

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ГОУВПО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ

Научное издание

Йошкар-Ола
2006

ББК Е 081
УДК 574
П 500

Ответственный редактор:

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

Редколлегия:

Г.О. Османова, канд. биол. наук, доц.;
Е.А. Алябышева, канд. биол. наук, ст. препод.;
Н.В. Турмухаметова, канд. биол. наук, ст. препод.;
Е.В. Сарбаева, канд. биол. наук, ст. препод.

Рецензенты:

В.И. Макаров, д-р с.-х. наук, проф. МарГУ;
Е.М. Романов, д-р с.-х. наук, проф. МарГТУ

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

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

ISBN 5-94808-281-4

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

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

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

ББК Е 081
УДК 574

ISBN 5-94808-281-4

© ГОУВПО «Марийский государственный университет», 2006

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

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

1.2. СОБСТВЕННОЕ ВРЕМЯ И ПРОСТРАНСТВО БИОСИСТЕМ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ

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

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

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

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

ОСОБЬ

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

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

Таблица 2

Длительность отдельных периодов и онтогенеза в целом у разных видов деревьев

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

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

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

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

Таблица 3

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

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

Виды деревьев	Одноствольные	Многоствольные				Стланики
		компактные		диффузные		диффузные
		аэроксильные	геоксильные	геоксильные		геоксильные
		корневищные без придаточных корней	корневищные с придаточными корнями	корневищные с придаточными корнями	корнеотпрысковые	корневищные с придаточными корнями
1	<i>Fagus sylvatica</i> L.	+				
	<i>Quercus robur</i> L.	+				
7	<i>Populus tremula</i> L.	+			+	
	<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	+				+
	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	+	+	+		
	<i>Acer platanoides</i> L.	+	+	+		
	<i>Salix caprea</i> L.	+	+	+		
1	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+	
	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+	+	
	<i>Carpinus betulus</i> L.	+	+	+	+	
	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	+	+	+	+	
	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	+	+	+	+	
4	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	+	+	+	+	
	<i>Ulmus glabra</i> Huds.	+	+	+	+	
5	<i>Acer campestre</i> L.	+	+	+	+	+
	<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+	+	+	+
	<i>Padus avium</i> Mill.	+	+	+	+	+

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

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

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

ПОПУЛЯЦИЯ

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

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

Параметры ЭДЕ некоторых растений широколиственных лесов

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

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

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

Пятнистая структура формируется как мозаика популяционных локусов, сформированных особями одного или близких онтогенетических состояний (рис. 3, 1А). Размеры (табл. 5) и длительность развития популяционных локусов видоспецифичны, что определяет возможность совместного существования в пределах одного сообщества элементарных популяций видов с разными временными и пространственными параметрами.

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

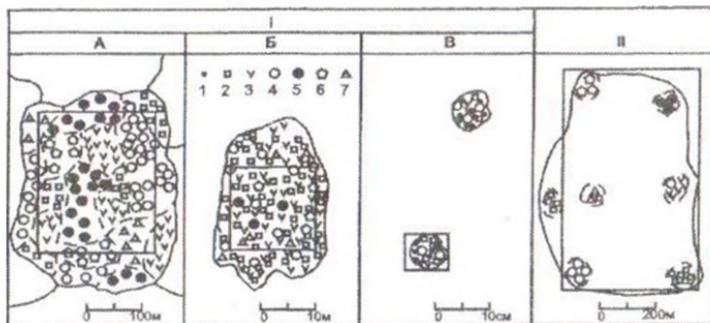


Рис. 3. Пространственная структура элементарных популяций разных типов
 Типы элементарных популяций: I – непрерывный тип; варианты: А – пятнистый (*Fraxinus excelsior*), Б – диффузный (*Corydalis marschalliana*), В – точечный (*Gagea lutea*); II – прерывистый тип (*Betula verrucosa*). Сплошной линией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

Таблица 5

Минимальные размеры элементарных популяций и популяционных локусов видов широколиственных деревьев лесов

Виды	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Tilia cordata</i>	<i>Acer platanoides</i>	<i>Acer campestre</i>	<i>Ulmus scabra</i>	<i>Carpinus betulus</i>
Минимальная площадь, необходимая для развития популяционных локусов: деревьев, м ²								
имматурных	20-50	300-500	50-100	200	20	10	50	30
виргинильных	150-200	1000	250-300	300	70-100	20	250	100
генеративных	200-400	1500-2500	1000-1500	400-500	400-500	100-200	400-500	400-500
Минимальная площадь, необходимая для развития элементарной популяции в целом, га								
	1,0-5,4	12,8-42,5	5,0-13,3	1,1-2,7	1,1-1,8	0,4-01,1	1,0-1,8	0,2-1,2

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

СООБЩЕСТВО (БИОЦЕНОЗЫ)

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

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

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

Варианты мозаик	Размеры мозаик	Время существования мозаик	Изменения экотопа	Диагностирующие группы растений
<i>организменный уровень</i>				
критовины	дц кв.	годы	почвенные пертурбации, улучшение аэрации и влагоёмкости почв	сорные одно-малолетники
«педжи» кабинов	м кв.	годы	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоёмкости	дерновинные травы
элементы ПК бутры	м кв.	десятки – сотни лет	вынос иллювиального горизонта, улучшение аэрации и влагоёмкости почв	сорные одно-малолетники, всходы деревьев и кустарников рудеральной стратегии
элементы ПК ямки	м кв.	десятки – сотни лет	ухудшение аэрации, уменьшение влагоёмкости, развитие оглеения	мезогитрофитные травы
элементы ПК вазель	десятки м кв.	сотни лет	появление нового хорошо гумусированного, влагоёмкого субстрата	всходы деревьев и кустарников и трав рудеральной стратегии
стойби губров	сотни м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоёмкости	дерновинные травы
«каталки» губров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоёмкости	семенные и вегетативные одно-малолетники
<i>популяционный уровень</i>				
окна рас- пада дре- востоя	сотни – тысячи м кв.	десятки – сотни лет	обогащение почвы опадом, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы, подрост деревьев и кустарников
стойки стол губров	тысячи м кв.	десятки лет	уплотнение почв, ухудшение аэрации, уменьшение влагоёмкости	дерновинные травы и травы с прижатыми побегами
бобровые поныны	сотни м кв.	десятки лет	уменьшение древесного опада, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые мезоксерофитные травы
бобровые водосёмы	тысячи- дес.тыс. м кв.	десятки – сотни лет	развитие застойного увлажнения, оглеение, ухудшение аэрации	гигро- и гидрофитные травы
очаги интроду- цированных лесных	сотни – тысячи м кв.	десятки – сотни лет	обогащение почвы азотом, улучшение аэрации, увеличение влажности, повышение температуры почвы и воздуха	светлюбивые нитрофильные травы

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

Таблица 7

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

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

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

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

1.3. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ КАК СЛЕДСТВИЕ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

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

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