экологии (детерминированно-популяционный, детерминированно-синэкологический, стохастическо-популяционный) и современной парадигмы экологического знания [112, с. 56]. Ее основой стала концепция системной экологии, включающая представления о высокой динамичности и стохастичности экологических процессов, о фрактальной организации экосистем (табл. 1) [25–27: 171]. При этом фрактальность структуры рассматривается как основа их устойчивости. Предложена гипотеза о связи стабильности сообщества с фрактальностью его структуры [26]. Последовательное рассмотрение базисных понятий (фрактал, сообщество, устойчивость) позволило перейти к мультифрактальному описанию структуры сообщества. Ценопопуляции видов в нем могут вымирать поодиночке, но выживают только совместно в рамках взаимоотношений, имеющих определенную структуру. Приведены доводы в пользу предположения, что самоподобие (фрактальность) структуры биотических сообществ способствует самоорганизации и совместному выживанию ценопопуляций разных видов благодаря поддержанию их сообществ в гомеостатических диапазонах экологических параметров. Самоподобие задает структурный каркас сообщества, позволяющий оптимальным образом распределять потоки вещества и энергии в экосистеме [26].

В рамках **популяционной экологии** в настоящее время сформировались концепции разного уровня обобщения (табл. 1). На основе выдвинутой В.В. Налимовым концепции «пангеометризма» были рассмотрены теоретические основы применения теорий симметрии, фракталов и перколяции в популяционной биологии [27]. Было показано, что «геометрические образы», получаемые посредством соответствующих алгоритмов, адекватны таким фундаментальным категориям экологии, как популяционная структура сообщества, экотон и др. Сформировался теоретический базис демэкологии. Его образовали правила, гипотезы, принципы и концепции [73; 112; 113]. Среди частных подходов следует отметить представления о разнообразии

единиц популяционного и внутривидового уровней, онтогенетических спектров и статусов ценопопуляций (табл. 1). Концепция поливариантности развития ценопопуляций стала не только средством анализа, но нашла применение в компьютерном моделировании динамики популяции [50; 71; 72]. В целом созданный методический аппарат позволяет проводить комплексные популяционно-онтогенетические исследования.

Важные результаты получены на основе использования популяционно-онтогенетического подхода в **биогеоценологии** (табл. 1). Итогом развития этого направления стала популяционная концепция в биоценологии [129; 130], иногда ее трактуют как популяционную парадигму в экологии [130]. Ее фундамент был заложен в недрах фитоценологии при появлении демографии растений [106; 107; 143; 150]. С самого начала возникновения отечественной демографии была сформулирована задача изучения фитоценоза как системы взаимодействующих ценопопуляций [106; 143]. На основе представлений о популяционной организации биоценологического покрова и синтеза концепций популяционной биологии и синэкологии предложена теоретическая модель сукцессии и климакса [125–130]. В этих работах реализуется идея дальнейшего развития синэкологии на базе популяционной парадигмы, разработана методология исследования экосистем с популяционных позиций. Важным для понимания сукцессионных процессов являются представления о ключевых и индикаторных видах, о минимальной площади климаксовых экосистем. Климаксовое сообщество рассмотрено как множество мозаик популяций ключевых видов и связанных с ними мозаик популяций подчиненных видов, циклически развивающихся в спонтанном режиме. Предложен способ реконструкции популяционной организации климаксовых экосистем, предполагающий анализ пространственной иерархии популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов и методика определения сукцессионного статуса экосистем [127]. Модельная реконструкция биогеоценологического покрова – это необходимый начальный этап для оценки степени антропогенной трансформации экосистем, прогнозов их развития при разных режимах использования, разработки методов сохранения биоразнообразия. Проведена ревизия основных понятий экологии экосистем на основе интегральных установок популяционной биологии. Она осуществлена с позиций общей теории систем и популяционной парадигмы [130]. Практическим приложением подхода стали представления о единой стратегии охраны природы и природопользования [128]. В рамках популяционной парадигмы разработаны рекомендации по выявлению редких лесных экосистем, являющихся лесами высокой природоохранной ценности (ЛВПЦ) [172].

Представления о сопряженности процессов формирования

консорции и этапов онтогенеза ее детерминанта (табл. 1) могут стать важным шагом на пути к детализации наших знаний о биоценозе [51; 52]. В рамках этой системы сопряжены многочисленные онтогенезы и биологические времена разного уровня и масштаба. В этом отношении особенно интересны древесные растения, на основе организма которых образуется сложная экосистема, включающая разные виды лишайников, мохообразных, грибов, водорослей. В ходе онтогенеза дерева происходит дифференциация различных микрониш, которые являются основой для формирования синузид консортов. Такие исследования приведут нас к пониманию динамики формирования в биоценозе взаимосвязей на разных структурных уровнях. Многие из них оказываются сопряженными с онтоморфогенезом древесных растений, играющих ценозообразующую роль.

Популяционно-онтогенетический подход и проблема интеграция знаний

Сделанный обзор основных разделов биологии и экологии, в которых используются представления об онтогенезе и популяциях (табл. 1), демонстрирует значительный потенциал для междисциплинарного синтеза знаний. Некоторые формирующиеся в настоящее время области являются результатом такого синтеза и имеют соответствующие названия. Среди них, например, популяционная генетика, эволюционная биология развития, экологическая биология развития [20; 21; 28; 29].

Для иллюстрации интегративной роли представлений об онтогенезе и популяциях в важно проанализировать структуру биологического знания с учетом характера связей между его разделами. Она представлена в виде общей схемы (рис. 1). За основу взята модель «слоеного пирога» Ю. Одума [101, с. 10]. Слои пирога представляют фундаментальные биологические дисциплины (генетика, экология, эволюционная биология). Его дольки – это разделы, изучающие разные царства живых организмов (ботаника, микология, зоология, микробиология) (рис. 1). Царства приняты в их традиционном, широком понимании. От центра к периферии нами выделены зоны в соответствии с основными уровнями структурной организации живых систем, которые также формируют определенные блоки биологических дисциплин. Для выявления межпредметных связей сделан вертикальный разрез «ботанической» дольки пирога.

Представления об онтогенезе и популяциях являются базовыми для ряда фундаментальных областей знания (рис. 1). Онтогенез – это главный объект исследований для биологии развития, а учение о популяциях занимает центральное место в демэкологии.

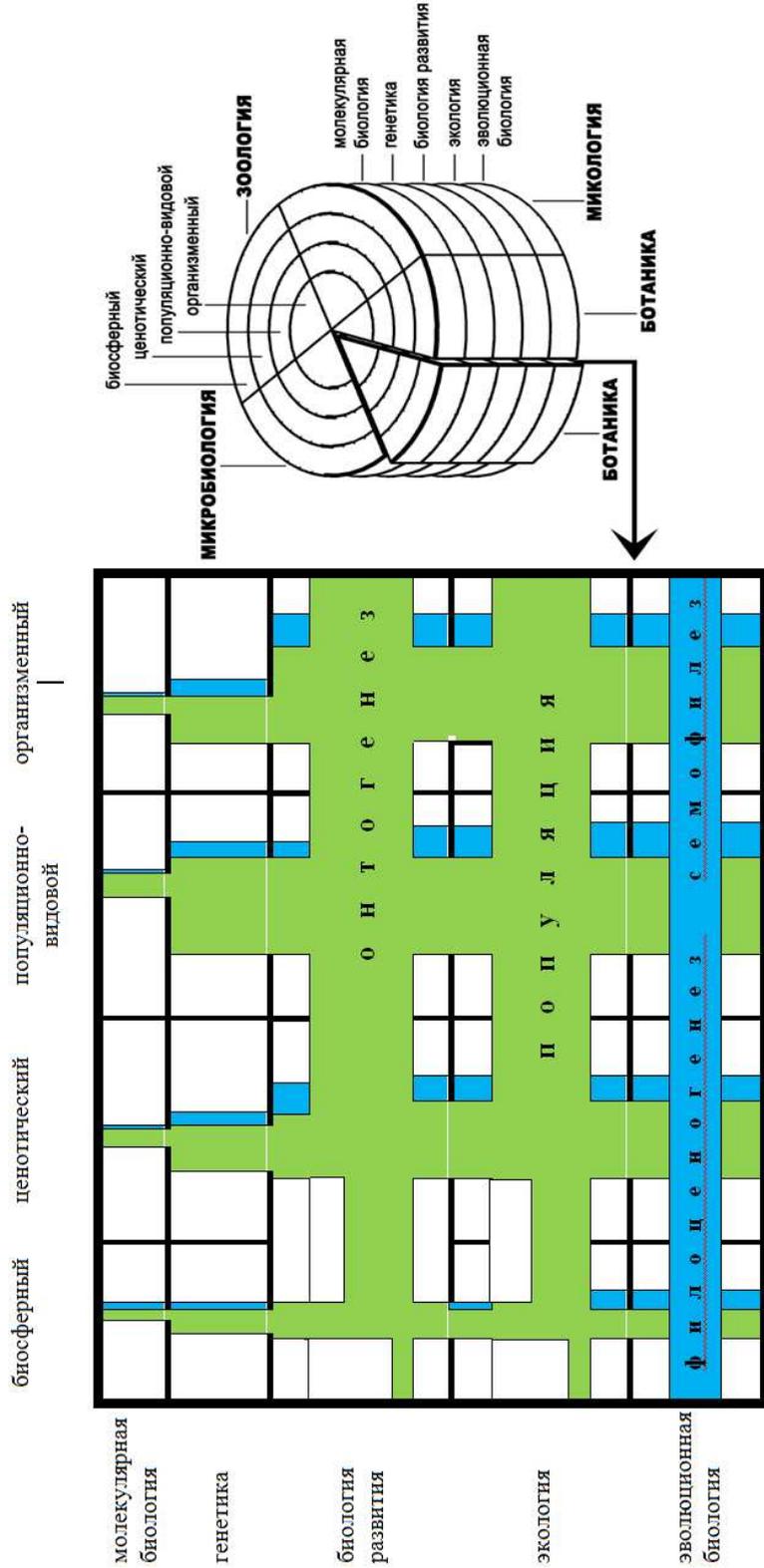


Рис. 1. Исследования онтогенеза и популяций как основа для междисциплинарного синтеза знаний в биологии

Онтогенетические и популяционные концепции структурируют соответствующие дисциплины. Актуальны, например, исследовательские программы, которые обеспечат взаимодействие популяционной и репродуктивной биологии [6; 7; 63]. Большое интегрирующее значение имеет также геронтология. Отмеченные выше концепции определяют взаимосвязи с генетикой и определяют актуальность специальных генетических исследований в популяциях. Представление о биоценозе как о пространственной иерархии популяционных мозаик [127] раскрывает взаимосвязи популяционно-онтогенетического подхода с биоценологией и учением о биосфере (рис. 1).

Популяция является также элементарной единицей эволюции, а онтогенез структурной основой эволюционных преобразований биологической организации. Выявление закономерностей микроэволюции сопряжено с изучением процессов, происходящих в популяциях, а онтогенетический аспект определяет методические основы анализа структурной эволюции (семофилеза). В соответствии с популяционной парадигмой филогенез также следует понимать как процесс ее трансформации сложной пространственной иерархии популяционных мозаик. В этой связи онтогенетические и популяционные концепции являются теоретическим фундаментом современной эволюционной биологии [20; 29; 80; 89; 160]. Представления о семофилезе и филогенезе с одной стороны включают понятия онтогенез и популяция, а с другой стороны сами формируют сложную систему «вертикальных» межпредметных связей (рис. 1).

Актуально использование популяционно-онтогенетического подхода в систематике [74]. Только специальные исследования в популяциях позволят аргументировать гипотезы о принимаемых границах видов. В дополнение к традиционным подходам формируется филогеография [1]. Большой интерес представляют физиологические исследования в популяциях.

Популяционно-онтогенетический подход и проблема изучения и сохранения биоразнообразия

Катастрофическая скорость исчезновения видов позволяет считать задачу сохранения биоразнообразия одной из глобальных проблем современности. Для ее решения необходимо проведение разноплановых исследований и реализация специальных программ и проектов. Анализ биоразнообразия и мониторинг состояния природных комплексов должен осуществляться как минимум на четырех уровнях – экосистемном, ценоценозном, популяционном и организменном [46]. При этом именно популяционный уровень следует считать основополагающим для понимания механизмов устойчивости живых

систем ценотического и экосистемного уровней, что неоднократно отмечали разные исследователи [39; 43; 46; 64; 68; 71; 129; 169; 170 и др.]. Популяционный уровень является также наиболее уязвимым. Любое изменение условий среды, прежде всего, отражается на структуре популяций, как у растений, так и у животных.

Более традиционный подход, признающий приоритет таксономического биоразнообразия и мониторинга, направленный на выявление темпов его снижения малоэффективен. Актуальны модели мониторинга, сопряженные с анализом внутренних механизмов его трансформации. В этой связи в проектах по сохранению биоразнообразия на первый план должна быть выдвинута задача изучения динамики популяций и ценопопуляций. Важно также понимать, что сама популяционная структура таксономического вида является особой формой биоразнообразия [62; 67] и необходимы специальные программы по ее сохранению.

В рамках популяционно-онтогенетического направления разработаны эффективные подходы к организации мониторинга с учетом разных популяционных характеристик [14; 42; 48; 56; 128; 131; 172]. Рассмотрена роль популяционно-онтогенетических исследований в решении проблемы сохранения биоразнообразия [46; 51; 67]. Опубликовано солидное пособие, содержащее все необходимые методические материалы [67]. Сформулированы основные направления исследований в популяционном мониторинге. Среди них детальный анализ онтогенеза, выявление наличия банка семян, анализ виталитетной структуры, консортивных связей [53]. В дополнение к этому систематизированы материалы по экологическим шкалам, которые позволяют проводить комплексные исследования ценопопуляций в фитоценозах [167].

Предложенные подходы актуальны и применительно к представителям разных ресурсных групп, инвазионным видам [98; 99; 183]. Популяционно-онтогенетический подход является практически основным средством повышения эффективности решения прикладных задач в области изучения и сохранения биоразнообразия, рационального природопользования. Только на основе популяционных исследований возможен поиск механизмов регулирования численности популяций.

Перспективы развития популяционной экологии

Спектр задач, решаемых в настоящее время в рамках популяционно-онтогенетического направления, достаточно широк [46; 64]. Взаимодействие с другими научными дисциплинами и специалистами разного профиля будет способствовать развитию самого подхода и популяционной экологии в целом.

Одной из актуальных проблем остается анализ разнообразия онтогенезов и популяций. Ее разработка должна осуществляться с

позиций представлений о континуальности иерархии категорий биологического и экологического разнообразия. При этом популяционная структура таксономического вида сама по себе является особой формой биоразнообразия [62; 67]. Вопрос о системе, отражающей иерархию категорий биоразнообразия, нуждается в дальнейшей разработке. Исследование популяционной структуры видов предполагает выявление всех форм поливариантности онтогенеза, вариантов структуры популяций в разных частях ареала и фитоценозах.

При изучении разнообразия онтогенезов важно не только существенно расширить спектр видов, представляющих разные царства живых существ, но максимально полно охватить имеющиеся в природе варианты циклов воспроизведения. Особого внимания требуют объекты, для которых характерны циклы со сменой поколений и стадий развития, и соответственно сложные онтогенезы.

Такое качественное развитие популяционно-онтогенетического подхода предполагает уточнение и дальнейшую разработку понятийного аппарата. Большая часть применяемых в настоящее время понятий и терминов была предложена для организмов с простыми онтогенезами и циклами без смены поколений или с явным доминированием одного из поколений.

Перспективной темой дальнейших исследований является структурно-функциональный анализ разных онтогенетических состояний в анатомическом, биохимическом и физиологическом аспектах. Специальные физиологические исследования в популяциях пока только начинаются [3; 22; 135; 146]. Большой интерес представляет такой анализ в разных частях ареала видов. Целесообразно проводить его с учетом фенологии.

Необходима дальнейшая разработка подходов к оценке жизнеспособности особей и жизнеспособности популяций [139; 35; 60; 64; 68; 139]. Большое значение имеет их использование не только в популяционных, но и в геоботанических, флористических исследованиях. При этом также необходимо учитывать континуальность иерархии категорий биологического и экологического разнообразия [62; 67].

Особое значение имеет реализация комплексных программ по изучению поливариантности онтогенеза и развития биологических систем. Это направление активно формировалось, прежде всего, применительно к сосудистым растениям [38–41; 43; 47; 50]. К настоящему времени уже описано 7 надтипов и 11 типов поливариантности (табл. 2) [43]. Некоторые из них еще недостаточно изучены. Например, на эмбриологическом материале выявлено значительное число вариантов формирования потомства при анализе полиэмбрионии и явления генетической гетерогенности семян [6; 7]. Проведенные исследования показывают, что поливариантность

проявляется в разном объеме спектра реализуемых форм образования зародыша и других эмбриологических структур. Даже в случае преобладания семенного размножения, развивающиеся семена неравноценны. Однако выявление такой «эмбриологической» поливариантности очень трудоемко, возможно только в лабораторных условиях, а для оценки ее масштабов и роли на популяционном уровне необходима разработка специальных методик и подходов. Вообще изучение поливариантности путей и способов репродукции, возобновления, репродуктивных стратегий, циклов воспроизведения – может быть самостоятельной областью научных исследований, которая может сформироваться на стыке репродуктивной биологии и популяционной экологии. О взаимосвязи этих направлений свидетельствуют специальные работы по популяционному и ценопитическому регулированию репродукции растений [63; 64].

Таблица 2

Типы поливариантности онтогенеза

<p style="text-align: center;">I надтип – СТРУКТУРНАЯ</p> <p>1 тип – морфологическая 2 тип – анатомическая 3 тип – размерная</p> <p style="text-align: center;">II надтип – ДИНАМИЧЕСКАЯ</p> <p>4 тип – феноритмологическая 5 тип – по темпам индивидуального развития на разных этапах онтогенеза</p> <p style="text-align: center;">III надтип – ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ</p> <p>6 тип – различные варианты сочетаний семенного, вегетативного и апомиктического размножения в разных ценопопуляциях</p> <p style="text-align: center;">IV надтип – ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ЦИКЛОВ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ у особей одного вида в разных экологических условиях (7 тип)</p> <p style="text-align: center;">V надтип – ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ</p> <p>8 тип – физиологическая (специфические особенности физиологических процессов и их сочетаний у особей разных онтогенетических состояний) 9 тип – биохимическая (различные наборы биохимических соединений у особей на разных этапах онтогенеза)</p> <p style="text-align: center;">VI надтип – ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ</p> <p>10 тип – различия экологических позиций ценопопуляций вида в разных частях его ареала по почвенным и климатическим факторам</p> <p style="text-align: center;">VII надтип – ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ПУТЕЙ ОНТОГЕНЕЗА (11 тип)</p>

Концепция поливариантности требует также дальнейшего развития на зоологическом материале. В рамках этологии описаны

сложные варианты поведения животных, формы дифференциации особей у общественных насекомых, типы темпераментов. Однако необходим специальный анализ подобных явлений с позиций представлений о разнообразии типов поливариантности. По-видимому, применительно к животным в качестве отдельного типа поливариантности следует выделять этологический, а также поливариантность социальных статусов (ролей, ниш). Необходимы также специальные исследования в рамках представления о поливариантности представителей других царств живых существ, объектов с модульной и унитарной организацией.

Отдельная тема для изучения – характер взаимосвязи разных типов поливариантности. Иногда они могут быть иерархическими. Например, поливариантность путей онтогенеза предполагает проявление динамической, экологической, структурной. Анализ этих отношений сопряжен с выяснением генетических механизмов обеспечения поливариантности.

Наиболее комплексный характер будут иметь исследования, посвященные оценке роли поливариантности в функционировании биоценозов. Современная концепция поливариантности развития рассматривает биосистемы разных уровней организации от клеток до экосистем [43]. Предложенная классификация поливариантности описывает изменения на уровне организма, что позволяет рассматривать ее как поливариантность онтогенеза. Но даже на этом уровне элементы популяционной системы отличаются по многим параметрам: внешней и внутренней структуре, размерам, феноритмам, функционально, биохимически, по темпам индивидуального развития, меняющимся на протяжении жизни особи. Их проявление зависит от экологической обстановки. Особи не только разных видов, но и одной ценопопуляции осваивают разные фрагменты шкалы каждого экологического фактора (климатического, почвенного и антропогенного). Масштабы их существенно отличаются и у разных популяций и у разных видов, что определяет различия размеров их ареалов. Для понимания механизмов функционирования каждой ценопопуляции любого вида, необходим комплексный анализ с позиций разных разделов биологии, экологии, других наук и системного подхода.

До сих пор остается нерешенным вопрос о числе популяций и ценопопуляций для большинства видов. Разработка этой проблемы предполагает тесное сотрудничество флористов, популяционных биологов, экологов, фитоценологов. Необходима углубленная работа с экологическими шкалами, специальный анализ диапазонов экологических факторов для изучаемых видов в различных сообществах [167]. При этом следует также учитывать поливариантность путей и способов репродукции и возобновления, репродуктивных стратегий,

циклов воспроизведения, проводить эмбриологические и анатомические исследования.

Еще сложнее анализировать поливариантность развития сообществ и сложных экосистем. Современная наука описывает в большей степени статические состояния биосистем разного ранга. Реальная картина связей динамична и значительно сложнее создаваемых моделей. До сих пор отсутствует классификация поливариантности развития экосистем. Она должна синтезировать представления о поливариантности развития различных компонентов и систем разного уровня. Начала таким исследованиям положены в рамках популяционной парадигмы в биоценологии [125–130]. Для моделирования динамики биоценозов недостаточно информации о таксономическом составе. Не менее важно учитывать разнообразие жизненных форм, эколого-ценотических и экологических групп, особенности популяционной биологии ключевых видов.

Разработанная концепция дискретного описания онтогенеза растений даёт возможность описывать реальные связи организмов на разных этапах их развития.

Популяционная парадигма в биоценологии, разработанная на базе популяционно-онтогенетического подхода, позволила выявлять реальные связи между компонентами фитоценоза. Следующим шагом на пути к детализации наших знаний о биоценозе может стать анализ динамики формирования консортивных связей в процессе онтогенеза доминанта консорции. В рамках этой системы сопряжены многочисленные онтогенезы и биологические времена разного уровня и масштаба. В этом отношении особенно интересны древесные растения, на основе организма которых образуется сложная экосистема, включающая разные виды лишайников, мохообразных, грибов, водорослей. В ходе онтогенеза дерева происходит дифференциация различных микроиш, которые являются основой для формирования синузий консортов. Традиционные представления о том, что дерево является лишь «субстратом» для эпифитных мохообразных и лишайников, свидетельствуют об очень примитивном понимании структуры и организации компонентов биоценоза. Реальные связи значительно сложнее и разнообразнее. Работы по изучению динамики формирования консорции приведут нас к более глубокому пониманию взаимосвязей на разных структурных уровнях. Многие из них сопряжены с онтоморфогенезом древесного растения, которое играет важную ценозообразующую роль. Структурные особенности древесных растений разных онтогенетических состояний обуславливают определенное пространственное и временное распределение разных групп консортов.

Нами проведен анализ динамики формирования консорции лишайников и мохообразных в процессе онтогенеза сосны

обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) [51; 52]. В составе зрелой консорции выявлено 67 видов лишайников, 14 видов мхов и 7 видов печеночников (рис. 2).

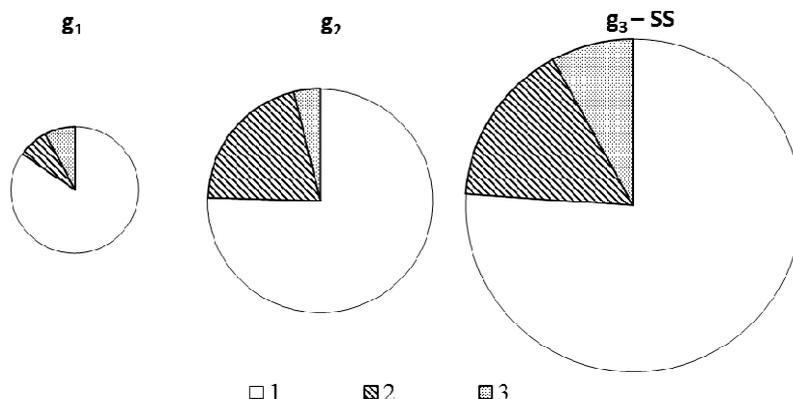


Рис. 2. Динамика формирования консорции на разных этапах онтогенеза *Pinus sylvestris* :
1 – лишайники; 2 – мхи; 3 – печеночники

Среди более значимых для дифференциации консорции особенностей доминанта следует отметить формирование корки, дифференциацию ствола и кроны, появление отмирающей древесины. Корка, в отличие от перидермы, характеризуется меньшей скоростью отделения сбрасываемых элементов, их большей влагоемкостью, неоднородностью поверхности. Наличие ниш в трещинах между чешуйками корки в прикорневой части способствует их постепенному заполнению гумусовыми и торфянистыми субстратами. Уровневая дифференциация ствола обеспечивается разным типом покровных тканей, разным режимом влагообеспеченности.

По характеристикам образующихся микрониш существенно отличается комлевая часть ствола. В ее основании может формироваться приствольное возвышение. Оно способствует появлению в комлевой части видов, растущих на лесной подстилке. Высотная дифференциация в области кроны обеспечивается процессами отмирания нижних ветвей, а впоследствии и появлением отмирающих ветвей в других частях кроны. Мертвая корка и древесина, лишенная корки, представляют специфические микрониши для консортов. На последних этапах онтогенеза объем лишенной корки отмирающей древесины сильно возрастает, что приводит к увеличению в составе консорции доли преимущественно эпиксильных лишайников. Таким образом, происходящие в онтогенезе *P. sylvestris* анатомо-морфологические изменения усиливают дифференциацию вертикальной

структуры дерева, которая способствует увеличению разнообразия микробиоты. Эти микробиоты разные консорты заселяют в соответствии с особенностями их биологии и экологии. Выявлена существенная трансформация спектров эколого-субстратных групп каждого компонента консорции на разных этапах ее формирования [51; 52]. Посредством приствольного возвышения обеспечивается связь с почвенным покровом и появление эпигейных мхов и лишайников. Характерное для сосны постоянное образование отмершей древесины обуславливает постепенное увеличение роли эпиксильных лишайников.

Дальнейшие исследования динамики формирования консортивных связей позволят уточнить методику подобного анализа. Они будут способствовать разработке схемы периодизации процесса развития консорции, выявлению диагностических особенностей первичной, формирующейся, зрелой, угасающей консорции, а также более детальной характеристике спектра проявляющихся взаимосвязей. Таким образом, сопряженный анализ онтогенезов особей разных видов деревьев и консортов, позволит смоделировать динамическую картину преобразования отдельных локальных компонентов ценоценоза биоразнообразия. Специального анализа требуют грибы и водоросли.

Одним из мало разработанных вопросов является также проблема межпопуляционных и внутривидовых взаимоотношений. Она связана с концепцией фитогенных полей, предложенной А.А. Урановым [140]. Их изучение в ценопопуляциях растений разных жизненных форм и онтогенетических состояний позволит установить не только их размеры, но и выявить пространственную структуру ценопопуляций, характер взаимосвязей между ними и особенности организации фитоценозов [45]. Требуется дальнейшая разработка методик и проведение подобных исследований в разных сообществах и биомах. Одновременно следует использовать методику А.А.Уранова, позволяющую анализировать сопряжённость ценопопуляций разных видов. Подобные исследования позволят детализировать описание сукцессионных рядов в различных географических условиях.

Дальнейшее развитие популяционно-онтогенетического направления во многом будет зависеть от осознания необходимости реализации комплексных междисциплинарных исследований. Необходимо взаимодействие научных коллективов, широкое привлечение к исследованиям молодых ученых и начинающих исследователей. Очень важна поддержка таких проектов грантами и федеральными программами. Актуально также регулярное проведение школ, совещаний, конференций. В них должны участвовать специалисты в области охраны и рационального природопользования, флористы, геоботаники. Все это будет способствовать более активному

использованию популяционно-онтогенетического подхода при решении практических и фундаментальных задач.

Заключение

Таким образом, популяционно-онтогенетический подход объединяет представления об организации и развитии базовых для биологии и экологии объектов – организма и популяции. Он сам уже является результатом междисциплинарного синтеза, который способствует интеграции эволюционной и организационной биологии. Такая интеграция обеспечивает диалектический анализ и реальное соединение принципов организации, развития и эволюции в изучении биологических объектов разного уровня структурной иерархии. Все это определяет особую методологическую роль подхода в синтезе биологических и экологических знаний. Учитывая актуальность междисциплинарных исследований в современной науке, необходим его дальнейший философский и методологический анализ.

Сделанный обзор основных разделов биологии и экологии, в которых используются представления об онтогенезе и популяциях подтверждает значительную роль популяционно-онтогенетического подхода в формировании биологии развития, эволюционной биологии, генетики, разных разделов экологии. Его использование позволяет реализовать системный подход в разных междисциплинарных исследованиях.

Популяционно-онтогенетический подход является также важным средством повышения эффективности решения прикладных задач в области изучения и сохранения биоразнообразия. Только на основе популяционных исследований возможен поиск механизмов регулирования численности популяций редких и инвазионных видов.

Развитие самого подхода предполагает расширение спектра объектов, представляющих разные царства живых существ и варианты циклов воспроизведения, дальнейшее комплексное изучение полвариантности онтогенеза. Целесообразны специальные исследования, связанные с анализом динамики формирования консорции на разных этапах онтогенеза ее детерминанта.

Актуально проведение школ, совещаний, конференций с более широким участием специалистов в области охраны и рационального природопользования, флористов, геоботаников, которые будут способствовать более активному применению популяционно-онтогенетического подхода при решении практических задач. Необходима также реализация комплексных исследовательских программ с привлечением специалистов разного профиля.

Список литературы

1. *Абрамсон Н.И.* Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестн. ВОГ и С. 2007. Т. 11, № 2. С. 307–331.
2. *Анисимов А.П.* Концепции современного естествознания. Биология. Владивосток: Тидот, 2000. 103 с.
3. *Анисимов В.Н.* Эволюция концепций в геронтологии. М.: Эскулап, 1999. 130 с.
4. *Архипова А.С.* Новые методологические идеи современной философии биологии [Электрон. ресурс]. 2009. Режим доступа: [http://vmg.pp.ua/books_\(ihtik\).htm](http://vmg.pp.ua/books_(ihtik).htm). (дата обращения 15.11.2013 г.)
5. *Батыгин Н.Ф.* Системы надежности в онтогенезе высших растений // Системы надежности клетки. Киев: Наук. дум., 1977. С. 136–144.
6. *Батыгина Т.Б.* Генетическая гетерогенность семян // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 397–405.
7. *Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю.* Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38, №3. С. 166–191.
8. *Беклемишев В.Н.* К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне симметричных животных // Успехи соврем. биологии. 1950. Т. 29, вып. 1. С. 91–120.
9. *Беклемишев В.Н.* Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. № 2. С. 22–38.
10. Биофилософия. М.: ИФРАН, 1997. 264 с.
11. *Бородулин В.Б.* Биохимические основы единой теории старения. Ч. I. Основные положения // Успехи геронтол. 2008. Т. 21. С. 535–545.
12. *Бушев С.А.* Биосемиотика как парадигма формирования теоретической биологии : дис. ... канд. философ. наук (09.00.08). М., 2009. 241 с.
13. *Ведерникова О.П., Жукова Л.А.* Современные концепции популяционной экологии // Регионология. 2005. № 5. С. 200–210.
14. *Ведерникова О.П., Козырева С.В.* Популяционно-онтогенетические подходы к мониторингу и охране лекарственных растений // Регионология. 2005. № 5. С. 217–224.
15. *Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
16. *Винограй Э.Г.* Основы общей теории систем: науч. моногр. / Науч. ред. В.А. Дмитриенко. РАН, Сиб. отд. Кемерово: Кемеров. технол. ин-т пищев. пром., 1993. 339 с.
17. *Винограй Э.Г.* Диалектический принцип системности как концептуальное ядро развития системно-диалектического подхода // Социогуманитарный вестник. 2011. № 1. С. 135–139.

18. *Винограй Э.Г.* Достижения и издержки синергетики в зеркале системно-диалектического подхода // Социогуманитарный вестник. 2011. № 1. С. 118-128.
19. *Винограй Э.Г.* Методологический аппарат системного исследования // Социогуманитарный вестник. 2013. № 1. С. 144-159.
20. *Воробьева Э.И.* Evo-Devo и концепция эволюции онтогенеза у И.И. Шмальгаузена // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 2. С. 141-148.
21. *Воробьева Э.И.* Современная эволюционная биология развития: механический и молекулярно-генетический или фенотипический подходы? // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 332-339.
22. *Воскресенская О.Л.* Экологические аспекты функциональной поливариантности онтогенеза растений : автореф. дис. ... д-ра. биол. наук (03.00.16, 03.00.12). Казань, 2009. 50 с.
23. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О.В. Смирнова: в 2 кн. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.
24. *Гатицук Л.Е.* Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 29-41.
25. *Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Снегирева М.С., Варичев А.Н., Розенберг Г.С.* Фрактальные аспекты популяционной экологии // Вестн. Удмурт. ун-та. 2009. № 6-1. С. 15-22.
26. *Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Иудин Д.И., Якимов В.Н., Солнцев Л.А.* Фрактальные аспекты структурной устойчивости биотических сообществ // Биосфера. 2013. Т. 5, № 2. С. 143-159.
27. *Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И.* Методологические аспекты пангеометризма в популяционной биологии // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1. С. 39-56.
28. *Гилберт С.Ф.* Экологическая биология развития - биология развития в реальном мире // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 6. С. 425-438.
29. *Гилберт С.Ф., Опиз Д.М., Рэф Р.А.* Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 5. С. 325-343.
30. Глобальная стратегия сохранения растений // Конференция сторон конвенции о биологическом разнообразии, XI совещ. (Хайдарабад, Индия, 8-19 окт. 2012 г.): [электрон. ресурс]. 2012. Режим доступа: <http://www.cbd.int/doc/decisions/cop-11/cop-11-dec-26-ru.doc>. (дата обращения: 5.12.2013 г.).
31. *Горинский А.С.* Понятие виртуального бытия: поливариантность эволюции : автореферат дис. ... канд. философ. наук : 09.00.01 / Ур. гос. ун-т им. А.М. Горького. Екатеринбург, 2004. 25 с.
32. *Дьяков Ю.Т.* Популяционная биология и эволюция грибов // Бюл.

33. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: КМК, 2003. 542 с.
34. Жмылев П.Ю. Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67, № 2. С. 107–119.
35. Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: НАН Украины, 2005. 304 с.
36. Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяции дернистого луговика (*Deschampsia caespitosa* Р.В.) под влиянием выпаса // Биол. науки. 1967, № 8. С. 66–72.
37. Жукова Л.А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 3. С. 361–374.
38. Жукова Л.А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. Ленина, 1986. С. 104–114.
39. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 225 с.
40. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
41. Жукова Л.А. История развития популяционно-онтогенетического направления в России и его перспективы // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 7–32.
42. Жукова Л.А. Оценка биоразнообразия в свете концепций популяционной экологии // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сборник материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. С. 8–9.
43. Жукова Л.А. Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы // Современные подходы к описанию структуры растения. Разд. 6.3. Киров: Лобань, 2008. С. 240–260.
44. Жукова Л.А. Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Разд. 1.2.6. Киров: Радуга-ПРЕСС, 2012. С. 91–105.
45. Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (6). С. 1462–1465.
46. Жукова Л.А. Проблема сохранения биоразнообразия и роль популяционно-онтогенетического направления // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 нояб. 2012 г.). Тверь: ТвГУ, 2012. С. 31–35.
47. Жукова Л.А., Ведерникова О.П. История и современные концепции популяционной экологии // Современное состояние и пути развития

- популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяционного семинара (г. Ижевск, 17–22 ноября 2008г.). Ижевск: КнигоГрад, 2008. С. 33–35.
48. 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.
49. 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.
50. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450–461.
51. Жукова Л.А., Нотов А.А. Популяционно-онтогенетические исследования и проблема сохранения биоразнообразия // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Междунар. науч. конф. (г. Йошкар-Ола, 9–13 дек. 2013 г.). Йошкар-Ола, 2013. Ч. 1. С. 14–21.
52. Жукова Л.А., Нотов А.А., Турмухаметова Н.В., Тетерин И.С. 1. Онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Онтогенетический атлас растений. Т. VII / Мар. гос. ун-т; отв. и науч. ред. проф. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 2013. С. 26–65.
53. Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 31. С.
54. Заренков Н.А. Семиотическая теория биологической жизни. М.: КомКнига, 2007. 224 с.
55. Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 81–92.
56. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: Наука, 1990. С. 51–59.
57. Захаров В.М. Экологическая и популяционная биология развития: туда и обратно (комментарии к статье С.Ф. Гилберта) // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 6. С. 439–440.
58. Зелеев Р.М. Соразмерность как характеристика развития биосистем. вариант биологической аксиоматики // Ученые записки Казанского университета. Сер.: Естественные науки. 2011. Т. 153, № 2. С. 7–21.
59. Зелеев Р.М. Вариант биологической аксиоматики и его возможности в описании биоразнообразия // Ученые записки Казанского университета. Сер.: Естественные науки. 2012. Т. 154, № 2. С. 8–25.
60. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций

- растений. Казань: Изд.-во Казан. ун-та, 1989. 147 с.
61. Злобин Ю.А. Популяция – единица реальной жизни растений // Природа. 1992. № 8. С. 47–59.
 62. Злобин Ю.А. Континуум категорий биологического разнообразия // Доповіді Нац. АН України, 1996. № 6. С. 152–154.
 63. Злобин Ю.А. Популяционное и ценогическое регулирование репродукции // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 428–432.
 64. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Универ. книга, 2009. 263, [2] с.
 65. Злобин Ю.А. Редкие виды растений: флористический, фитоценогический и популяционный подход // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 422–435.
 66. Злобин Ю.А. Структура знаний в популяционной ботанике // Поляційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту: Збірник наукових праць. Суми: Сум. нац. аграр. ун-т, 2012. С. 13–43.
 67. Злобин Ю.А. Биоразнообразие: количественный и качественный подход // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы V Междунар. науч. конф. (г. Йошкар-Ола, 9–13 дек. 2013 г.). Йошкар-Ола, 2013. Ч. 1. С. 257–262.
 68. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. кн., 2013. 439 с.
 69. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Мельник Т.И. Концепция континуума и градиентный анализ на уровне особей и популяций растений // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 6. С. 684–694.
 70. Кирова Ю.И., Бородулин В.Б. Биохимические основы единой теории старения. Ч. II. Аэробный статус клетки, устойчивость к гипоксии и пролиферация // Успехи геронтол. 2009. Т. 22. С. 74–83.
 71. Комаров А.С. Дискретные модели динамики биоразнообразия растительных сообществ при случайных уничтожающих воздействиях // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. Разд. 4.2.1. С. 171–175.
 72. Комаров А.С., Паленова М.М. Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып.5. С. 34–41.
 73. Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Экология в законе. Теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. 248 с.
 74. Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. *Poaceae*) России и сопредельных стран: Морфология, систематика и эволюционные отношения. М.: Прометей, 2010. 516 с.

75. *Мазуренко М.Т.* Периодизация онтогенеза: онтобиоморфы и бионты // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 нояб. 2012 г.). Тверь: ТвГУ, 2012. С. 45–48.
76. *Макрушин А.В.* Гипотеза о возникновении механизма старения // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23, № 3. С. 346–348.
77. *Макрушин А.В.* Роль биоценоза в формировании механизма старения // Успехи геронтологии. 2011. Т. 24, № 3. С. 363–365.
78. *Малиновский А.А.* Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации // Развитие концепции структурных уровней. М.: Наука, 1972. С. 271–277.
79. *Мамкаев Ю.В.* Филогенетическое значение онтогенезов (рекапитуляции и формообразование) // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 2. С. 134–142.
80. *Мартынов А.В.* Онтогенез, систематика, филогенетика: пространство будущего синтеза и новая модель эволюции Bilateria // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 5. С. 469–478.
81. *Марфенин Н.Н.* Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 239 с.
82. *Марфенин Н.Н.* Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 1. С. 26–39.
83. *Мейен С.В.* Прогноз в биологии и уровни системности живого // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С. 103–120.
84. *Мейен С.В.* Типологические аспекты интеграции физического, биологического и социогуманитарного знания // Пути интеграции биологического и социогуманитарного знания. М.: Наука, 1984. С. 88–99.
85. *Мейен С.В.* Нетривиальная биология (заметки о ...) // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 4–14.
86. *Мейен С.В.* Заметки о теоретической биологии // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС, 2007. С. 294–318.
87. *Мейен С.В., Налимов В.В.* Вероятностный мир и вероятностный язык // Химия и жизнь. 1979. № 6. С. 22–27.
88. Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, коэволюция) / Ред. О.Е. Баксанский М., 2001. 264 с.
89. *Мирзоян Э.Н.* Эволюция, эмбриология и генетика: Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза / отв. ред. Б.С. Матвеев. 2-е изд., доп. М.: ЛИБРОКОМ, 2013. 312 с.
90. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.

91. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
92. Налимов В.В. В поисках иных смыслов. М.: Прогресс, 1993. 280 с.
93. Налимов В.В., Мейен С.В. Вероятностный мир – выход в другую культуру? (Возможно ли второе Средиземноморье в европейской культуре?) // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. М.: ГЕОС, 2007. С. 87–100.
94. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия России (принята на Национальном Форуме по сохранению биоразнообразия 5 июня 2001 г.): [электрон. ресурс]. 2001. Режим доступа: <http://www.impb.ru/pdf/strategy.pdf>. (дата обращения: 5.11.2013 г.).
95. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. №1. С. 60–79.
96. Нотов А.А. Модульные организмы как объекты исследования в систематике и морфологии // Карл Линней в России. СПб.: КМК, Санкт-Петербург. центр исторических идей, 2007. С. 187–189. (Философский век: Альманах; Вып. 33).
97. Нотов А.А. Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, №25 (85). С. 162–176.
98. Нотов А.А. Репродуктивные системы модульных организмов: пути и способы повышения надежности // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2010. Вып. 19, №27. С. 83–128.
99. Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. Черные и Красные книги: общие вопросы и проблемы // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 16, №37. С. 127–143.
100. Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных книг // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
101. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
102. Озернюк Н.Д. Соотношение онтогенетических и эволюционных процессов в свете достижений современной генетики: роль дубликации генов // Изв. Рос. акад. наук. Сер. биол. 2010. № 2. С. 134–140.
103. Пазина Л.О. Проблема вариабельности форм рациональности в современной теории познания // Гуманитарные и социально-экономические науки. 2008. № 3. С. 2–6.
104. Перестенко Л.П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 7. С. 750–764.
105. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. 326 с.

106. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. М.;Л., 1950. С. 77–204.
107. *Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.
108. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
109. *Раутиан А.С., Жерихин В.В.* Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58, № 4. С. 20–47.
110. *Розенберг Г.С.* К философии теоретической экологии (общая интерпретация основного содержания теории) // Известия Самарского науч. центра РАН. 2010. Т. 12, № 1–9. С. 2317–2323.
111. *Розенберг Г.С.* Экология и системология: синтез теории // Биосфера. 2012. Т. 4, № 1. С. 1–7.
112. *Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии: Учеб. пособие. Самара: Самар. науч. центр РАН, 2000. 396 с.
113. *Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н.* Теоретическая и прикладная экология: учебное пособие. 2-е изд. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2005. 292 с. (Учебная книга; Вып. 9).
114. *Романовский М.Г.* Особенности методологии биологических исследований // Вестн. Моск. гос. ун-та леса - Лесной вестник. 2010. № 3. С. 24–25.
115. *Савиных Н.П.* Поливариантность развития как следствие модульной организации // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2006. Разд. 1.3. С.43–51.
116. *Савиных Н.П.* Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 15–34.
117. *Савиных Н.П.* Применение концепции модульной организации к описанию структуры растений // Современные подходы к описанию структуры растения. Разд. 1.4. Киров: Лобань, 2008. С. 47–69.
118. *Савиных Н.П.* Архитектура трав // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Разд. 4.1.1. Киров: Радуга-ПРЕСС, 2012. С. 342–355.
119. *Савиных Н.П., Дегтерева О.П., Журавлёва И.А., Чупракова Е.И., Шабалкина С.В.* Структурная поливариантность растений с позиции модульной организации // Modern Phytomorphology. 2012. Vol. 1. P. 37–41.
120. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк.,

1962. 379 с.

121. *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.
122. *Серебрякова Т.И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–179.
123. *Сетров М.И.* Основы функциональной теории организации. Философский очерк. Л.: Наука, 1972. 164 с.
124. *Сетров М.И.* Информационные процессы в биологических системах: Методологический очерк. Л.: Наука, 1975. 155 с.
125. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
126. *Смирнова О.В.* Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118, № 2. С. 148.
127. *Смирнова О.В.* Методология исследования экосистем с популяционных позиций // Известия Пензен. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 15–21.
128. *Смирнова О.В., Возняк Р.Р., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н. и др.* Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 68–79.
129. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* Популяционная концепция в биоценологии // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54. № 4. С. 438.
130. *Смирнова О.В., Торопова Н.А., Луговая Д.Л., Алейников А.А.* Популяционная парадигма в экологии и экосистемные процессы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 4. С. 41–47.
131. *Сохранение и восстановление биоразнообразия* / В.Е. Флинт, О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова и др. М.: Изд.-во Науч. и учеб.-метод. центра, 2002. 286 с.
132. *Суетина Ю.Г.* Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в различных экологических условиях // Экология. 2001. № 3. С. 203–208.
133. *Суетина Ю.Г.* Эффективность популяционно-онтогенетического подхода в лихенологии при тестировании атмосферных загрязнений // Регионология. 2005. № 5. С. 210–217.
134. *Тарасова Е.И.* Онтогенез и филогенез в концепциях жизни: философско-методологический анализ: автореф. дис. ... канд. биол. наук (09.00.08) / Сиб. аэрокосм. акад. им. М.Ф. Решетнева. Красноярск., 2012. 26 с.
135. *Тетерюк Л.В., Дымова О.В., Головки Т.К.* Морфофизиологические

- и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала // Экология. 2001. № 3. С. 209–215.
136. Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. 144 с.
137. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., Наука, 1973. 277 с.
138. Уоддингтон К.Х., На пути к теоретической биологии. Прологомены. Пер. с англ. Т.1. 1970. 184 с.
139. Уранов А.А. Типы популяционных стратегий или поведения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 3. С. 39–47.
140. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Нука, 1965. Т. 1. С. 251–254.
141. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяции // Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–20.
142. Уранов А.А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 183–208.
143. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
144. Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых популяций // Ценопопуляции растений, развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. С. 8–20.
145. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
146. Усманов И.Ю. Подходы и перспективы физиологического анализа в демографии растений // Биол. науки. 1991. № 8. С. 92–102.
147. Хохряков А.П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 1. С. 59–69.
148. Хохряков А.П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 3. С. 357–372.
149. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
150. Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения / А.А. Уранов, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова и др. М.: Наука, 1977. 183 с.
151. Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.
152. Чайковский Ю.В. О природе случайности: Монография. М.: Центр системных исследований; ин-т истории естествознания и техники РАН, 2001. 272 с. (Ценогические исследования; Вып. 18).

153. *Чайковский Ю.В.* Картины мира и познавательные модели // Экология и жизнь. 2006. № 4. С. 9–15.
154. *Чайковский Ю.В.* Диатропика, эволюция и систематика: К юбилею Мейена. М.: КМК, 2010. 407 с.
155. *Чураев Р.Н.* Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. 2006. Т. 42, № 9. С. 1276–1296.
156. *Шафранова Л.М.* Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 72–89.
157. *Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 3. С. 179–198.
158. *Шмальгаузен И.И.* Проблемы смерти и бессмертия. М.; Л.: гос. изд.-во, 1926. 92 с. (Природа и культура; Кн. 19).
159. *Шмальгаузен И.И.* Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 2. С. 104–134.
160. *Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 225 с. (Кибернетика в монографиях ; Кн. 4).
161. *Шнырева А.В.* Популяционная биология грибов с гаплоидным и гапло-дикариотическим жизненными циклами : автореф. дис. ... д-ра биол. наук (03.00.24) / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 2005. 48 с.
162. *Шорина Н.И.* Популяционная биология гаметофитов разноспоровых Polypodiophyta // Экология. 2001. №3. С. 182–187.
163. *Шорина Н.И.* Строение ценопопуляций равноспоровых папоротников в связи с динамикой растительных сообществ // Биол. науки. 1991. № 8. С. 78–91.
164. *Шрейдер Ю.А.* Взаимодействие наук и синтез знания // Природа. 1979. № 10. С. 64–69.
165. *Шрейдер Ю.А.* Многоуровневость и системность реальности, изучаемой наукой // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 69–82.
166. *Щедровицкий Г.П.* Синтез знаний: проблемы и методы // На пути к теории научного познания. М.: Наука, 1984. С. 67–109.
167. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова и др.; под общ. ред. проф. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. 368 с.
168. *Югай Г.А.* Общая теория жизни (диалектика формирования). М.: Мысль, 1985. 256 с.
169. *Юрцев Б.А.* Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Ботан. журн.– 1987.– Т. 72, № 5.– С. 581–588.
170. *Юрцев Б.А.* Основные направления современной науки о

- растительном покрове // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1380–1395.
171. *Якимов В.Н.* Фрактальность видовой и пространственной структуры биологических сообществ: разработка концепции и верификация: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2007. 19 с.
172. *Яницкая Т., Смирнова О., Лащинский Н., Бакун Е.* Выявление редких лесных экосистем: Рекомендации по выявлению редких лесных экосистем, являющихся лесами высокой природоохранной ценности (ЛВПЦ) // Устойчивое лесопользование. 2007. № 2. С. 23.
173. *Cancino J.M.* Demography of animal modular colonies : Ph. D. Diss. Univ. College of North Wales. Bangor, 1983.
174. *Dyakov Yu.T., Gorlenko M.V.* Population biology of phytopathogenic fungi // Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol. 1989. Vol. 4. P. 1–35.
175. Forest succession: Concept and application. N.Y; Berlin; Heidelberg: Springer, 1981. 517 p.
176. *Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontsova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A.* Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. Vol. 68, № 4. P. 675–696.
177. *Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin: Heidelberg; New York: Springer, 1978. 442 p.
178. *Harper J.L.* Population biology of plants. London, 1977.
179. *Harper J.L., Bell A.D.* The population dynamics of growth form in organisms with modular construction // Population Dynamics, 20-th symp. Brit. Ecol. Soc. 1979. P. 29–52.
180. *Komarov A.S., Palenova M.M., Smirnova O.V.* The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations // Ecological Modelling. 2003. Vol. 170. P. 427–439.
181. *Notov A.A.* Modular organization – a model for biological research // Wulfenia. 2011. Vol. 18. P. 113–131.
182. *Notov A.A.* Diversity of life cycles of modular organisms and reproductive biology // International Journal of Plant Reproductive Biology. 2013. Vol. 5, № 1. P. 15–20.
183. *Notov A.A., Vinogradova Yu.K., Majorov S.R.* On the problem of development and management of regional black books // Rus. J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2, № 1. P. 35–45.
184. Population structure of vegetation / ed. J. White. Dordrecht; Boston; Lancaster, 1985. XIV, 669 p. (Ser.: Handbook of Vegetation Science; Pt. 3).
185. *Sattler R.* Biophilosophy: Analytic and holistic perspectives. Berlin; Heidelberg; New York; Tokio: Springer, 1986. XVI, 284 p.
186. *Thiel M.* Population and reproductive biology of two sibling amphipod species from Ascidiaceans and Sponges // Marine Biology. 2000.

187. Tomlinson P.B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and Principles of Plant Construction: Proc. symp. held at the Int. Bot. Congr., Sydney, Australia, Aug. 1981 / Ed. R. Sattler. The Hague etc.: M. Nijhoff, W. Junk Publ., 1982. P. 162–183. (Acta Biotheor.; Vol. 31A).
188. Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J. Ecology. 1947. Vol. 35. P. 1–22.
189. White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. 10. P. 109–145.
190. Whittaker R.H. 1953 A consideration of climax theory: The climax as a population and patterns // Ecol. Monogr. 1953. Vol. 23. P. 41–78.
191. Whittaker R.H., Levin S.A. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theor. Pop. Pop. Biol. 1977. Vol. 12, № 2. P. 117–139.

ON THE ROLE OF POPULATION-ONTOGENETIC APPROACH IN THE DEVELOPMENT OF MODERN BIOLOGY AND ECOLOGY

A.A. Notov¹, L.A. Zhukova²

¹Tver State University

²Mari State University

The role population онтогенетического approach in formation of theoretical and applied biology and ecology is estimated. Philosophical and methodological justification of an integrating role of approach is given. The directions and the biology and ecology sections connected with ideas of ontogenesis and populations are revealed. Possible areas of interdisciplinary synthesis of knowledge are defined. General concepts about opportunities of application population онтогенетического approach. Need of its use is proved at the solution of practical problems of preservation of a biodiversity. Prospects of development of approach are estimated.

Keywords: *population-ontogenetic approach, ontogenesis, population biology, ecology, methodological analysis, the concept of interdisciplinary synthesis of knowledge, the conservation of biodiversity.*

Об авторах:

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

ЖУКОВА Людмила Алексеевна—заслуженный деятель науки РФ, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии, ГОУ ВПО «Марийский государственный университет», 424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, д. 1, e-mail: pinus9@mail.ru