

УДК 581.5

О НЕКОТОРЫХ ПОДХОДАХ К ПРОГНОЗИРОВАНИЮ ПЕРСПЕКТИВ РАЗВИТИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Л.А. Жукова¹, Т.А. Полянская²

¹Марийский государственный университет

²Национальный парк «Марий Чодра»

Предложен подход, позволяющий классифицировать ценопопуляции (ЦП) растений по индексу замещения. Такой подход позволяет прогнозировать перспективы развития ценопопуляций и определять их возможное будущее. Уточнены типы инвазионных и регрессионных ЦП.

Ключевые слова: ценопопуляция, большие и малые популяционные волны, онтогенетические состояния, классификация ЦП, индекс замещения, временно угасающие, неустойчивые, перспективные ЦП, бореальные, редкие, инвазионные виды.

Введение. В настоящее время развитие популяционно онтогенетического подхода позволяет достаточно полно характеризовать структуру ЦП, оценивать их жизнеспособность, прогнозировать основные тенденции их развития, давать рекомендации по контролю их численности в составе разных экосистем.. Однако этот подход используется недостаточно, хотя эффективное решение многих проблем, связанных с описанием флор, сохранением биоразнообразия, рациональным природопользованием и мониторингом инвазионных видов невозможно без представлений о структуре ЦП, их динамики, без изучения путей онтогенеза у представителей разных жизненных форм и разных таксонов. Разумеется, популяционных работ стало значительно больше, продолжается выпуск периодического издания «Онтогенетический Атлас растений» (выходит 7 – ой том), где опубликованы описания 41.вид. Всего к настоящему времени изучено около 2000 видов. Но, это составляет около 1%цветковых растений и малую толику высших споровых. Описания популяций чаще всего ограничивается однократными наблюдениями, при которых учитывается только плотность ЦП, иногда анализируется популяционно–онтогенетический состав, к тому же без подразделения по группам особей генеративного периода. Не часто, а порой и неправильно используются классификации ЦП и предложенные разнообразные индексы, оценивающие разные стороны популяционной жизни. Поиск новых подходов к классификации ЦП растений дают возможность наиболее полно оценить состояние популяций и прогнозировать их дальнейшее развитие.

Целью нашей работы было предложить классификацию ЦП, основанную на индексе замещения.

Материал и методика. В работе использованы методы популяционных исследований, приведенные в ряде популяционных работ: [1–3; 8–11; 13; 17; 22; 27–31].

На ценотическом уровне для общей характеристики растительных сообществ во всех районах работы выбирались фитоценозы, в которые входили ЦП изучаемых видов, проводились стандартные геоботанические описания.

Популяционный и организменный уровни. В большинстве районов работы для изучения структуры ЦП луговых и лесных растений обследования проводились одно-двукратно; для луговика дернистого на дединовских лугах в Московской области регулярно с 1957 по 1983: первые годы – через 1–2 года; с 1970 – через 3–5 лет. В пределах каждого исследуемого ценоза регулярным способом на трансектах или случайным способом закладывались учетные площадки; их число колебалось от 10–25 до 100–250. Размеры площадок, как принято в популяционных исследованиях, определялись размерами фитогенных полей трех наиболее крупных особей изучаемого вида [25]. В ходе работы вычислены общепринятые популяционные характеристики: плотность особей на 1 м², коэффициент возрастности [25], индексы восстановления и замещения [8]. Для вегетативно-подвижных видов были рассчитаны: другие варианты индексов восстановления и замещения [8], т.к. у них вегетативное размножение может начаться с виргинильного состояния.

Для анализа полученных данных рассчитывались ошибки среднего арифметического, непараметрический метод Вилкоксона-Манна Уитни, дисперсионный анализ, применялась программа StatSoft statistica 6.0 [12].

О классификации ЦП

Существуют различные классификации ЦП растений. Впервые Т.А. Работнов предложил отличать три типа ЦП: инвазионный, нормальный, регрессивный [21]. Они соответствуют крупным этапам развития ЦП: возникновению, полному развитию и угасанию. В работе использовались классификации ЦП, разработанные Л.А. Жуковой [8], А.А. Урановым и О.В. Смирновой [26], приводимые в монографиях «Ценопопуляции растений...», [27–29].

I тип – инвазионная ЦП, не способная к самоподдержанию, зависящая от заноса зачатков извне, состоящая из семян и особей прегенеративного периода. Инвазионные ЦП подразделяются на подтипы [22; 27] (табл.1):

Инвазионные популяции

Подтип	Ценопопуляции из нескольких групп	Ценопопуляции с одной группой	Название неполночленных инвазионных ЦП
I ₁	-	se	инвазионно-семенные
I ₂	se, p	p	инвазионно- проростковые
I ₃	se, p, j	j	инвазионно-ювенильные
I ₄	se, p, j, im	im	инвазионно-имматурные
I ₅	se, p, j, im, v	v	инвазионно-виргинильные

Эта классификация может иметь важное значение для оценки перспектив развития ЦП, особенно для редких, исчезающих и инвазионных видов растений.

II тип – нормальная ЦП, не зависящая от заносов зачатков извне, т.е. способная к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, или тем и другим. Нормальные ЦП, включающие все онтогенетические группы, называются полночленными или полносоставными [25]. С учетом тенденций развития были описаны три категории нормальных ЦП: молодые, зрелые, старые нормальные [8], впоследствии дополненные еще одной категорией – стареющие [26]. В основе выделения – максимальная численность g₁, g₂, g₃ или ss групп.

III тип – регрессивные ЦП, потерявшие способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем [26] и, следовательно, зависимые от заноса семян или вегетативных зачатков извне. Классификация регрессивных ЦП разрабатывалась многими авторами [21; 23; 27; 29] (табл. 2).

Таблица 2

Регрессивные популяции

Подтип	Ценопопуляции из нескольких групп	Ценопопуляции с одной группой	Название неполночленных регрессивных ЦП
I ₁	G3 (цветут, но не плодоносят), ss, s, sc	G3 (цветут, но не плодоносят)	регрессивно-генеративные
I ₂	ss, s, sc	ss	регрессивно-субсенильные
I ₃	s, sc	s	регрессивно-сенильные
I ₄	-	sc	регрессивно-отмирающие

Последние встречаются очень редко, но известны при высокой антропогенной нагрузке, например, у луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv.) на пастбищах.

Регрессивные ЦП, имеющие в своём составе SS, SE, SC особи можно считать полночленными регрессивными. Их присутствие означает, что в данном фитоценозе длительное время сохранялись благоприятные условия для завершения большой волны

популяционного потока.

Однонаправленное развитие ЦП от инвазионной до регрессивной предложено А.А.Урановым [24] рассматривать как осуществление *большой волны* развития ЦП *Малая волна* или *волна возобновления* представляет развитие поколения зачатков, возникающих в результате однократной инспермации, от момента их внедрения до полной гибели.

Л.П. Рысин и Т.И. Казанцева [23] ввели IV тип ЦП – инвазионно-регрессивный, который по характеру онтогенетического спектра можно считать наложением молодой волны популяционного потока на старую, завершающую свой путь. Это, как считал А.А.Уранов (1975), и обеспечивает большие популяционные волны.

Л.А. Животовским в 2001 году предложена новая классификация нормальных ЦП [4]. Она основанная на совместном использовании индексов возрастности Δ и эффективности ω , и поэтому названа классификацией «дельта-омега». Эта классификация хорошо соответствует критерию абсолютного максимума в случае одновершинных онтогенетических распределений. Кроме того, классификация «дельта-омега» охватывает случай двух максимумов и предполагает выделения нового типа ЦП. Их отличительная черта – одновременное наличие значительной доли как молодых (моложе g_2), так и старых растений (старше g_3). Такая ЦП была названа ЦП переходного типа, или переходной ЦП, поскольку она может представлять собой переход от молодой ЦП к старой и наоборот. Из ЦП, классифицируемых как «молодые» по критерию абсолютного максимума были выделены «зреющие» популяции, в которых преобладают растения генеративного состояния. Л.А. Животовский к сожалению, вводя этот переходный тип ЦП, не предусмотрел, что он может означать как переход от нормальных к регрессивным, так и переход к молодым или инвазионным ЦП, хотя очевидно, что предлагаемый им расчет эффективности интересен.

Сохраниться в стрессовых экологических ситуациях могут только в высшей степени динамичные и устойчивые экосистемы. Поэтому целесообразно предложить новую классификацию ЦП растений, позволяющую прогнозировать их дальнейшее существование в условиях увеличения антропогенных нагрузок или на особо охраняемых территориях, либо при внедрении ЦП новых видов в незанятые ими фитоценозы. В первую очередь, состояние инвазионных ЦП зависит от их свойств, как и от свойств ЦП других видов растений, слагающих фитоценозы. Возможность их сосуществования в новых условиях будут определять не только экологические условия, но и характер взаимодействия ЦП – хозяев и внедряющихся ЦП. То же самое происходит и в сложившихся фитоценозах. Поэтому другой задачей нашего исследования было использование популяционно-онтогенетического подхода для определения судьбы изучаемых ЦП.

Новая классификация Сохраниться в стрессовых экологических ситуациях могут только в высшей степени динамичные и устойчивые экосистемы. Поэтому целесообразно предложить новую классификацию ЦП растений, позволяющую прогнозировать их дальнейшее существование в условиях увеличения антропогенных нагрузок или на особо охраняемых территориях, либо при внедрении ЦП новых видов в незанятые ими фитоценозы. В первую очередь, состояние инвазионных ЦП зависит от их свойств, как и от свойств ЦП других видов растений, слагающих фитоценозы. Возможность их сосуществования в новых условиях будут определять не только экологические условия, но и характер взаимодействия ЦП – хозяев и внедряющихся ЦП. То же самое происходит и в сложившихся фитоценозах. Поэтому другой задачей нашего исследования было использование популяционно-онтогенетического подхода для определения судьбы изучаемых ЦП.

Результаты и обсуждение. Анализ большого материала предоставил нам возможность разработать новый подход к классификации ЦП, позволяющий выделить угасающие, неустойчивые и перспективные ЦП на основе соотношения подроста и взрослой части ЦП. Критерием их выделения является отношение доли прегенеративной фракции к зрелой части ЦП. Это показывает предложенный нами ранее индекс замещения [8], причём тогда же был предложен 2 ой его вариант, учитывающий способности некоторых видов растений к вегетативному размножению, начиная с виргинильного, а в редких случаях – и с имматурного состояния. Используя этот индекс целесообразно выделить три типа ЦП: временно угасающие ($J_z = 0$), неустойчивые ($J_z < 1$) и перспективные ($J_z > 1$) ЦП.

Определение этих типов ЦП показывает, когда мы имеем дело с ЦП, имеющими разную перспективу дальнейшего развития.

Неполноценная ЦП, в составе которой нет прегенеративной фракции, т.е. $I_z = 0$, (временно угасающие ЦП). ЦП, где подрост слишком мало, чтобы заместить взрослую фракцию, это – неустойчивые ЦП, где $I_z < 1$; Если фракция подроста преобладает над взрослой фракцией, то такие ЦП можно считать относительно перспективными.

Анализ популяционной структуры 288 ЦП бореальных видов по классификации Т.А. Работнова (1950) в разных частях их ареалов [14; 15] показал, что 7,6% ЦП растений бореальной ЭЦГ являются инвазионными, а 92,4% нормальными.

По новой классификации с использованием индекса замещения среди ЦП бореальных видов обнаружено 54,5% неустойчивых; 31,3% – перспективных, и только 6,6% от всех исследованных ЦП составляют временно угасающие ЦП (табл. 3).

Характер распределения ценопопуляций бореальных видов по новой классификации с индексом замещения

№ п/п	ЦП видов	Распределение изученных ЦП бореальных видов по индексу замещения				Всего ЦП
		Инвазионные, I _з отсут.	Перспективные I _з > 1	Неустойчивые I _з < 1	Временно угасающие I _з = 0	
1.	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.		7	17		24
2.	<i>Linnaea borealis</i> L.		1	9		10
3.	<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Aschers. & Graebn.			1		1
	Малолетники					
4.	<i>Melampyrum pratense</i> L.	1	1	3		54
5.	<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.		2	2		4
6.	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clarv.	5	4			9
	Короткорневищные					
7.	<i>Cicerbita alpina</i> (L.) Wailr.			3	3	6
8.	<i>Crepis sibirica</i> L.		1	1		2
9.	<i>Geranium sylvaticum</i> L.		3	4		7
10.	<i>Omalotheca norvegica</i> (Gunn.) Sch. Bip. & F.Schultz	3	5	2	3	13
11.	<i>Oxalis acetosella</i> L.		9	11		20
12.	<i>Solidago virgaurea</i> L.		7	10		17
13.	<i>Viola biflora</i> L.		4			4
14.	<i>V.selkirkii</i> Pursh ex Goldie		4	1	2	7
	Длиннокорневищные					
15.	<i>Galium triflorum</i> Michx.	4	4	6	3	17
16.	<i>Lamium album</i> L.	3	1			4
17.	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt			20		20
18.	<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl.			9		9
19.	<i>Moneses uniflora</i> (L.) A.Gray	3	2	3		8
20.	<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.			5	5	10
21.	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House		4	8		12
22.	<i>Pyrola media</i> Sw.		8	2		10
23.	<i>Pyrola minor</i> L.	3	2	1		6
24.	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.		9	5		14
25.	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC		1	4	2	7
26.	<i>Viloa epipsila</i> Ledeb.			2		2
	Рыхлодерновинные					
27.	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd			8	1	9
	Подземно-столонообразующие многолетники					
28.	<i>Adoxa moschatellina</i> L.			9		9
29.	<i>Circaea alpina</i> L.		1	3		4
30.	<i>Trientalis europaea</i> L.		10	8		18
Всего абс. число ЦП / %		22 / 7,6	90 / 31,3	157 / 54,5	19 / 6,6	288 / 100

В результате исследований ЦП бореальных видов в различных экологических условиях были выявлены временно угасающие ЦП: у

следующих видов: 3 – у цицербиты альпийской (*Cicerbita alpina* (L.) Wailr.), 3 – у сушеницы норвежской (*Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. & F.Schultz), 2 – у фиалки Селькирка (*Viola selkirkii* Pursh ex Goldie), 3 – у подмаренника трехцветкового (*Galium triflorum* Michx.), 5 – у незабудки лесной (*Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.), 1 – у сосюреи альпийской (*Saussurea alpina* (L.) DC) и 1 – у ожики волосистой (*Luzula pilosa* (L.) Willd). Это реально доказывает, что лесные сообщества, подвергаясь в настоящее время интенсивному антропогенному воздействию, не могут обеспечить ряду ЦП входящих в них бореальных видов оптимальных условий обитания. Данное заключение подтверждает и отсутствие регрессивных ЦП, которые должны завершать большую волну популяционных потоков [25].

Следующим объектом исследования была лерхенфельдия извилистая (*Avenella flexuosa* (L.) Drej.). Это голаркто-альпийский вид с очень разорванным ареалом. В России он распространён в арктических районах Европейской части и Сибири, на Дальнем Востоке. Как временный эдификатор или доминант он встречается на вырубках, гарях, в сосновых еловых, пихтовых, лиственничных, дубовых и берёзовых лесах, в сухих типах тундр, на островах Белого моря. Для Московской области – это редкий, исчезающий вид, плотнодерновинный злак – в начале онтогенеза и рыхлодерновинный – в его конце онтогенеза.

Детальное его изучение показало (табл. 4), что три его островные ЦП, и ЦП 30-летних сосновых посадок в Московской области являются неустойчивыми, т.е. индекс замещения меньше 1 (табл.2). В тоже время ЦП пустошного луга и выгоревшего леса в Мурманской обл. перспективные. Временно угасающих ЦП у данного вида не обнаружено.

Таблица 4

Число разных типов ценопопуляций *Avenella flexuosa* в разных местообитаниях

Районы исследований	Временно угасающие	Неустойчивые	Перспективные
Мурманская обл.			
Шестилетняя посадка сосны обыкновенной	0	0	1
Выгоревший сосняк	0	0	1
Пустошный луг острова Ряжков	0	1	0
Пустошный луг острова Власов	0	1	0
Пустошный луг острова Анечкин	0	1	0
Московская обл., 30-летние посадки сосны обыкновенной	0	1	0

Это может быть связано с тем, что экологические условия или межпопуляционные отношения препятствуют в этих ЦП авенеллы извилистой увеличению численности подроста. Банк семян этого вида не изучен, нет точной информации о диапазонах экологических факторов, в пределах которых ЦП этого вида интенсивно возобновляются. Поэтому столь необходимо использование экологических шкал для решения проблем поддержания редких видов.

Для типичного рудерального, лугового и в тоже время ценного лекарственного растения, выращиваемого для медицинских целей – подорожника большого (*Plantago major* L.) соотношение разных типов ЦП иное (табл.5). Из 56 ЦП этого вида, изученных на карельских и подмосковных суходольных лугах, на пойменных лугах реки М. Кокшаги в Республике Марий Эл, обнаружено 9 временно угасающих, 14 неустойчивых и 33 перспективных ЦП, что вполне объяснимо, т.к. семена *P. major* постоянно присутствуют в почвенном банке семян и ежегодно прорастают, что позволяет регулярно пополнять фракцию подроста в ЦП [14]. Для таких видов редко временно угасающие ЦП быстро становятся перспективными.

Таблица 5

Число разных типов ценопопуляций вида *Plantago major* в разных регионах

Районы исследований	Временно угасающие	Неустойчивые	Перспективные
Карелия	4	9	12
Московская обл.	1	5	19
Республика Марий-Эл	4	2	2

Луговик дернистый – плотнодерновинный злак, встречающийся на равнинных и высокогорных лугах Западной и Восточной Европы, Азии, Африки, Сев. Америки, Австралии и некоторых странах Южной Америки (Аргентине, Боливии, Бразилии, Чили). Его ареал захватывает лесную и лесостепную зоны России, немного – зону тундр и горные районы европейской и азиатской частей России, являясь эдификатором пойменных, материковых и горных лугов замещения [8]. Он считается тягостным сорняком при их пастбищном использовании лугов.

Луговик дернистый как модельный вид длительное время изучался нами в пойме р. Оки на Дединовских лугах пастбищного и сенокосного использования. Кроме этого были обследованы сенокосные и пастбищные луга, вырубki, леса, в которых развивались ЦП луговика дернистого в северных районах Европейской части России. Из 62 ЦП, взятых для применения новой классификации, 7 оказалось временно угасающими, 45 ЦП – неустойчивыми, 10 – перспективными (табл. 6).

Таблица 6
Классификация ценопопуляций *Deschampsia caespitosa* на сенокосных лугах, пастбищах, вырубках и в лесах Европейской части России

Местообитания	Районы	Число ценопопуляций	Тип ценопопуляции		
			Временно угасающие	Неустойчивые	Перспективные
Сенокосные луга	Холмогоры, Карелия, Дединово, Прикарпатье	21	1	17	3
Пастбища	Холмогоры, Карелия, Дединово, Прикарпатье	20	4	11	5
Вырубки	Архангельская обл., Вологодская обл., Московская обл., Калужская обл.	16	2	12	2
Леса	Карелия, Вологодская обл., Ярославская обл., Московская обл.	5	0	5	0
Всего:		62	7	45	10

Однако, как и для *P. major*, в банке семян луговых фитоценозов зерновки этого вида обнаруживались регулярно. Проверка их на ежегодное прорастание была положительной. Следовательно, эти ЦП хотя в большинстве случаев имеют небольшую фракцию подроста, но она всё время пополняется. Поэтому ЦП *D. caespitosa* не исчезают с лугов и прекрасно разрастаются на пастбищах, вытесняя хорошо поедаемые растения. Их, как и *P. major*, действительно, можно считать только временно угасающими ЦП.

Направления дальнейших исследований

Приводимые исследователями характеристики чаще всего отражают состояние ЦП редких, исчезающих и инвазионных видов на данный момент времени, когда проводились наблюдения. Чтобы убедиться в справедливости полученных результатов, нужен длительный мониторинг, особенно для временно угасающих ЦП. Только тогда можно сделать окончательные выводы о необходимых мерах для их поддержания. Но чаще это мало реально. Поэтому необходимы следующие направления исследований:

1. Если онтогенез данного вида не изучен, это необходимо сделать в первую очередь, иначе невозможно понять, что представляют собой найденные участки ЦП, а тем более выделить перспективные, не устойчивые и временно угасающие ЦП. Очень важно это делать для представителей разных царств, как модульных, так и унитарных организмов [16].

2. Проводить постоянные наблюдения за банком семян и опытную проверку их прорастания в лабораторных условиях, чтобы убедиться в возможности подсева семян, их прорастании и выживании проростков.

3. В фитоценозах, где обнаружены ЦП изучаемых видов, нужно делать подробные геоботанические описания, чтобы при камеральной обработке с помощью компьютерных программ и экологических шкал выявлять по климатическим и почвенным факторам фрагменты экологических ниш для разных районов их ареалов. И только на тех территориях, где возможно существование ЦП исследуемых видов организовывать ООПТ.

4. Положить за правило оценивать жизненное состояние особей в изучаемых ЦП и жизнеспособность самих ЦП замещения [13, 5], чтобы оценить, насколько реально их исчезновение.

5. Внимательно выявлять консортов разных онтогенетических состояний, т.к. от них во многом зависит жизнеспособность найденных ЦП. и реальные меры борьбы с агрессией инвазионных видов.

Заключение. Применение популяционно-онтогенетического подхода для изучения поведения особей и ценопопуляций в пространстве и времени и определение их популяционных параметров и динамики позволит вскрыть механизмы функционирования биосистем разных иерархических уровней, предложить меры для сохранения и восстановления биоразнообразия популяций, сообществ и экосистем, найти способы разделения истинно угасающих и временно угасающих ЦП и разработать новые классификации ценопопуляций и популяций.

Список литературы

1. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.1. 667 с.
2. Биологическое разнообразие растительного покрова Национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола: МарГУ, 2003. Ч. 1. 136 с
3. Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 206 с.
4. *Животовский Л.А.* Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
5. *Жиляев Г.Г.* Жизнеспособность популяций растений. Львов, 2005. 304 с.
6. *Жукова Л.А.* Динамика популяций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова Думка, 1987. С.9-19.
7. *Жукова Л.А.* Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопросы онтогенеза растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1988. С. 3-23.

8. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
9. Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сборник материалов II Всероссийской научной конференции // отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола МарГУ, 2006. 404 с.
10. Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сборник материалов III Всероссийской научной конференции // отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, МарГУ, 2008. 674 с.
11. Жукова Л.А. Проблема сохранения биоразнообразия и роль популяционно-онтогенетического направления // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: материалы Междунар. науч. конф. Тверь, 2012. С. 31-35.
12. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике, М.: Наука, 1984. 424 с.
13. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
14. Иванова Т.В. Структура почвенных банков семян луговых фитоценозов в поймах средних и малых рек Республики Марий Эл: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2004. 23 с.
15. Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. М.: Изд-во МГПИ им. В.И.Ленина, 1986. 74 с.
16. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн.общ. биологии. Т. 60. №1. 1999. С. 60-80.
17. Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М.: Изд-во МГПИ им. В.И.Ленина, 1987. 78с.
18. Полянская Т.А. Популяционное разнообразие травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов национального парка «Марий Чодра». Йошкар-Ола: Реклайн, 2006. 151 с.
19. Полянская Т.А. Состояние ценопопуляций *Oxalis acetosella* L. в национальном парке «Марий Чодра» // Вестн. Моск. Гос. ин-та леса. Лесной вестн. 2009. Вып.3. С.38-42.
20. Полянская Т.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций бореальных длиннокорневищных растений // Вестн. Удмуртского гос. ун-та. 2011. Вып. 4. С. 55-63.
21. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер.3, Вып.6. С. 77-204.
22. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Опыт популяционного анализа лесных сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып.1. С. 84-94.
23. Рысин Л.П., Казанцева Т.Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 199-209.

24. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций цветковых растений. М., 1967. С. 3-8.
25. Уранов А.А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С.17-29.
26. 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.
27. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
28. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 183 с.
29. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
30. Harper L. Population biology of plants. L.; N.Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.
31. The population structure of vegetation. Handbook of vegetation. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. 666 p.

1. ABOUT SOME APPROACHES TO FORECASTING PROSPECTS OF DEVELOPMENT COENOPOPULATION OF PLANTS

L.A. Zhukova¹, T.A. Poljanskaja²

¹Mari State University

²National Park «Maria Chodra

The approach is offered, allowing to classify coenopopulation, (CENTRAL PROCESSING UNIT) on an index of replacement for definition of their possible(probable) future, names инвазионных the central processing UNIT are specified.

Keywords: *coenopopulation, big and small pulation waves, ontogenetic conditions, classification of the central processing UNIT, an index the replacements which are temporarily dying away, unstable, perspective CENTRAL PROCESSING UNITS, boreal, rare, инвазионные kinds.*

Об авторах:

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

ПОЛЯНСКАЯ Татьяна Аркадьевна—кандидат биологических наук, заместитель директора по науке, ФГБУ «Национальный парк «Марий Чодра», 425090, Республика Марий Эл, Звениговский р-н., п. Красногорский, ул. Мира, д. 3, e-mail: zamnayki@mail.ru.