

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

(ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И СТРУКТУРА)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1976

Авторы: Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, В.Н. Егорова, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова, Л.Б. Заугольнова, Е.И. Курченко, А.Р. Матвеев, Т.Д. Михайлова, Е.А. Просвирнина, О.В. Смирнова, Н.А. Торопова, Л.Д. Фаликов, Н.И. Шорина.

• Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., "Наука", 1976. 217 стр. Авт. О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др.

Монография является итогом десятилетних исследований сотрудников ботанического отдела Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники МГПИ им. В.И. Ленина. Она посвящена разработке основных представлений и анализу возрастной структуры ценопопуляций цветковых растений. В книге рассмотрены основные свойства, некоторые черты строения и динамики ценопопуляций растений различных биоморф: структура особей и изменение ее в ходе онтогенеза; численность, жизнеспособность и биомасса, возрастной спектр ценопопуляции и его особенности. Основные результаты представленных здесь исследований получили одобрение на XII Международном ботаническом конгрессе.

Книга представляет большой интерес для широкого круга биологов – специалистов в области геоботаники, биогеоценологии, морфологии и экологии растений, луговедения и лесоведения.

Табл. 31. Илл. 32. Библ. 324 назв.

Ответственные редакторы:

кандидат биол. наук, профессор А.А. Уранов,

доктор биол. наук, профессор Т.И. Серебрякова

В зависимости от объектов исследования и конкретных задач при выделении уровней жизненности особей больший акцент делают: а) на выявлении потенциальных возможностей развития и прошлой судьбы каждой конкретной особи; б) на выявлении ее ценогической роли.

Изучение жизненности особей в ценопопуляциях существенно при решении вопросов, связанных с регуляцией численности и самоподдержанием ценопопуляций.

3. НЕОДНОРОДНОСТЬ ОСОБЕЙ В ПРЕДЕЛАХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ПО НЕКОТОРЫМ ПРИЗНАКАМ ЭКОБИОМОРФЫ

В первых двух разделах рассматривалось разнообразие особей по возрастному состоянию и жизненности, наблюдаемое в природных ценопопуляциях. Наряду с этим у некоторых видов можно наблюдать группы особей, различающиеся по многим признакам внешней структуры и ритма развития; эти различия не зависят от жизненности и часто сохраняются в ходе онтогенеза. Такие группы были описаны ранее для природных локальных популяций (Харитонов, 1937; Синская, 1948, 1961; Завадский, 1954, 1968; Мамаев, 1965; Махнев, 1965). В основе подобного фенотипического разнообразия лежит как генетический полиморфизм популяций (Завадский, 1968; Шмальгаузен, 1969), так и модификационная изменчивость особей в пределах генотипа. То же в полной мере относится не только к локальной популяции, но и к ценопопуляции. К сожалению, исследование генетической структуры природных ценопопуляций многолетних растений очень затруднено и подчас недоступно геоботаникам вследствие специфической методики и необходимости длительных экспериментальных работ. Основной метод изучения полиморфизма популяции для геоботаника – исследование фенотипических проявлений генетического полиморфизма (Тимофеев-Ресовский и др., 1973) и модификационной изменчивости.

Наличие в пределах ценопопуляции особей, относящихся к разным морфобиологическим группам, представляет одно из существенных свойств ценопопуляции, дает возможность оценить степень динамичности конкретной ценопопуляции и вида в целом, помогает вскрыть пути эволюционных преобразований вида.

На примере исследованных видов сделана попытка показать, насколько разнообразны признаки, на основе которых выявляются морфобиологические группы. Особую ценность представляет совокупное онтогенетическое и морфобиологическое исследование внутривидовых групп, что позволяет отличать онтогенетические признаки от модификационных и проследить проявление последних на протяжении всего онтогенеза особи. Аналогичную точку зрения высказывает И.Т. Васильченко (1970). Этот подход дает возможность выяснить значимость тех или иных форм или отдельных признаков: в одних случаях оказывается, что признаки, используемые для разграничения видов, меняются в онтогенезе особи и их можно считать

онтогенетическими (Шорина, 1961), а не систематическими признаками, в других случаях обнаруживается явно адаптивный характер разных форм и четкая их приуроченность к ценозам определенного типа (Курченко, 1972, 1973). У некоторых видов природа таких форм остается неясной (Шорина, Просвирнина, 1971).

При изучении ценопопуляций *Galium ruthenicum* Willd. в условиях песчаных степей (разнотравно-овсяничево-перистоковыльчатая ассоциация – *Stipa pennata* + *Festuca beckeri*) Наурзумского заповедника (Кустанайская область, Казахской ССР) были выделены две формы, хорошо различимые морфологически: 1) длиннокорневищно-стержнекорневая и 2) дерновинно-стержнекорневая (рис. 4, а, б). Далее для краткости они называются: длиннокорневищная и дерновинная. Различие между ними прослеживается практически на протяжении всего онтогенеза – от виргинильных до сенильных особей (Заугольнова, 1974б).

У длиннокорневищной формы осенью из подземных почек возобновления на каудексе образуются удлинённые плагиотропные побеги длиной 8–10 см. Так возникают типичные длинные гипогеегенные корневища с чешуевидными листьями, придаточными корнями и почками возобновления. Корневища нарастают симподиально. Диаметр особи достигает 50–60 см.

У дерновинной формы озимые побеги направлены ортотропно, подземная часть их невелика, ее длина составляет 1–3 см; в результате формируется компактный куст с главным стержневым корнем и массой придаточных корней. Диаметр такого куста не превышает 5–7 см. Каких-либо иных существенных различий в характере надземных побегов, листьев, цветков, плодов или в фенологии обнаружить у этих форм не удалось, кроме признаков, связанных с внешним строением и расположением в пространстве побегов и, стало быть, с жизненной формой.

Интересно, что И.В. Борисовой (1961) для степей западного Казахстана описана форма, занимающая промежуточное положение между двумя формами, упомянутыми выше. В условиях западного Казахстана у *Galium ruthenicum* образуется при сохранении главного корня система коротких корневищ. Особи с таким строением подземной сферы изредка попадались и в Наурзумской степи, обычно вдоль дорог или около противопожарных полос.

Данные табл. 7 дают представление о том, насколько различаются длиннокорневищная и дерновинная формы по количественным показателям.

Сопоставление некоторых биометрических показателей для двух описанных форм дает возможность заключить, что диаметр каудекса, высота растения и число вегетативных побегов различаются достоверно (на 95%-ном уровне). Диаметр каудекса и высота растения, как правило, больше у дерновинной формы, а число вегетативных побегов, наоборот, – у длиннокорневищной формы. Диаметр семенной особи (а затем клона, образовавшегося из нее) у длиннокорневищной формы значительно больше, нежели у дерновинной.

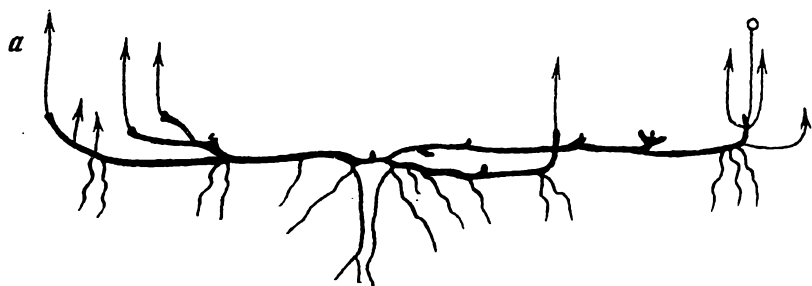
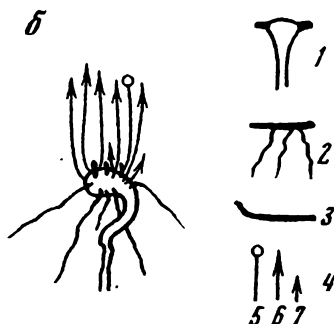


Рис. 4. Две формы в ценопопуляции подмаренника русского

а – длиннокорневишно-стержнекорневая форма; б – дерновинно-стержнекорневая: 1 – каудекс и главный корень; 2 – корневище с придаточными корнями; части осей побега: 3 – многолетняя; 4 – однолетняя; побеги: 5 – генеративные; 6 – вегетативные яровые; 7 – вегетативные озимые



Подмаренник русский был изучен в следующих ассоциациях:

- 1) разнотравно-овсяницево-перистоковыльная (*Stipa pennata* + *Festuca beckeri*), три участка;
- 2) разнотравно-типчаково-перистоковыльная (*Stipa pennata* + *Festuca sulcata* + *Artemisia campestris* f. *glabra*);
- 3) перистоковыльно-типчаковая (*Festuca sulcata* + *Stipa pennata*);
- 4) тимофеечно-ковыльная (*Stipa pennata* + *St. rubens* + *Phleum phleoides*);
- 5) лапчатково-типчаково-красноковыльная (*Stipa rubens* + *Festuca sulcata* + *Potentilla glaucescens*);
- 6) прострелово-типчаковая (*Pulsatilla flavescens* + *Festuca sulcata*);
- 7) лапчатково-ковыльная (*Stipa rubens* + *Stipa pennata* + *Potentilla glaucescens*).

Почвы – песчаные (1), легкосупесчаные (2,3) и супесчаные (4,5,6,7). Ниже приводятся количественные соотношения (в %) двух форм *Galium ruthenicum* (длиннокорневишной и дерновинной) в разных ценопопуляциях этого вида:

Цено- популяция	Длиннокорне- вишняя	Дерно- винная
1а	100	–
1б	98,0	2,0
1в	82,4	17,6
2	75,4	24,6

Примечание. В ценопопуляциях 3–7 у дерновинных форм – 100, у длиннокорневишной – отсутствует.

Таблица 7

Биометрическая характеристика длиннокорневищной (А) и дерно

Возрастная группа	Диаметр, см				Высота растения, см	
	каудекса		особи или клона			
	А	Б	А	Б	А	Б
$\bar{x}_1$	0,83	1,29	14,3	2,7	31,1	45,3
$\bar{x}_2$	1,86	3,22	38,9	6,4	40,9	52,2
$\bar{x}_3$	1,8	2,9	19,5	6,2	37,2	37,1
ss	2,2	2,1	-	-	23,5	26,7

Три участка (1а,б,в) находятся в пределах одной ассоциации; порядковые номера соответствуют номерам ассоциаций в тексте.

Таким образом, в разных ценопопуляциях *Galium ruthenicum* соотношение двух форм меняется от полного отсутствия дерновинной формы до абсолютного ее преимущества. Преобладание длиннокорневищной формы характерно для ассоциаций 1 и 2, которые развиваются на довольно рыхлых песчаных и слабосвязных темно-каштановых почвах, которые характеризуются значительной рыхлостью верхнего горизонта. Дерновинная форма преобладает в ассоциациях, развитых на более плотных супесчаных почвах, где несколько усиливается участие илестых частиц.

Полиморфизм в строении вегетативного тела растения позволяет виду существовать в различных экологических условиях и ассоциациях. Так, *Galium ruthenicum* встречается на суглинистых и глинистых луговых почвах в поймах рек, заходит на меловые обнажения, развивается на суглинистых, супесчаных и песчаных темнокаштановых почвах, на черноземах (Победимова, 1958; Гербарий БИН АН СССР).

Просмотр гербарного материала (БИН АН СССР, МГУ, МПИ) свидетельствует о том, что наличие двух форм у *Galium ruthenicum* — явление не региональное, а свойственное виду на протяжении всего ареала, причем можно отметить тенденцию к усилению роли дерновинной формы при продвижении к югу, т.е. по мере аридизации условий.

На территории Наурзумского заповедника был исследован морфобиологический состав ценопопуляций довольно полиморфного вида *Artemisia campestris* L. Мы принимаем этот вид в широком смысле, следуя флоре СССР (Поляков, 1961). На протяжении обширного ареала вид образует несколько форм, различающихся степенью опушения и характером соцветий.

Число побегов				Длина соцветия, см	
вегетативных		генеративных			
А	Б	А	Б	А	Б
3,8	2,8	1,8	2,9	5,9	9,6
10,9	8,7	6,5	10,3	8,4	14,3
8,1	4,9	3,2	4,1	9,6	9,4
10,7	8,6	-	-	-	-

В южных частях ареала (степные и пустынные районы юга Европейской части СССР, Казахстан, Западная Сибирь) у *A. campestris* отмечается тенденция к расположению корзинок на боковых веточках в виде плотных колосовидных соцветий. Эта форма [*A. campestris* f. *marschalliana* (Spreng.) Poljak; Поляков, 1961] позднее была принята Н.С. Филатовой (1964) за самостоятельный вид *A. marschalliana* Spreng., который отличается от *A. campestris* s. s. широкопирамидальной метелкой, узкояйцевидными корзинками, собранными в плотные колосовидные соцветия. При изучении гербарного материала (гербарии БИН АН СССР, МГУ, МППИ) мы установили, что на протяжении всего ареала в популяциях *A. campestris* L. наблюдаются также опушенная и голая формы, которые мы считаем целесообразным называть *A. campestris* f. *sericea* Fries и *A. campestris* f. *glabra* Trautv.¹ Ранее они отмечались некоторыми исследователями (Пачоский, 1937, Павлов, 1938). Необходимо заметить, что на протяжении ареала вида наблюдается изменчивость клинального типа и по мере продвижения к югу и юго-востоку усиливается роль опушенной формы с более плотными соцветиями. Наличие особей с разными признаками часто в одном экотопе, клинальные изменения вида в пределах ареала не позволяют нам рассматривать *A. marschalliana* как самостоятельный вид.

В изученных ценопопуляциях *A. campestris* представлены как опушенная, так и голая форма с разным характером соцветий. Отмечены соцветия трех типов: I – кисти состоят из одиночных корзин-

¹ Указанные формы не имеют таксономического ранга, поэтому для их обозначения используется термин "forma", а не "varietes", как принято у Н.В. Павлова (1938).

нок или колосков с двумя-тремя корзинками; II – в состав кисти входят колоски из небольшого числа расставленных корзинок; III – колоски состоят из большого числа сильно сближенных корзинок. Даже в пределах одной ценопопуляции можно обнаружить все указанные формы. Интересно, что особи опушенной формы чаще имеют соцветия II–III типа (т.е. более сближенные), а большая часть особей голой формы обладает соцветиями I–II типа. Ниже приводим соотношения форм (в %) у *Artemisia campestris* в пределах одной ценопопуляции:

Тип соцветий	Опушенная форма	Голая форма
I	16	44
II	23	28
III	61	28

Примечание. За 100% принято отдельно число особей опушенной или голой формы; всего исследовано: у опушенной формы – 61, у голой формы – 39 особей.

Две формы, голая и опушенная, достаточно четко различаются на первых этапах онтогенеза: уже по степени опушения настоящих листьев у всходов можно определить, с какой из форм исследователь имеет дело. Ход онтогенеза этих форм не обнаруживает каких-либо значительных различий, но количественные показатели могут различаться довольно существенно (табл. 8). Измерения, проведенные Т.Д. Михайловой, показывают, что количественные различия, особенно в пределах генеративного периода статистически достоверны: особи голой формы, как правило, крупнее опушенные.

Соотношение обеих морфобиологических групп в разных ценопопуляциях этого вида различно: так, в разнотравно-типчачово-перистоковильной ассоциации на долю голой формы приходится 61,1% взрослых особей, а в разнотравно-перистоковильной ассоциации особи опушенной формы составляют 79,5%.

При восстановлении растительности песчаной степи на нарушенных участках, где ранее была распространена разнотравно-овсяницево-перистоковильная ассоциация, на первых этапах демутиации преобладает голая форма, в то время как на расположенных рядом ненарушенных участках степи чаще встречается опушенная. Соотношение двух форм (в %) в разных ценопопуляциях *Artemisia campestris* L. приведено ниже:

Участок	<i>A. campestris</i> f. <i>glabra</i>	<i>A. campestris</i> f. <i>sericea</i>
Ненарушенный		
1	4,3	95,7
2	3,7	96,3
3	9,0	91,0
4	1,6	98,4
Нарушенный (начальный этап демутиации)	88,2	11,8

Таблица 8

Биометрические показатели опушенной (1) и голой (2) форм в ценопопуляции *Artemisia campestris* L.

Показатель побегов	v		g ₁		g ₂		g ₃	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Число побегов								
вегетативных	4,0	1,1	3,7	4,0	5,6	7,0	4,3	5,8
генеративных	-	-	2,2	2,4	9,6	14,3	3,9	7,2
Высота зоны, см								
вегетативной	10,7	12,9	12,2	12,9	12,9	14,7	10,5	13,6
генеративной	-	-	45,1	39,0	51,3	55,0	43,7	41,9
Диаметр, см								
куста	3,0	4,4	4,8	5,2	14,9	20,1	13,4	18,0
базальной части								
корня	0,52	0,44	0,68	0,98	1,6	2,3	-	-

Распространение голой формы на участках, свободных от других видов, позволяет оценить ее как более динамичную, с выраженными чертами эксплерентности и несколько пониженной конкурентной способностью. На основании приуроченности голой формы к ассоциации, расположенной в пониженных элементах нагорья, эту форму можно предположительно считать более мезофильной.

Прострел желтеющий [*Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Jus.] был изучен в северо-западной части Наурзумского заповедника в условиях разнотравно-овсяничево-перистоковыльной и прострелово-типчаковой ассоциации. *Pulsatilla flavescens* относится к ряду *Patentes* Jus., к которому принадлежит также *P. patens* (L.) Mill. и *P. multifida* (Pritz) Jus.

Указанные виды были выделены С.В. Юзепчуком (1937) по степени рассеченности листовой пластинки и ширине ее долей, по окраске околоцветника, а также по особенностям ареалов, совпадающих лишь частично (Meusell, 1943). С.В. Юзепчук весьма узко понимал вид *Pulsatilla patens* (L.) Mill., выделив формы с сильно рассеченными узкодольчатыми пластинками листьев, с фиолетовыми и желтыми цветками в отдельные виды *P. multifida* (Pritz) Jus. и *P. flavescens* (Zucc) Jus.

Другие авторы понимают цикл форм ряда *Patentes* Jus. более широко: они объединяют их под общим видовым названием *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Коржинский, 1892; Шмальгаузен, 1895; Крылов, 1908; Попов, 1957; Мальшев, 1965). Эти исследователи отмечали значительную полиморфность прострелов ряда *Patentes* Jus., которая проявляется на протяжении ареала каждой формы. При этом весьма изменчивыми оказываются степень рассечения листовой пластинки и ширина ее долей, а также окраска околоцветника, т.е. важные для систематики видовые признаки. Проявления полиморфизма у прострелов обнаруживаются даже на сравнительно ограниченных участках ареалов, в пределах местных популяций.

Исследования, проведенные Е.А. Просвирниной в Наурзумском заповеднике, показали, что у прострела желтеющего полиморфы не только местные популяции. Совместное существование различных морфобиологических групп *Pulsatilla flavescens* было отмечено в пределах ценопопуляций, которые, в отличие от местных популяций, ограничены территорией определенного фитоценоза, в связи с чем условия их местобитания характеризуются меньшим разнообразием.

Наглядное представление о степени изменчивости листовой пластинки дает сравнение листьев растений одного и того же возрастного состояния, причем оказывается, что в одной ценопопуляции листья меняются от пальчато-трехрассеченных с глубоко дву-трехраздельными долями, надрезанными на 2-4 слегка зубчатые изогнутые дольки до сильно рассеченных на узкие линейные доли и дольки (рис. 5). Для оценки ширины долей пальчато-рассеченного листа определялось отношение ширины доли II порядка на центральном сегменте к ее длине. Оказалось, что оно меняется у листьев разных особей от 1/3 до 1/20. Листовые пластинки с отношением долей II порядка к их длине, равным 1/3-1/5, условно названы "широкими" (см. рис. 5). В разнотравно-овсяничево-перистоковильной ассоциации и прострело-типчакковой ассоциации соотношение особей со слабо рассеченными "широкими" листьями и сильнее рассеченными "средними" и "узкими" листьями оказывается различным; соотношение форм (в %) показано ниже, где для сравнения взята группа средневозрастных генеративных растений в ценопопуляциях *Pulsatilla flavescens*:

Ассоциация	"Широкие"	"Средние"	"Узкие"
Разнотравно-овсяничево-перистоковильная	8,45	74,65	16,30
Прострелово-типчакковая	10,89	49,85	40,26

Из приведенных данных видно, что в условиях Наурзумской степи совместно произрастают морфобиологические группы особей прострела, отличающиеся друг от друга формой листовой пластинки. В разных фитоценозах наблюдаются различные количественные соотношения между группами: так, в разнотравно-овсяничево-перистоковильной ассоциации преобладают особи со "средними" по ширине долей листьями, в прострелово-типчакковой ассоциации доля этой формы уменьшается, но значительно возрастает число "узколистных" растений.

Окраска листочков околоцветника у особей *Pulsatilla flavescens* в изучении ценопопуляций меняется от желтой до бледно-фиолетовой. Растения с желтыми цветками явно преобладают (около 98%).

Если изменчивость таких признаков, как форма листовой пластинки и окраска околоцветника, уже отмечалась авторами (Коржинский, 1892; Шмальгаузен, 1895; Крылов, 1908; Попов, 1957), то вариации ритма развития особей *P. flavescens* в пределах одной ценопопуляции, исследованные Е.А. Просвирниной, приводятся здесь впервые. В разнотравно-овсяничево-перистоковильной ассоциации

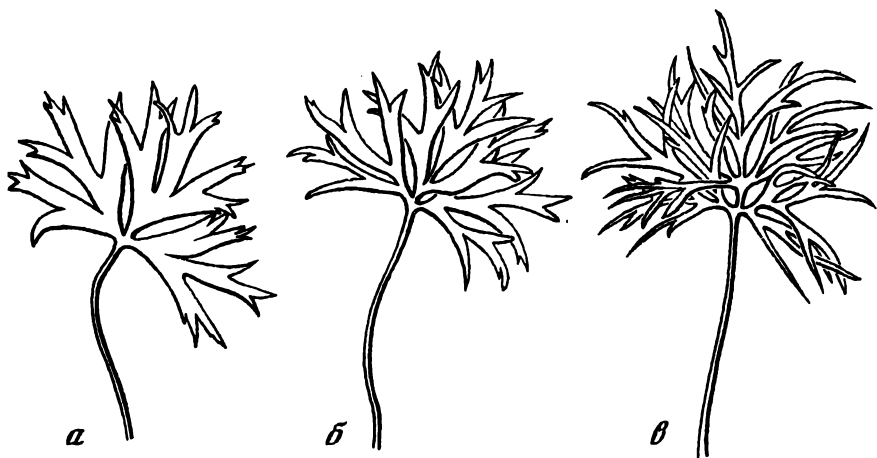


Рис. 5. Изменчивость листовой пластинки в ценопопуляциях прострела желтеющего

а - "широкий" лист; б - "средний" лист; в - "узкий" лист

обнаружены в 1972 г. следующие группы, различающиеся по ритму развития ("феногруппы", Завадский, 1968): 1) в середине сентября засыхают все весенне-летние листья (I генерация), а листья II генерации не появляются; 2) все весенне-летние листья к сентябрю засыхают, но в середине августа развиваются листья II генерации; 3) к осени сохраняются живыми зеленые весенне-летние листья, листьев II генерации нет. Подсчеты показали, что в ценопопуляции прострела желтеющего преобладает первая феногруппа - около 70% особей, 20% растений относятся ко второй феногруппе, 10% - к третьей.

К сожалению, еще не установлена связь между изменчивостью всех тех признаков, которые варьируют в ценопопуляции *P. flavescentis*, но характер сочетания признаков может стать предметом дальнейших исследований.

Необходимо дальнейшее изучение *Pulsatilla flavescentis*, его морфологических особенностей и степени полиморфизма в пределах как ценопопуляции, так и локальных популяций на протяжении ареала. Это даст возможность уточнить систематическое положение *P. flavescentis* внутри рода и подойти к рассмотрению вопроса о видообразовании и эволюции близкородственных прострелов ряда *Patentes* Jus.

На основании полученных данных можно предположить, что процессы формообразования и микроэволюции происходят неоднотипно в разных ценопопуляциях. Для разработки проблем микроэволюции большое значение имеет "точная инвентаризация изменчивости признаков и свойств в популяциях и внутривидовых таксонах..." (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, стр. 143); с этой точки зрения тща-

тельное исследование полиморфности ценопопуляций особенно важно, поскольку именно в пределах ценопопуляций контакты между особями одного вида оказываются наиболее тесными.

В пределах ценопопуляций некоторых видов выделяются морфобиологические группы особей, различающиеся по многим признакам экобиоморфы: жизненной форме, форме листовой пластинки, степени опушенности, характеру соцветий, ритму развития.

Соотношение особей разных морфобиологических групп в разных ценопопуляциях неодинаково, что часто связано с адаптивными свойствами форм, проявляющимися в различных эколого-фитоценологических условиях. Возможно также, что в разных ценопопуляциях микроэволюционные процессы осуществляются неодинаково.

Изучение морфобиологической неоднородности ценопопуляций позволяет реально оценить изменчивость вида, его приспособительные возможности и направление микроэволюционных процессов в пределах ценопопуляций.

* * *

Проведенные исследования показывают, что разнообразие ценопопуляций по возрастному состоянию, уровню жизненности и признакам экобиоморфы – широко распространенное, а может быть, и всеобщее явление. Оно выражено у растений, различных по систематическому положению, жизненной форме и фитоценотической приуроченности.

Роль в ценозе каждой конкретной особи данного вида может зависеть и от ее возрастного состояния, и от жизненности, и от вариаций экобиоморфы. Морфобиологическое разнообразие особей в ценопопуляции, в частности качественная и количественная поливариантность онтогенеза, дифференциация особей по возрастности и жизненности, как раз и позволяет ценопопуляции существовать как саморегулирующейся системе надорганизменного уровня. Это разнообразие – не только важнейший признак ценопопуляции, но и один из существенных механизмов, благодаря которым она сохраняется в состоянии динамического равновесия даже при наличии крупномасштабных флуктуаций экотопических условий. Таким образом, морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляции имеет приспособительное значение и играет роль как в эволюции видов, так и в историческом развитии ценозов.

Изучение литературы и оригинальных материалов, представленных в книге, показало, что до последнего времени основным анализируемым признаком была возрастная изменчивость особей, в значительно меньшей степени – изменчивость жизненности. При исследовании ценопопуляций практически не учитывались темпы развития и разнообразие экобиоморфологических признаков. В связи с этим одна из основных задач будущих исследований – развитие разностороннего подхода при описании морфобиологического разнообразия особей в ценопопуляциях. Это дало бы возможность составить более четкое представление о стратегии видов и перейти к построению биологически полноценных моделей ценопопуляций.