

КРС
ЕКЛИИ

В. Н. Тихомиров

ГЕОБОТАНИКА



■ ■

581.9(042.4)
28.58 73
46

46

, 2006. 188 .
ISBN 985 485 414 0.

581.9(042.4)
28.58 73

ISBN 985485 414 0

© , 2006
© , 2006

ВВЕДЕНИЕ

В данном учебном пособии изложены лекции по курсу «Геоботаника», для студентов II курса биологического факультета Белорусского государственного университета. При чтении лекций и подготовке данного издания перед нами стояли две основные проблемы. Во-первых, ограниченный объем курса (всего 18 лекционных часов) вынуждает нас крайне избирательно подходить к отбору материала для лекций. Так, в курсе лекций мы вынуждены отказать от рассмотрения таких, несомненно, важных разделов геоботаники, как методика геоботанических исследований, продуктивность фитоценозов, типология лесной растительности Беларуси, картографирование растительности; в сжатом виде излагаются вопросы дискретности и непрерывности растительности, классификации и ординации растительности, геоботанического районирования. Данные вопросы в дальнейшем с большей или меньшей степенью детализации разбираются на летней учебной практике по геоботанике, где студенты осваивают основные методы геоботанических исследований, выделяют отдельные фитоценозы и определяют наличие или отсутствие четких границ между ними, классифицируют их и проводят картографирование участка растительности, определяют причины изменения продуктивности различных компонентов фитоценозов.

Другой серьезной проблемой, вставшей перед нами, явилось отсутствие у студентов знаний по общей экологии, экологии растений и популяционной экологии растений. Это связано с тем, что курс общей экологии прослушивается ими лишь на III курсе, экология и популяционная экология растений прослушиваются лишь как спецкурсы на кафедре ботаники на IV и VI курсах соответственно. Это вынудило нас включить в данную книгу такие разделы, как общее представление об экологических факторах, характеристику основных абиотических и биотических факторов среды, понятие об экологической нише, дать общее представ-

ление о жизненных формах и ценопопуляциях растений. По нашему мнению, без изложения данных вопросов (хотя они и не относятся непосредственно к геоботанике) невозможно изложить разделы, связанные с составом, структурой и динамикой фитоценозов.

Автор выражает глубокую благодарность А. А. Кагало, В. В. Маврицеву, Т. М. Михеевой и В. В. Сарнацкому за просмотр рукописи и за ценные критические замечания, позволившие улучшить содержание и структуру данной книги.

ГЕОБОТАНИКА КАК НАУКА

Геоботаника (от греч. *ge* — земля и *botanicos* — относящийся к растениям) — это наука о растительном покрове Земли как совокупности растительных сообществ. Геоботаника изучает состав, строение, классификацию, закономерности формирования, развития и размещения растительного покрова Земли и его связь с окружающей средой. Она охватывает весь спектр взаимоотношений в пределах одного растительного сообщества, между отдельными сообществами, а также между растительным сообществом и окружающей его природной средой. Термин «геоботаника» для учения о растительном покрове был предложен в 1866 г. одновременно и независимо друг от друга русским ботаником Ф. И. Рупрехтом и немецким ботаником А. Гризебахом.

Перед тем как перейти к рассмотрению структуры геоботаники, следует остановиться на некоторых терминах и, в первую очередь, на таких, как «флора» и «растительность». **Флора** — исторически сложившаяся совокупность **видов** растений на определенной территории. Флористика изучает флоры, историю их формирования, распределение отдельных видов (ареалы видов) на определенной территории, их распространение и т. д. При этом основной единицей флористики является **вид** как таксономическая категория.

Растительность — это совокупность **растительных сообществ (фитоценозов)** на какой-либо территории, то есть совокупность растений, произрастающих на какой-либо площади, вне зависимости от того, насколько сомкнуты растения и насколько сильны взаимодействия между ними (Василевич, 1983). Растительность характеризуется не только видовым составом, а, главным образом, обилием видов, их пространственной структурой, динамикой и возникающими внутри сообществ экологическими связями.

Фитоценоз — «всякая конкретная группировка растений, на всем протяжении занимаемого ею пространства относительно однородная по внешности, флористическому составу, по условиям существования» (Шенников, 1964: 12). Фитоценоз является частью (автотрофным блоком) более сложной системы — **биоценоза**, в который, помимо фитоценоза, входят также зооценоз (совокупность животных) и микробоценоз (совокупность микроорганизмов). Совокупность биоценоза, занимаемого биоценозом пространства, и **экотопа** (режимов среды биоценоза: воздушного, водного, температурно-радиационного, минерального питания и др.) образуют **биогеоценоз**. В функциональном отношении биогеоценоз идентичен **экосистеме**. Но между данными понятиями есть и некоторые различия. Экосистема — это «любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями» (Одум, 1988). То есть в качестве экосистем можно рассматривать как гниющий пень, так и весь лесной массив, в котором этот пень расположен. Биогеоценоз же является участком земной поверхности в границах входящего в него фитоценоза, то есть всегда имеет определенные минимальные границы. Таким образом, всякий биогеоценоз является экосистемой, но не всякая экосистема — биогеоценозом.

Являясь комплексной наукой, геоботаника подразделяется на ряд частных дисциплин (рис. 1).

Фитоценохорология (*география растительности, хорологическая геоботаника*) — раздел геоботаники, изучающий закономерности географического распределения различных синтаксономических единиц растительности на поверхности Земли; включает в себя:

геоботаническое картографирование — составление геоботанических карт растительности различного масштаба;

геоботаническое районирование — выявление территориальной дифференциации растительности на внутренне однородные районы, обладающие индивидуальными свойствами;

Фитоценология — раздел геоботаники, изучающий взаимодействие растений друг с другом и с окружающей средой, фор-

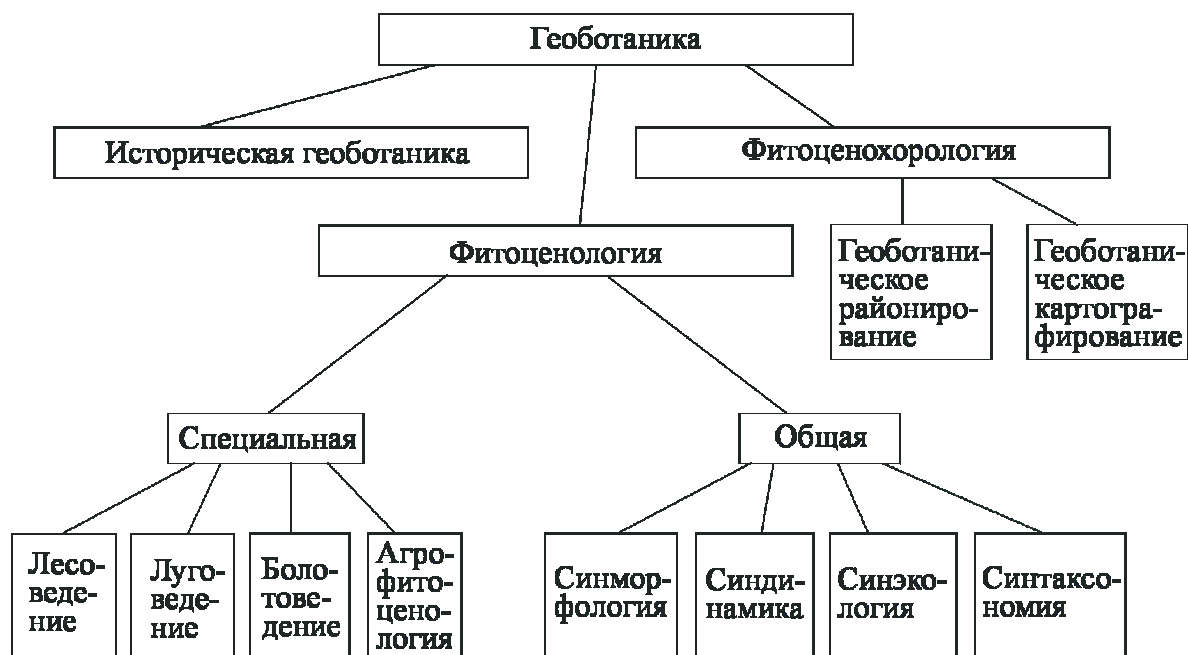


Рис. 1. Структура геоботаники как комплексной науки

мирование структуры растительных сообществ и их комплексов, динамику этих процессов. Она подразделяется:

на общую, в которой рассматриваются общие закономерности структуры растительных сообществ (*синморфология*), закономерности их формирования и динамики (*синдинамика*), взаимоотношение компонентов растительных сообществ с окружающей средой и друг с другом (*синэкология*), а также классификация растительных сообществ (*синтаксономия*);

специальную, в которой используются данные фитоценологии нительно к отдельным типам растительности. Разделами специальной геоботаники являются *лесоведение*, *луговое ведение*, *болотоведение* и т. д., которые, в свою очередь, служат теоретической основой прикладных наук агрономического цикла: лесоводства, луговодства, культуры болот и др.

Историческая геоботаника — раздел геоботаники, исследующий изменение растительности в геологических масштабах времени в связи с изменением климата и поверхности Земли. При изучении изменений растительности под воздействием антропогенного фактора масштабы времени сопоставимы со временем существования человеческой цивилизации — до нескольких столетий.

Таким образом, геоботаника является синтетической наукой. Так, фитоценохорология очень тесно связана с комплексом

географических наук и ботанической географией, историческая геоботаника частично перекрывается с палеоботаникой; а фитоценология пересекается с флористикой и экологией растений.

Геоботаника нередко рассматривается как синоним фитоценологии, что, на наш взгляд, не совсем точно. В Центральной Европе геоботаника рассматривается в широком объеме, то есть, помимо фитоценологии в узком смысле, она включает в себя географию растительности и, иногда выделяемую в отдельное направление, историческую геоботанику. Данный подход представляется наиболее рациональным, кроме того, в современной литературе он применяется все более широко.

Некоторые ученые, особенно американские и английские, в качестве синонима геоботаники довольно широко используют и такой термин, как «синэкология», под которым понимают науку о растительных сообществах. При этом геоботаника, особенно фитоценология, рассматривается как часть экологии растений или экологии растительных сообществ. Но, как видно из приведенной выше схемы, в состав геоботаники (и фитоценологии тоже), помимо синэкологии (экологии фитоценозов), входят и другие разделы: морфология, география, классификация фитоценозов, учение о развитии и сменах фитоценозов и др., и поэтому синэкология является лишь частью геоботаники, хотя и немало важной. В то же время нельзя сводить и экологию в целом к геоботанике. Дело в том, что экология — это наука о взаимоотношениях между живыми организмами и средой их обитания. Полное разделение геоботаники и экологии как отдельных наук произошло в конце 70-х гг. XX в., когда В. Д. Федоровым (Федоров, 1977) была сформулирована **экологическая парадигма**, согласно которой специфическим, уникальным объектом экологии является *экосистема*, а не отдельные особи, популяции и даже сообщества.

1.1. ОСНОВНЫЕ ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ГЕОБОТАНИКИ. МЕТОДЫ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Цель геоботаники — выяснение причин, обуславливающих закономерности группирования растений в пространстве и во времени, познание свойств и качеств образующихся группировок, закономерности их распределения на земном шаре, поиск путей управления ими (улучшения и увеличения производитель-

ности, создания новых группировок), выработка стратегии их охраны и рационального использования.

Для достижения поставленной цели геоботаника как наука должна решить ряд **конкретных задач**:

определение фитоценотического состава растительного покрова;

изучение флористического состава и строения выделенных фитоценозов;

выяснение зависимости фитоценотического состава растительного покрова, флористического состава фитоценозов и их строения, распределения и пространственных соотношений от климатических и топографических условий, от биотических факторов среды и степени антропогенной нагрузки;

изучение генезиса и эволюции растительности, динамики фитоценозов;

изучение формирования, изменчивости и смен фитоценозов во времени в зависимости от внешних и внутренних факторов;

анализ фитоценотических отношений между растениями в зависимости от условий существования, биологических и экологических особенностей растений и их взаимного размещения;

изучение взаимодействия и взаимообусловленности фитоценоза и окружающей среды;

выяснение состояния растительного покрова в геологическом и историческом прошлом и отражения прошлого в современной растительности;

установление классификационных единиц разного ранга и систематизация типов фитоценозов, то есть классификация и систематика растительности;

хозяйственная характеристика форм растительности и выяснение путей их улучшения, более рационального размещения, охраны и использования.

Подытоживая изложенное выше, можно сказать словами А. П. Шенникова, что у геоботаники «задача одна: полноценное фитоценологическое исследование растительного покрова; перечисленные же задачи — лишь разные стороны, с каких должен быть рассмотрен изучаемый предмет» (Шенников, 1964: с. 15).

Для того чтобы решить поставленные задачи, геоботаника использует целую *систему методов*. Существует несколько различных вариантов классификации методов, используемых при геоботанических исследованиях. Мы придерживаемся схемы Б. М. Миркина (Миркин и др., 1989), в основу которой положен

метод биологического познания — описательно-регистрационный (наблюдение) или экспериментальный, а также признак кратности учета. При этом выделяются три группы методов.

Маршрутные методы — класс методов, которые реализуются путем *однократных* учетов по ходу маршрута. Они могут быть разномасштабными и охватывать как небольшие участки растительности, так и целые области, а также разными по степени точности, то есть опираться как на чисто визуальные оценки, так и на точные методы учета.

Стационарные методы — класс методов, которые реализуются путем *многократного* повторного изучения *одних и тех же* признаков растительности в одних и тех же точках. Стационарные исследования могут быть разными по длительности (от нескольких дней до десятков лет) и выполняться как с использованием визуальных оценок (например, многократное посещение одних и тех же участков растительности для визуальных наблюдений флуктуаций), так и с применением целого арсенала сложных приборов. В большинстве своем подобные стационарные геоботанические исследования перерастают в исследования экологические, так как изменения параметров растительности анализируются параллельно с учетом параметров среды.

Экспериментальные методы — класс методов, которые реализуются путем *активного вмешательства* в наблюдаемую растительность и среду. К числу экспериментальных исследований относятся, например, изучение влияния удобрений на растительность, создание искусственных фитоценозов, включение в состав естественных сообществ новых компонентов (или их исключение), снижение уровня конкуренции обрезкой корней деревьев и т. д. Особым видом экспериментальных исследований являются методические эксперименты, которые проводятся с целью сравнения разных методов получения исходных данных и их обработки; к экспериментальным методам следует отнести и моделирование фитоценологических систем.

1.2. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ГЕОБОТАНИКИ

При рассмотрении истории развития геоботаники как науки можно, следуя Х. Х. Трассу (Трасс, 1976), выделить шесть периодов.

Первый период — подготовительный, продолжался с XVI в. до начала XIX в. В это время появляются, главным образом, бо-

танико-географические работы, несущие в себе лишь отдельные элементы геоботаники. Так, в работах К. Гесснера, Ж. П. де Турнефора, К. Линнея и других рассматривается явление поясности растительности гор. Д. Рей, К. Линней, Ш. Ф. Бриссо-Мирабель и др. рассматривают вопросы приуроченности видов к определенным типам местообитаний, а также разрабатывают вопросы, связанные с типологией местообитаний. Рядом исследователей проводится ботанико-географическое деление некоторых районов планеты — С. П. Крашенинников описывает растительность Камчатки, П. С. Паллас разрабатывает схему районирования растительности Крыма, Х. Валенберг производит геоботаническое районирование Лапландии.

Второй период — период формирования основ науки, приходится на XIX в. Его начало связано с возникновением первоначальной идеи о растительном сообществе. Так, немецкие естествоиспытатели К. Л. Вильденов и А. Гумбольдт первыми указывают на общественный характер произрастания растений в определенных группировках. А. Гумбольдт дает общую картину распределения растительности по земному шару, указывает на связь между распределением некоторых типов растительности и количеством тепла на поверхности Земли, отмечает сходство растительности верхних поясов гор с растительностью северных равнин. Ж. Турман подчеркивает различие между флорой и растительностью как двумя объектами ботанических и ботанико-географических исследований. О. Декандоль создает первый учебник экологии растений, развивает идею о борьбе за существование между растениями, о влиянии одного растения на другое при их совместном произрастании, дает определение двух важнейших понятий — местообитания и местонахождения. А. Декандоль изучает причины и законы распределения растений на земном шаре и пытается установить зависимость этого процесса от условий внешней среды в настоящем и геологическом прошлом Земли. Работы Р. Хульта, в которых он впервые подробно описал смены растительности от первых стадий заселения голого субстрата до формирования сложившихся сообществ, по сути, положили начало учению о сукцессиях. Х. фон Пост первым выделяет разнотупенчатые растительные сообщества и одним из первых применяет при анализе растительности точную методику на ограниченных пробных площадях. И. К. Борцов и Ф. И. Рупрехт показывают, что растительность зависит не только от климата, но и от почвенного покрова. В середине периода (в 1866 г.) Ф. И. Рупрехтом и А. Гризебахом вводится понятие «геоботаника».

Следует отметить, что в этот период еще не разработано общепринятой терминологии, многие явления в природе называются разными учеными по-разному. Геоботаника при этом еще не признается в качестве самостоятельной науки, и исследования, по сути геоботанические, называются ботанико-географическими или фитогеографическими.

Третий период — период оформления геоботаники как отдельной науки, продолжался с конца XIX в. до 20-х гг. XX в. В это время геоботаника формируется как отдельная наука со своим объектом исследования, собственной методологией и теорией. Одним из первых, кто обосновал целесообразность выделения науки о растительности, был известный ученый И. К. Пачоский, который назвал ее сначала флорографией, а затем фитосоциологией.

В 1895 г. профессор Копенгагенского университета Э. Варминг создает первую глобальную экологически ориентированную сводку о растительности Земли, приняв за основу жизненные формы и экологические типы растений. Десятилетием позже К. Раункиер разрабатывает оригинальную систему жизненных форм растений. Кроме этого, он был одним из первых ученых-геоботаников, кто целеустремленно внедрял точные методы анализа растительности и статистической обработки данных. Он сильно повлиял на соответствующие исследования не только в Северной Европе, но и в других странах мира.

В 1901 г. в США Х. Каулс обосновывает теоретическое положение о том, что растительные сообщества формируют разные ряды развития, то есть образуют сукцессионные серии. В дальнейшем эти воззрения последовательно развиваются другим американским ученым — Ф. Э. Клементсом, которым закладываются основы учения о климакс-формах.

Финский ученый А. К. Каяндер, изучая растительность поймы низовьев р. Лены, разрабатывает основы эколого-физиономической классификации растительности. Им также создается лесотипологическое учение, в котором типы леса выделяются на признаках почвенных ярусов. Эта типология приобрела большую популярность не только в Финляндии, но и во многих других странах — Канаде, США, Африке, Индии, Швеции и др. Большое влияние оказали идеи Каяндера на русскую типологию лесов. Почти одновременно с Каяндером в России учение о типах леса разрабатывается лесоводом-практиком Г. Ф. Морозовым. Тип леса Морозовым рассматривается как комплекс всех «лесо-

образователей», к которым он (Морозов, 1926, с. 328) относил «1) внутренние, экологические свойства древесных пород; 2) географическую среду: климат, грунт, рельеф, почву; 3) биосоциальные отношения: а) между растениями, образующими лесное сообщество, б) ими и средой и в) ими и фауной; 4) историко-геологические причины; 5) вмешательство человека». В дальнейшем идеи Каяндера и Морозова развивались одним из самых известных геоботаников СССР В. Н. Сукачевым. Будучи учеником Морозова, Сукачев разрабатывает теоретические лесотипологические предпосылки своего учителя (лесное насаждение как растительное сообщество), используя при этом конкретные методические и теоретические установки типологии Каяндера (идеи о циклах, об экологически равноценных местообитаниях и др.).

В 1907 г. швейцарский ботаник Х. Брокман-Йерош вводит понятие о константах, которые он делит на имеющие узкую экологическую амплитуду характерные виды и широкоамплитудные формационные убиквисты. Это положение легло в основу разработанного Й. Браун-Бланке учения о характерных видах и созданной им универсальной системы эколого-флористической классификации растительности.

В 1914 г. в Швеции Р. Сернандером организуется Уппсальский институт биологии растений. Учеными, работающими в нем, обобщаются взгляды геоботаников так называемой «северной» традиции и формируется уппсальская школа геоботаники, которую возглавил Г. Э. Дю Ри.

Очень важным этапом в развитии геоботаники явился состоявшийся в 1910 г. в Брюсселе III Международный ботанический конгресс, на котором проблемы геоботаники, в частности фитоценологии, обсуждались особенно активно. Так, благодаря совместному заявлению француза Ш. Флао и швейцарца К. Шретера было решено узаконить основную классификационную единицу растительности — растительную ассоциацию.

В целом, подводя итог развитию геоботаники в конце XIX — начале XX в., следует сказать, что в это время начинают формироваться основные геоботанические школы (изучение климакса под руководством Клементса в США, эколого-флористическая классификация Браун-Бланке в Центральной Европе, школа Сукачева в СССР, закладываются основы для создания уппсальской школы в Швеции и др.). Растительное сообщество подавляющим числом ученых рассматривается как дискретное явление, границы между соседними растительными сообществами в боль-

шинстве случаев рассматриваются как четкие и легко определимые. Непрерывность растительных сообществ при этом практически полностью отрицается, несмотря на то что начинают появляться работы, доказывающие наличие и широкое распространение этого явления в природе. Так, еще в 1910 г. Л. Г. Раменский делает доклад «О принципе непрерывности растительного покрова», где формулирует представления о континууме. В тот же год подобные воззрения высказывает Х. Глизон, а спустя несколько лет во Франции — Ф. Ленобл, а в Италии — Г. Негри.

Четвертый период — активного расширения и углубления изучения растительных сообществ, продолжался с начала 20-х по начало 50-х гг. XX в. Геоботаника полностью завоевывает признание как самостоятельная наука и полностью обособляется от близких, родственных дисциплин (экологии, экологического ландшафтоведения). Продолжается развитие основных геоботанических школ.

В США Ф. Э. Клементс создает научную школу, занимающуюся изучением климакса. В Англии А. Г. Тэнсли обосновывает учение об экосистемах. Достигает своего расцвета uppsальская школа геоботаники, учеными которой разрабатывается учение о константах, как о составляющих наиболее существенную долю в ассоциации, зачастую количественно преобладающих видах. Одновременно с этим разрабатывается концепция о минимальном ареале ассоциации, о границах между ассоциациями и др. Австриец Х. Гамс разрабатывает основы учения о синузиях, которое в дальнейшем было развито в странах Скандинавии и Прибалтики. Одним из наиболее известных ученых, занимающихся изучением синузий, являлся эстонец Т. Липпмаа.

В 1918 г. Э. Рюбель основывает в Цюрихе специальный геоботанический исследовательский институт, который содействовал картированию растительности Швейцарии и Европы в целом, а также организации международных фитогеографических экскурсий. Десятилетием позже Й. Браун-Бланке, который до этого был ассистентом института Рюбеля, основывает в Монпелье свой институт — S.I.G.M.A. — Международный геоботанический институт средиземноморских и альпийских стран (Station Internationale de Geobotanique Mediterraneenne et Alpine). Уже в начале 30-х гг. институт становится центральным исследовательским учреждением европейской геоботаники, особенно в области классификации растительности.

В 1932 г. Р. Тюксен, занимающийся классификацией и картографированием растительности Германии, организует в Штольцену центр изучения растительности, который, наряду с S.I.G.M.A. и институтом Рюбеля, становится наиболее влиятельным пропагандистом идей школы Браун-Бланке. Этим центром было проведено картографирование растительности ФРГ и соседних государств, здесь состоялись многие международные конференции, стажировались многие исследователи из других стран, благодаря чему методико-теоретические основы школы Браун-Бланке быстро распространились по всему миру. Авторитет системы методических и теоретических воззрений Й. Браун-Бланке и его школы во всем мире чрезвычайно высок и его система классификации растительных сообществ на основе диагностических видов на сегодняшний день является наиболее широко используемой.

В 1923 г. в Московском государственном университете создается кафедра геоботаники, заведующим которой становится В. В. Алехин. Здесь он и создает московскую геоботаническую школу. Исследования состава, структуры, динамики и распространения растительных сообществ степей и лугов, особенно пойменных, проведенные представителями этой школы и, прежде всего, самим В. В. Алехиным, представляют большую ценность для геоботаники. К сожалению, после смерти В. В. Алехина в 1946 г. московская школа потеряла свое прежнее значение.

В Ленинграде академик В. Н. Сукачев на примере лесов таежной зоны разрабатывает метод эколого-ценотических рядов, а также детальную классификацию типов сукцессий, основанную главным образом на соотношении «внутренних» и «внешних» факторов в жизни растительных сообществ. В начале 40-х гг. В. Н. Сукачевым было создано биогеоценологическое направление, которое в значительной степени продвинуло знания о функции растительного сообщества как части всего природного единства живого и неживого — биогеоценоза.

Л. Г. Раменский, работая сначала в Воронежской области, а с 1928 г. в Институте кормов им. В. Р. Вильямса под Москвой, развивает комплексное направление изучения растительности, среды и земель. Значимость сделанных им и его учениками работ трудно переоценить. Л. Г. Раменский:

1) обосновал ординационное направление в геоботанике и экологии, а также разработал методику градиентного анализа;

- 2) доказал, что растительный покров следует изучать как многомерное явление, и создал соответствующую методику;
- 3) разработал методику построения экологических шкал;
- 4) доказал преобладающее значение непрерывного характера растительного покрова;
- 5) создал целостное учение о единстве растительного и почвенного покровов;
- 6) одним из первых стал целеустремленно употреблять точные количественные методы и всячески пытался устранить субъективизм в геоботанических описаниях (Трасс, 1976).

Подводя итог развития геоботаники в данный период, можно сказать, что в это время были достигнуты значительные успехи в изучении растительности, были созданы теоретические и практические основы различных систем классификации растительности, сформировались картографические школы и были созданы довольно детальные карты растительности. Но при этом практически всеми исследователями абсолютизируется дискретность, целостность фитоценозов, они представляются более или менее четко отграниченными друг от друга в пространстве. Основным же фактором организации сообщества считаются преобладающие по массе виды. Несмотря на то, что наряду с теорией дискретности растительных сообществ развивается и теория непрерывности растительности (в СССР, США, Италии и др.), последняя еще не получает признания и зачастую несправедливо критикуется.

Пятый период — период переоценок и внедрения новых методов, продолжался с начала 50-х до начала 60-х гг. XX в. Он характерен тем, что количество информации, противоречащей теории дискретности фитоценозов, становится настолько значительным, что ее уже нельзя игнорировать. В это время широко распространяются методы ординации и градиентного анализа. В США появляются работы Р. Уиттекера по изучению растительности горных систем США, а также работы по изучению растительности штата Висконсин, которые выполнила группа ученых под руководством Дж. Кертиса. Чрезвычайно широкий размах получают работы в области количественной экологии и статистической геоботаники (В. И. Василевич, П. Грейг-Смит и др.). Все это приводит к тому, что формируется система понятий о континууме растительности.

Свое прежнее значение и место постепенно утрачивают крупные и влиятельные школы динамической экологии (Ф. Э. Клемен-

тса) и уппсальская (Г. Э. Дю Ри), но в то же время укрепляет свое положение школа Й. Браун-Бланке. Возникают новые школы и направления: висконсинская школа ординации и градиентного анализа (Р. Уиттекер, Дж. Кертис и др.), английская школа статистической геоботаники (П. Грейг-Смит).

Шестой — современный синтетический период, который начался с 60-х гг. XX в. Современное развитие геоботаники идет в нескольких направлениях:

классификационном (изучение дифференцированности растительного покрова в пространстве, его разбиение на единицы различного масштаба и построение иерархических систем выделенных единиц, а также выявление закономерностей размещения выделенных единиц в пространстве и их причины);

структурно-функциональном (изучение различных аспектов строения и функционирования фитоценоза);

динамическом (изучение изменения растительного покрова во времени и его причины);

экологическом (изучение взаимоотношений фитоценоза с окружающей средой);

продукционно-энергетическом (изучение переноса и превращения энергии в фитоценозе, анализ продуктивности растительных сообществ);

экспериментально-биоценотическом (экспериментальное изучение влияния факторов среды, внутри- и межвидовых взаимоотношений путем активного вмешательства в изучаемые сообщества, создание искусственных фитоценозов и т. д.);

синзоологическом (разработка научных основ сохранения редких и уникальных растительных сообществ).

1.3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА БЕЛАРУСИ

Растительный покров Беларуси по сравнению с сопредельными территориями начал исследоваться довольно поздно. Несмотря на то что первые сведения о флоре республики относятся к концу XVIII в., началом целенаправленных работ по изучению растительности Беларуси можно считать лишь конец XIX в. В это время выходят работы А. Ремана «Kotlina Prypeci i blota Pinskiе» (Rehman, 1886), Г. И. Танфильева «Болота и торфяники Полесья» (1895) и «Геоботаническое описание Полесья» (1899), в которых

оценивается влияние проводившегося в 1873—1898 гг. осушения болот на растительный покров Полесской низменности. В 1900 г. выходит в свет работа И. К. Пачоского «О растительных формациях и происхождении флоры Полесья», которая подводит итог многолетнего изучения флоры и растительности Полесья этим известным ученым. В 1902—1903 гг. публикуется «Характеристика Беловежской пуши и исторические данные о ней» Н. К. Генко, в которой автор излагает одну из первых типологических классификаций лесов. В 1907 г. В. С. Доктуровский публикует «Очерк растительности Минского Полесья», за которым следует целая серия статей, посвященных исследованию болот Беларуси. Стоит отметить, что эти работы содержат не только информацию о растительности изучаемых районов, но и крупные теоретические обобщения, которые в дальнейшем использовались исследователями растительного покрова Беларуси при изучении различных типов растительности. В целом, несмотря на приведенные выше работы, исследование растительности республики в дореволюционный период носило фрагментарный, отрывочный характер и территория Беларуси, по сути, являлась в этом отношении «белым пятном».

Активизация исследований растительного покрова восточных регионов Беларуси приходится на 20-е гг. XX ст. Это связано, главным образом, с тем, что ученые, работающие в созданных в это время высших учебных заведениях и научно-исследовательских учреждениях, начинают целенаправленно и как можно более полно обследовать растительность республики в различных районах. При этом производится, в первую очередь, оценка растительных ресурсов республики, их размещение и продуктивность, возможные пути использования, а также решается ряд научных проблем. Для выполнения этой работы организуется серия экспедиций по изучению флоры и растительности Беларуси, в работе которых, помимо белорусских исследователей, принимает участие значительное число ученых из России, преимущественно из Санкт-Петербурга. В ходе проводимых в это время маршрутным методом работ, выполненных В. В. Адамовым, Г. И. Васильковым, З. Н. Денисовым, Н. А. Збитковским, В. А. Михайловской, О. С. Полянкой, Н. А. Пряхиным, Н. М. Савич и другими исследователями, была обследована почти вся территория восточной части Беларуси. Это в конечном итоге позволило О. С. Полянке дать первые обобщающие сводки о растительном покрове республики. В период 1926—1931 гг. ею была опубликована серия статей, а также книга «Склад фле-

ры Беларусі і географічнае пашырэнне паасобных раслінных відаў» (1931). Эта книга, помимо флористической части, содержит информацию о границах ареалов важнейших зональных древесных видов Беларуси (ели, граба, ольхи серой), многих кустарников и травянистых растений, в ней были впервые описаны черты зональности лесов и проведено ботанико-географическое районирование территории республики.

Одновременно с геоботаническими исследованиями на территории БССР польские исследователи изучают растительный покров Западной Беларуси. В начале 20-х гг. в Польшу возвращается И. К. Пачоский, который в то время являлся уже известным ученым. Работая в Беловеже, он публикует несколько десятков теоретических статей, а также продолжает начатое еще в 90-х гг. XIX в. изучение растительности Полесья. Результатом проведенного им детального изучения лесов Беловежской пушчи является классификация и подробный анализ лесов, болот и лугов этого массива. Помимо И. К. Пачоского, изучением растительного покрова Западной Беларуси занимались такие ученые, как В. Шафер, А. Козловская, В. Едлиньский, С. Тышкевич, И. Домбковская, Б. Гриневецкий и др. С. Кульчинский в течение длительного времени изучает полесские болота и результаты своих исследований в 1939—1940 гг. излагает в двухтомной монографии «*Torfowiska Polesia*».

В конце 20-х гг. XX в. начинается научная деятельность одного из самых крупных исследователей растительности нашей республики — И. Д. Юркевича. С 1930 г. под его руководством проводятся обширные лесотипологические исследования, результатом которых является разработанная к 1940 г. первая общая классификация типов леса и лесорастительное районирование территории Беларуси. В послевоенное время именно И. Д. Юркевич явился организатором геоботанических исследований в республике. Под его руководством коллективом ученых (Д. С. Голлод, В. С. Гельтман, В. С. Адериho, В. И. Парфенов и др.) были изучены структура, распространение, продуктивность, экологическая приуроченность основных лесных формаций Беларуси. Полученные данные позволили дать общую характеристику лесной растительности республики. И. Д. Юркевичем проведена единая классификация типов леса (Юркевич, 1972), а также дан географический анализ и разработан вариант лесорастительного районирования Беларуси (Юркевич, Гельтман, 1962).

Изучению болотной растительности в Беларуси уделялось большое внимание: изучались особенности формирования и рас-

пространения болот Беларуси, их классификация и районирование. При этом главным образом исследовалось происхождение и запасы торфяных залежей, влияние мелиорации на болотные массивы, а также особенности хозяйственного использования мелиорированных земель. Так, З. Н. Денисовым изучались особенности образования болот, а также вопросы организации лугового хозяйства на торфяных почвах. А. П. Пидопличко была дана подробная характеристика торфяных месторождений Беларуси. Особенности строения, функционирования, происхождение и хозяйственное использование лесов на болотах подробно исследовались Л. П. Смоляком.

Луга были предметом изучения многих исследователей растительного покрова нашей республики. Пойменные луга долин рек Днепра, Сожа и Припяти изучались И. П. Яновичем, междуречья Днепра и Припяти — П. Н. Санько, поймы Случи — И. И. Ясинским, Горыни — Г. А. Ким, Немана — Н. А. Буртыс. Л. М. Сапегин в течение многих лет исследует структуру и изменчивость луговых фитоценозов юго-восточных районов Беларуси.

Своеобразным итогом изучения растительности Беларуси в этот период явилась среднемасштабная карта растительности нашей республики, составленная в 1979 г. под руководством И. Д. Юркевича коллективом авторов.

В настоящее время, исходя из потребностей сельского и лесного хозяйства, продолжают исследования по унификации единиц классификации различных типов растительности и переводе их в хозяйственные типологические единицы. Проводятся исследования по изучению природной динамики растительных сообществ, их изменения под влиянием человека, для чего осуществляются мониторинговые исследования различных типов растительности.

В то же время, наряду с традиционно развиваемыми направлениями исследований, в Беларуси начинают развиваться синтаксономические и синэкологические исследования. Так, классификация пойменных лугов юго-востока Беларуси на основе метода Браун-Бланке проведена Л. М. Сапегиным, общая классификация природной травянистой растительности нашей республики выполнена И. М. Степановичем. Первые шаги делаются во флористической классификации лесной, болотной и прибрежно-водной растительности.

2. ВЛИЯНИЕ ОСНОВНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСТЕНИЯ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

2.1. ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРАХ

Растения, не говоря уже о растительных сообществах, не могут существовать в отрыве от факторов внешней среды, которые в той или иной степени постоянно воздействуют на все организмы. Каждый фактор, как правило, является не постоянной величиной (хотя такие, несомненно, также есть — например сила гравитации), а варьирует в определенных пределах, причем в большинстве случаев варьирование это будет не дискретным, а более или менее постепенным, то есть каждый фактор будет изменяться по градиенту.

Экологические факторы, воздействующие на растения, можно разделить на **абиотические**, т. е. факторы неживой природы, и **биотические**, являющиеся следствием взаимоотношений организмов. Факторы, связанные с влиянием человека, иногда выделяют в отдельную группу **антропогенных** факторов. Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется **экотопом**, а вся совокупность факторов, включая биотические — **биотопом**.

Абиотические факторы подразделяются:

на климатические — свет, тепло, воздух, вода (включая осадки в различных формах и влажность воздуха);

эдафические, или почвенно-грунтовые (химические, физические и механические свойства почв и грунтов);

орографические — условия рельефа (характер рельефа, высота над уровнем моря, протяженность, характер склонов и др.).

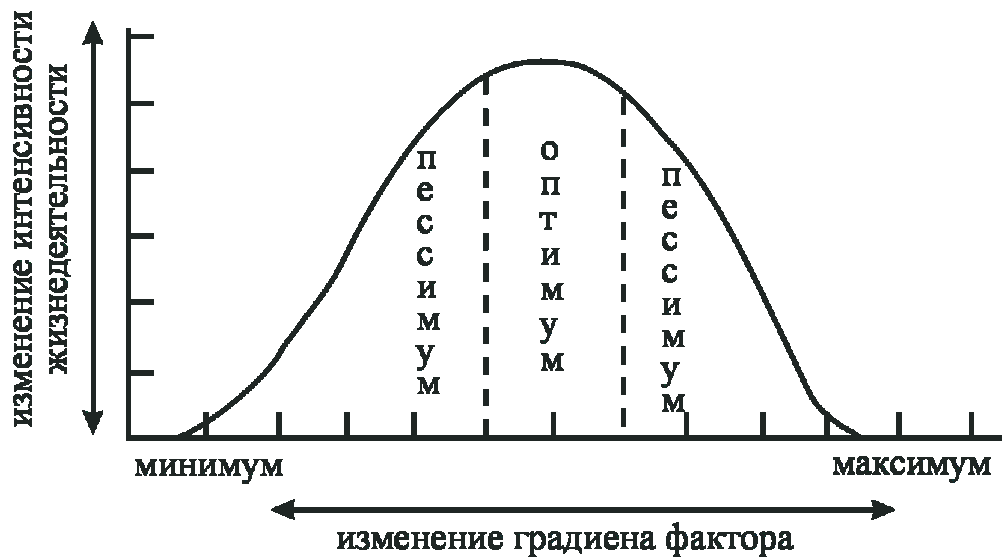


Рис. 2.1. Изменение жизнедеятельности организмов или сообществ в зависимости от дозировки фактора

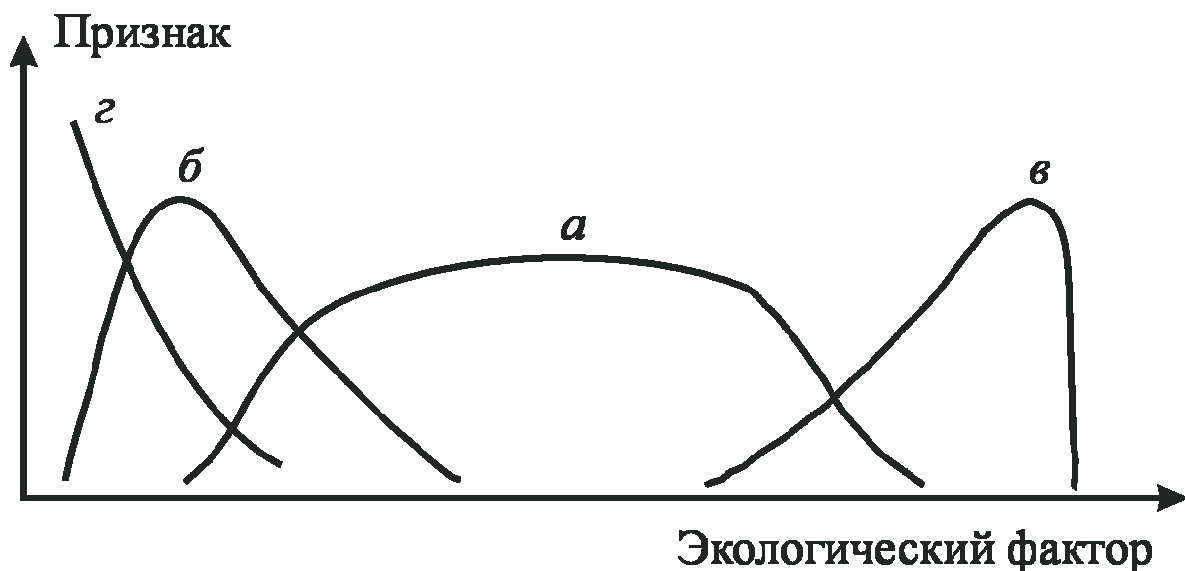


Рис. 2.2. Типы форм связи видов с экологическими факторами. а – при экологической неоднородности популяций; б–г – при экстремальных значениях экологического фактора.

Биотические факторы можно разделить на 2 группы:
 взаимоотношения растений с консортами;
 взаимоотношения растений друг с другом.

Каждый фактор обладает определенной **амплитудой значений**, причем для каждого вида растений и определенного растительного сообщества **диапазон толерантности** (набор значений фактора, при которых он может существовать) неодинаков. Наимень-

шее значение фактора, при котором может существовать тот или иной вид или сообщество, называется **минимумом**, а наибольшее — **максимумом**. Наиболее благоприятный для организма или сообщества диапазон значений фактора называется **оптимумом** или **оптимальным значением**. Те значения фактора, при которых организм или сообщество существует, но в той или иной степени угнетен, называются **пессимальными значениями** или **пессимумом** (рис. 2). Следует отметить, что к некоторым факторам понятие оптимума неприменимо. Так, к примеру, все значения ионизирующей радиации вредны для организма, причем чем сильнее значение этого фактора, тем больший вред он оказывает.

Если нет каких-либо ограничений, зависимость характеристики вида от значений дозировки фактора выражается колоколообразной симметричной кривой. Вообще подобная симметричная колоколообразная кривая представляет скорее исключение, чем правило. Она имеет место при определенных условиях: если популяция экологически однородна (что, по-видимому, редкое

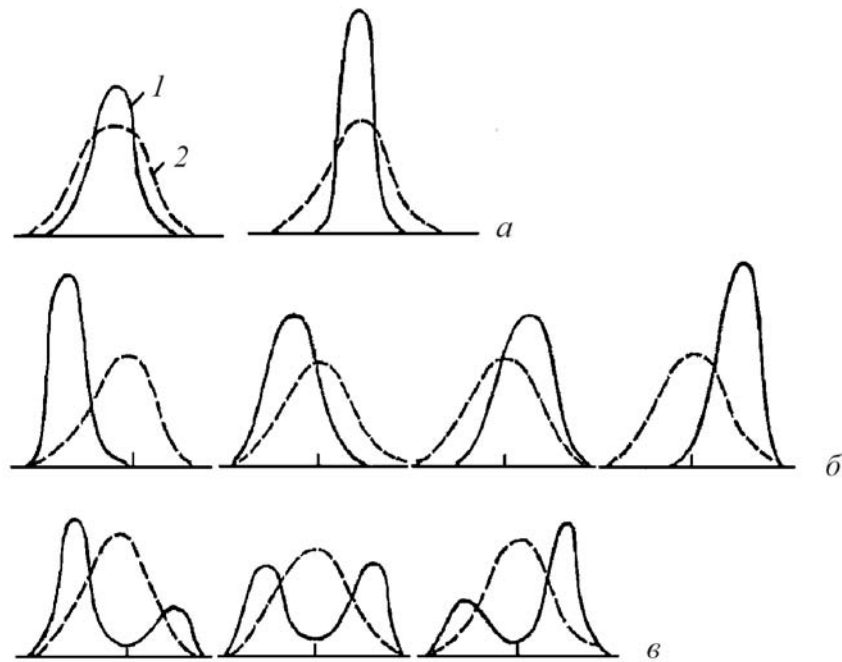


Рис. 3. Схематическое изображение возможных различий между син- и аутэкологическими амплитудами и оптимумами (Сапегін, 2000). а – оба оптимума совпадают; б – синэкологический оптимум сильно смещен по отношению к аутэкологическому; в – формируются два синэкологических оптимума (объяснения в тексте). 1 – синэкологическая амплитуда; 2 – аутэкологическая амплитуда

явление); если экологическая амплитуда находится вне зоны экстремальных значений экологического фактора; при постоянных или меняющихся синхронно с исследуемым фактором значениях других экологических факторов; наконец, при отсутствии сильных конкурентов. Понятно, что такие условия можно соблюсти разве что в эксперименте. Обработка материалов, полученных в природной обстановке, дает несколько иные типы кривых распределения (рис. 3). Экологическая неоднородность может приводить к тому, что вершина кривой “срезается”, так как для разных экотипов в пределах популяции оптимальными становятся разные значения экологического фактора. В зоне, близкой к экстремуму экологического фактора, шкала часто становится неравномерной, то есть чем ближе к крайнему значению экологического фактора, тем большее значение имеет для растения каждый шаг по шкале. Это приводит к асимметричности кривой. Иногда экологический оптимум вообще соответствует крайнему значению экологического фактора в естественных условиях.

Необходимо различать потенциальные экологические оптимумы и амплитуды видов и реальные, фактические. В литературе они называются по-разному, образуя следующие пары: потенциальный экологический оптимум (амплитуда) — реальный оптимум (амплитуда); физиологический — экологический; аутэкологический — синэкологический; экологический — эколого-фитоценотический; экологический — фитоценотический. Нам кажется, что лучше использовать термины **аутэкологические** оптимум и амплитуда и **синэкологические** оптимум и амплитуда. **Аутэкологические** оптимум и амплитуда могут быть установлены только в эксперименте с чистыми одновидовыми посевами при оптимальных для исследуемого вида значениях всех остальных экологических факторов. **Синэкологические** оптимум и амплитуда выявляются на основе наблюдений в естественных условиях с охватом всех типов местообитаний исследуемого вида.

Аут- и синэкологические оптимумы и амплитуды обычно не совпадают (рис. 4), и причины этого могут быть различными. Так, оптимальные для вида значения какого-либо фактора могут различаться в зависимости от выраженности иных экологических факторов. Существенно влияет на синэкологическую амплитуду и фитоценотическая обстановка. Сильные конкуренты и виды, сильно изменяющие среду, могут вытеснять более слабые виды из благоприятных для них условий местообитания, вследст-

вие чего их синэкологическая амплитуда становится заметно уже аутэкологической (рис. 4а). Может также происходить и сдвиг синэкологического оптимума по отношению к аутэкологическому (рис. 4б). Так, несмотря на то что овсик извилистый (*Avenella flexuosa*) имеет довольно широкую экологическую амплитуду по отношению к кислотности почвы (рН от 3 до 7), в природе он встречается практически исключительно на сильнокислых почвах, так как только в таких условиях он является в достаточной степени конкурентноспособным. Как мы видим, синэкологический оптимум данного вида сильно сдвинут в сторону аутэкологического пессимума. Иногда отдельные виды могут почти полностью вытесняться из благоприятных для них условий, благодаря чему появляются два синэкологических оптимума (рис. 4в). К примеру, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) имеет два синэкологических оптимума по отношению к фактору увлажнения — верховые болота и сухие песчаные почвы. Именно в этих природных условиях сосна является в достаточной степени конкурентноспособным видом и формирует коренные сосновые леса. В то же время, как показывают результаты культивирования этого вида, наиболее продуктивные сообщества формируются при посадке сосны на свежих почвах. То есть аутэкологический оптимум данного вида лежит в условиях средних значений фактора увлажнения почвы.

Не следует думать, что оптимумы всегда и значительно отличаются друг от друга. У конкурентно сильных видов и мощных эдификаторов тот и другой оптимумы обычно совпадают. Кроме того, совпадение может наблюдаться в отсутствии конкурентов при обитании в экстремальных условиях, например засоления.

Виды, могущие существовать при широкой амплитуде факторов, называют **эвритопными** (виды с широкими экологическими амплитудами), а виды, существование которых возможно только при узкой амплитуде факторов, называются **стенотопными** (виды с узкими экологическими амплитудами). Естественно, что эвритопные виды при прочих равных условиях будут занимать гораздо более обширные территории, чем виды стенотопные. Такие же подразделения видов возможны и по отношению к любому отдельному экологическому фактору: виды могут быть эври- и стенотермными (по отношению к температурам среды), эври- и стеногалинными (по отношению к солености) и т. д. То есть можно говорить о видах, имеющих широкую или узкую экологичес-

кую амплитуду по отношению ко всем или к одному из факторов. Экологические характеристики видов могут быть использованы для оценки условий местообитания. Очевидно, что условия местообитания, в которых встречен конкретный вид, находятся в пределах его экологической амплитуды. Индикационная значимость видов тем выше, чем уже его экологическая амплитуда. Стенотопные виды точнее определяют (индицируют) условия местообитания.

Однако не следует забывать о том, что в природе экологические факторы действуют не изолированно друг от друга, а совместно. С одной стороны, это может приводить к сужению синэкологической амплитуды вида по многим экологическим факторам в том случае, когда для вида условия по одному экологическому фактору будут пессимальными. С другой стороны, экологические факторы могут в той или иной степени замещать друг друга. К примеру, растения, которые в умеренном поясе не могут жить под пологом леса из-за недостатка света, в тропическом лесу, при более высоких температурах, переносят значительно больший недостаток освещения. То есть в данном случае высокая температура «заместила» недостаток света.

Как было сказано выше, подавляющее большинство как биотических, так и абиотических факторов имеют клинальную изменчивость, то есть значение фактора постепенно изменяется от минимального значения к максимальному. В этом случае говорят о **градиенте** того или иного фактора. В природе имеются природные экологические градиенты различных типов, и их совместное действие определяет структуру экологических условий биосферы в целом и любой конкретной местности.

Можно выделить четыре основных типа градиентов экологических факторов среды:

- **широтно-зональный градиент** формируется под воздействием различий в количестве солнечного тепла, поступающего на разные участки планеты;
- **высотно-поясной градиент** формируется под влиянием изменения температуры, влажности, атмосферного давления и других факторов по мере подъема от поверхности земли;
- **градиент континентальности** возникает вследствие изменения атмосферного давления и характера циркуляции атмосферных масс по мере удаленности территории от центра континента к океанам;

• **катенный градиент** является результатом перераспределения влаги и химических веществ почв по мезорельефу в рамках конкретной местности.

Для проявления трех первых градиентов необходимы очень большие территории, такие, как отдельные континенты, горные цепи или, в крайнем случае, отдельные горы. Действие этих трех градиентов приводит к тому, что в растительном покрове Земли можно выделить отдельные зоны, о которых будет говориться ниже, при рассмотрении различных систем классификации растительности. В то же время катенный градиент проявляется на уровне отдельных ландшафтов и его наличие зачастую является основным фактором, приводящим к локальной дифференциации растительного покрова.

Что же такое катена? Катена в переводе с латинского означает цепь. **Катена** — это геоморфологический профиль, проходящий от самого высокого места территории к самому низкому. Верхние участки цепи — самая сухая часть катены, нижние — самая влажная. Сверху вниз по катене большинство факторов меняется последовательно и плавно, то есть градиентно. При этом меняются не только экологические условия, но также и многие биологические параметры биоценозов (численность, разнообразие, биомасса организмов, биотическая продуктивность и т. д.). То есть в данном случае можно говорить не только о катене экотопов, но и о катене биоценозов.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называется **комплексным градиентом**. Р. Уиттекер писал, что нет экологических факторов, которые не объединялись бы в комплексные градиенты. Комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру фитоценозов в большей степени, чем другие, называются **ведущими**. Ведущие комплексные градиенты всегда включают в свой состав **лимитирующие факторы** среды, то есть те факторы, которые находятся в максимуме или в минимуме и поэтому сильнее прочих воздействуют на распределение и развитие растений.

Так, в тундровой зоне основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, поскольку влаги там достаточно, а обеспеченность элементами питания зависит от тепла. Чем теплее субстраты, тем активнее в них идет процесс минерализации и меньше накапливается неразложившихся остатков растений. В зоне тайги основу ведущего комплексного градиента

составляет обеспеченность почв питательными элементами, поэтому почвы, образующиеся на карбонатных породах, богатых кальцием и другими минеральными элементами, позволяют формироваться сообществам с высокой продуктивностью. Однако в южной части зоны тайги возрастает роль второго комплексного градиента, связанного с увлажнением. В лесостепной и степной зоне ведущий комплексный градиент объединяет экологические факторы, связанные с увлажнением, так как здесь почвы богаты питательными элементами.

2.2. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Свет

Свет является одним из основных абиотических факторов, влияющих на жизнедеятельность растений. Только на свету происходит фотосинтез и, следовательно, могут существовать фотосинтезирующие растения.

Следует помнить, что в растении непрерывно, вне зависимости от условий освещенности идет процесс дыхания, противоположный ассимиляции. При слабой интенсивности освещения количество энергии, затрачиваемое растением на дыхание, превышает то количество солнечной энергии, которое может быть связано растением в процессе фотосинтеза. Та интенсивность освещения, при которой расход энергии при дыхании полностью компенсируется энергией, запасаемой в процессе фотосинтеза, носит название **компенсационной точки**. У разных видов растений, в зависимости от их приспособленности к условиям окружающей среды, значение компенсационной точки может сильно различаться.

В зависимости от требовательности растений к количеству света, а также от влияния света на анатомо-морфологические особенности растительного организма выделяются 4 экологические группы растений.

Гелиофиты — светолюбивые растения, у которых компенсационная точка находится высоко, то есть процесс фотосинтеза начинает преобладать над процессом дыхания только при высокой интенсивности освещения и при этом не происходит его ингибирования при избыточном освещении. Для гелиофитов характерен замедленный рост побегов, низкая активность роста почек возобнов-

ления, в результате чего формируются низкорослые, компактные растения, а в горах — подушковидные. Листья, как правило, толстые, плотные, клетки эпидермиса не имеют хлоропластов, верхний эпидермис с толстой кутикулой, у горизонтально расположенных листьев мезофилл листа четко дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму, межклетники небольшие, хлоропласты в клетках мелкие, многочисленные (рис. 5).

Сциофиты — тенелюбивые растения, у которых процесс фотосинтеза преобладает над процессом дыхания уже при слабой освещенности, тогда как высокая интенсивность солнечного света приводит к ингибированию фотосинтеза. Эти растения, как правило, могут довольствоваться короткими промежутками времени, когда интенсивность фотосинтеза возрастает благодаря падению на растение солнечного блика, тогда как все остальное время освещенность может быть ниже компенсационной точки (рис. 6).

Для сциофитов характерны тонкие листья, клетки эпидермиса которых часто содержат хлоропласты, верхний эпидермис с тонкой кутикулой, мезофилл листа очень слабо или вообще не дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму, межклетники крупные, хлоропласты в клетках крупные, их немного (см. рис. 5).

Умбропатенты (факультативные сциофиты) — теневыносливые растения, которые находятся в оптимальных условиях при достаточно высокой интенсивности освещения, но тем не менее способные в течение длительного времени выносить сильное затенение. В большинстве своем это виды, обладающие высокой экологической пластичностью. Фотосинтез у таких рас-

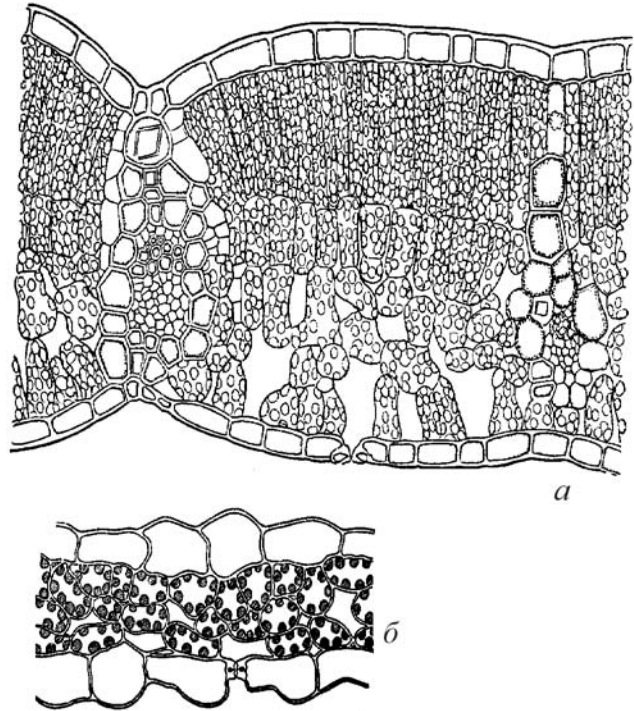


Рис. 5. Анатомическое строение листа гелиофита (а) и сциофита (б).
а — световой лист бука; б — лист кислицы обыкновенной

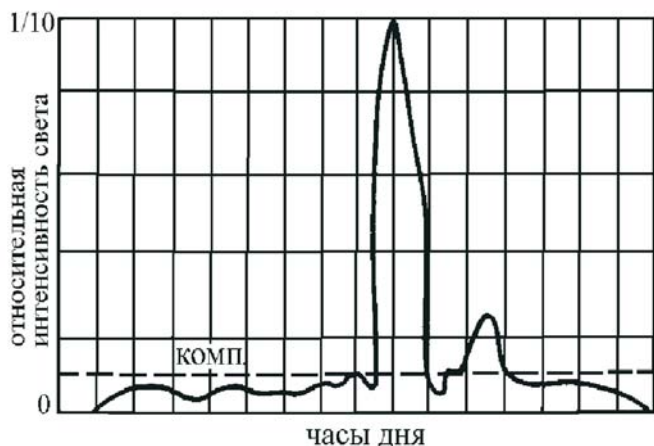


Рис. 6. Изменение интенсивности света в местопребитании кислицы обыкновенной (Воронов, 1973)
КОМП. — интенсивность света, соответствующая компенсационной точке кислицы

чередование дня и ночи в течение суток (фотопериодизм). Фотопериодизм закономерно меняется от экватора к умеренным и холодным зонам. Так, в районе экватора день практически равен ночи в течение всего года, тогда как в высоких широтах летом день значительно превышает ночь, а зимой — наоборот. Растения умеренных и холодных зон (растения длинного дня) в период своего роста нуждаются в высокой продолжительности светлого периода, для того чтобы накопить достаточное количество органического вещества. Если их поместить в условия короткого дня, то они будут вегетировать, но не смогут перейти к цветению и плодоношению, так как будут испытывать постоянный недостаток в пластических веществах для образования цветков и плодов. Растения короткого дня, перенесенные в условия длинного светового дня, также не смогут перейти от вегетативного развития к генеративному. Это связано с тем, что в данном случае короткого темного периода будет недостаточно для оттока всех накопленных органических веществ из листьев и подготовки ассимиляционного аппарата к фотосинтезу. При этом продолжительность дня и ночи может быть одним из факторов, определяющих северную и южную границы распространения некоторых видов.

тений начинает преобладать над дыханием уже при низких значениях освещенности, но при увеличении интенсивности света не происходит ингибирования фотосинтеза, в отличие от типичных сциофитов.

Агелиофиты — растения, не нуждающиеся в свете (некоторые паразиты, сапротрофы).

Помимо общего количества света, получаемого в течение дня, для растений также очень важно

Частично отражая, частично поглощая и частично пропуская через себя, растение способно изменять интенсивность освещения и, что не менее важно, его спектральный состав. Таким образом, растения дифференцируют световые условия. К примеру, у древесных растений это зачастую приводит к тому, что часть ветвей в кроне не получает света в достаточном количестве и соответствующего качества, что в конечном итоге приводит к отмиранию нижних ветвей кроны (рис. 7). Количество света, проникающее сквозь крону деревьев, при этом будет тесно связано со значением компенсационной точки. Так, для лиственницы европейской (*Larix decidua*) относительный минимум силы света составляет примерно 20 % от полного дневного освещения, а для ели европейской (*Picea abies*) — лишь 3 %. Именно эти значения и будут определять световой режим под пологом данных видов деревьев.

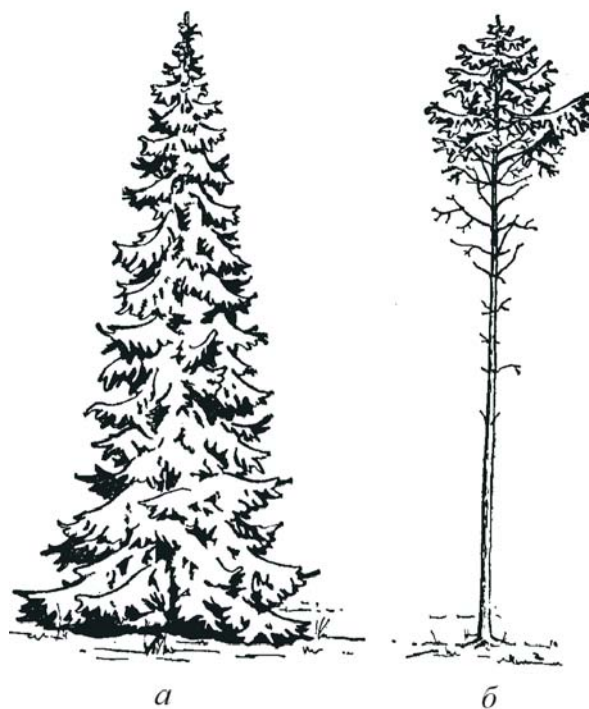


Рис. 7. Влияние условий произрастания на форму кроны ели (Жизнь растений, 1974).
а — растение, выросшее вне леса; б — в лесу

Тепло

Тепло является одним из наиболее важных экологических факторов, который определяет распределение растений по земному шару. Общий температурный диапазон активной жизни для растений на поверхности нашей планеты колеблется в довольно узких рамках — от +55 С до —70 С. Причем, помимо общего количества тепла, очень важное значение имеет также распределение его во времени, т. е. **температурный режим**. На суше температурный режим сравнительно постоянен лишь в тропиках, на остальной же территории планеты он изменяется в двух направлениях: от тропиков к полярным широтам уменьшается общее количество тепла, поступающего на поверхность Земли, а

при продвижении от побережья вглубь континентов возрастают амплитуды колебаний суточных и годовых температур.

Все растения по отношению к температуре окружающей среды можно разделить на две группы: эвритермные и stenотермные. **Эвритермные** растения имеют широкую экологическую амплитуду по отношению к этому фактору и, следовательно, способны существовать при больших колебаниях температуры среды. Способствуют этому, как правило, различные физиологические механизмы адаптации. Это выражается в особенностях химического состава протоплазмы (в частности, в ее способности изменять концентрацию растворимых веществ в широких пределах), теплоустойчивости ферментов, положении оптимума их активности и др. Классическим примером эвритермного вида может быть мятлик однолетний (*Poa annua*) — вид-космополит, широко распространенный от тундровой зоны и до субтропиков. **Stenотермные** растения приспособлены к относительно постоянным температурным условиям и не переносят их сильного колебания. Stenотермными являются многие тропические растения. Так банан (*Musa x paradisiaca*) при понижении температуры ниже +16 °С практически прекращает свой рост.

Растения и, тем более, растительные сообщества зачастую способны оказывать существенное влияние на суточный, сезонный и годовой ход температур. Особенно сильно подобное влияние выражено в лесных сообществах. Так, под пологом леса уменьшаются суточные и сезонные амплитуды температур, то есть температурный фон становится более ровным. По сравнению с открытыми пространствами в лесах несколько ниже средние суточные и годовые температуры, что связано, в первую очередь, с перехватом и отражением значительной части солнечной энергии кронами деревьев.

Вода

Вода как экологический фактор для растений может иметь значение в виде атмосферных осадков (их количества, формы (дождь, туман, роса, снег и др.), продолжительности, распределения во времени), а также в виде содержания водяного пара в атмосфере. Не следует забывать и о том, что лимитирующее воздействие на растения фактора влажности может в очень сильной степени зависеть от воздействия других абиотических факторов, особенно если они имеют критические значения. К примеру, низкая температура может препятствовать всасыванию воды из

почвы, тогда как излишне высокая — приводит к чрезмерной ее транспирации растениями.

По отношению к воде как к экологическому фактору выделяются следующие группы растений:

- **ксерофиты** — растения сухих местообитаний, которые могут переносить перегрев и обезвоживание. Ксерофиты в зависимости от способа перенесения неблагоприятных условий подразделяются на несколько подгрупп:

- **эуксерофиты** хорошо переносят длительное обезвоживание и перегрев, так как их протоплазма имеет очень высокое осмотическое давление, а обмен веществ малоинтенсивен. Они имеют сравнительно неглубоко расположенную корневую систему и ксероморфное строение надземных органов (опущение, плотные сильно кутинизированные покровные ткани, в различной степени редуцированные листья и др.);

- **гемиксерофиты** устойчивы к засухе благодаря мощной корневой системе, достигающей грунтовых вод, интенсивным процессам транспирации и обмена веществ; не выносят обезвоживания;

- **суккуленты** устойчивы к засухе благодаря сильному развитию водозапасающей паренхимы в стебле, листьях или корне, клетки которой имеют большую вязкость протоплазмы и содержат большое количество связанной воды, а также плотным, часто кутинизированным покровным тканям; не выносят обезвоживания;

- **пойкилоксерофиты** при обезвоживании впадают в анабиоз;

- **криофиты** — растения, приспособленные к сухим холодным местообитаниям, например высокогорьям;

- **психрофиты** — ксероморфные растения, произрастающие на влажных холодных почвах; дефицит влаги у них связан с низкими температурами;

- **мезофиты** — растения, обитающие в условиях с более или менее достаточным, но не избыточным количеством воды в почве. Среди мезофитов выделяют особую группу **эфмеров** (однолетние растения) и **эфмероидов** (многолетники), вегетация которых длится всего несколько недель, и они, зачастую обитая в засушливых зонах, для вегетации используют период с достаточной водообеспеченностью;

- **гигрофиты** — сухопутные растения, произрастающие в условиях высокой влажности грунта и воздуха; у них отсутствуют приспособления, ограничивающие расходование воды, и сла-

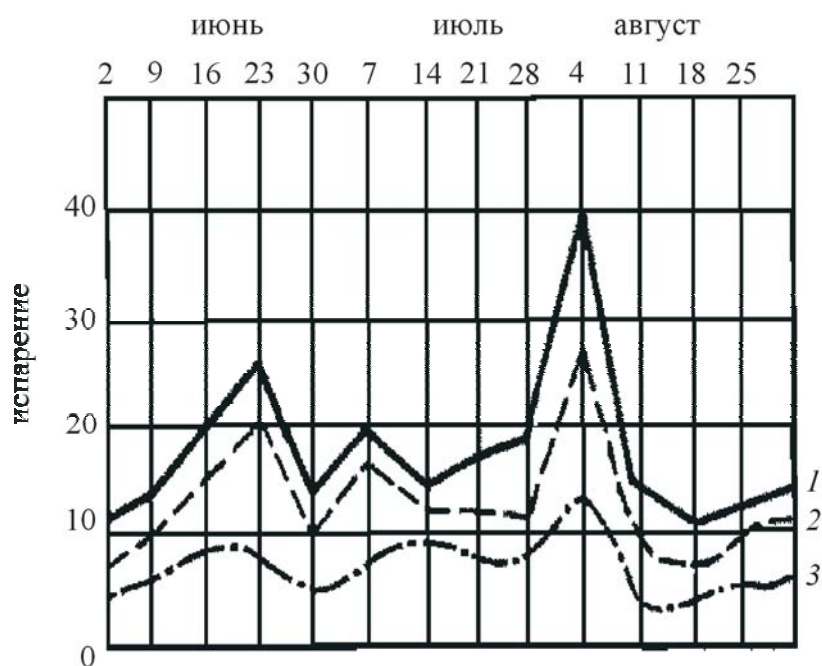


Рис. 8. Среднее дневное испарение по неделям в Юго-Восточной Небраске в 1917 г. (Воронов, 1973).
1 – прерии; 2 – заросли кустарников; 3 – лес

бо развитая корневая система, поэтому даже незначительный недостаток воды вызывает их увядание;

- **гидрофиты** — водные растения, прикрепленные к грунту и погруженные в воду только нижними частями, с хорошо развитыми корнями, механическими тканями и сосудами.

- **гидатофиты** — водные растения, целиком или большей частью погруженные в воду, с очень слабо развитыми или иногда отсутствующими корневой системой, механическими тканями и сосудами.

При анализе распределения осадков на поверхности нашей планеты выявляются определенные закономерности. Так, наибольшее количество осадков выпадает на экваторе, по направлению к тропикам и субтропикам их количество падает, затем вновь возрастает в умеренных зонах и вновь падает в Арктике и Антарктике. Это зависит от характера циркуляции атмосферы на нашей планете: устойчивый восходящий ток теплого и влажного воздуха в районе экватора, нисходящий ток жаркого сухого воздуха в тропиках, а также ход циклонов в умеренных зонах. Помимо характера циркуляции атмосферы, значительную роль в определении количества годовых осадков играет расстояние от теплого моря: чем оно ближе, тем больше осадков выпадает. Немаловажную роль в перераспределении осадков играют горные системы, которые способны препятствовать нормальной циркуляции атмосферы над сушей. Результатом этого часто бывает чрезмерное количество осадков с одной стороны горной системы и недостаток — с другой.

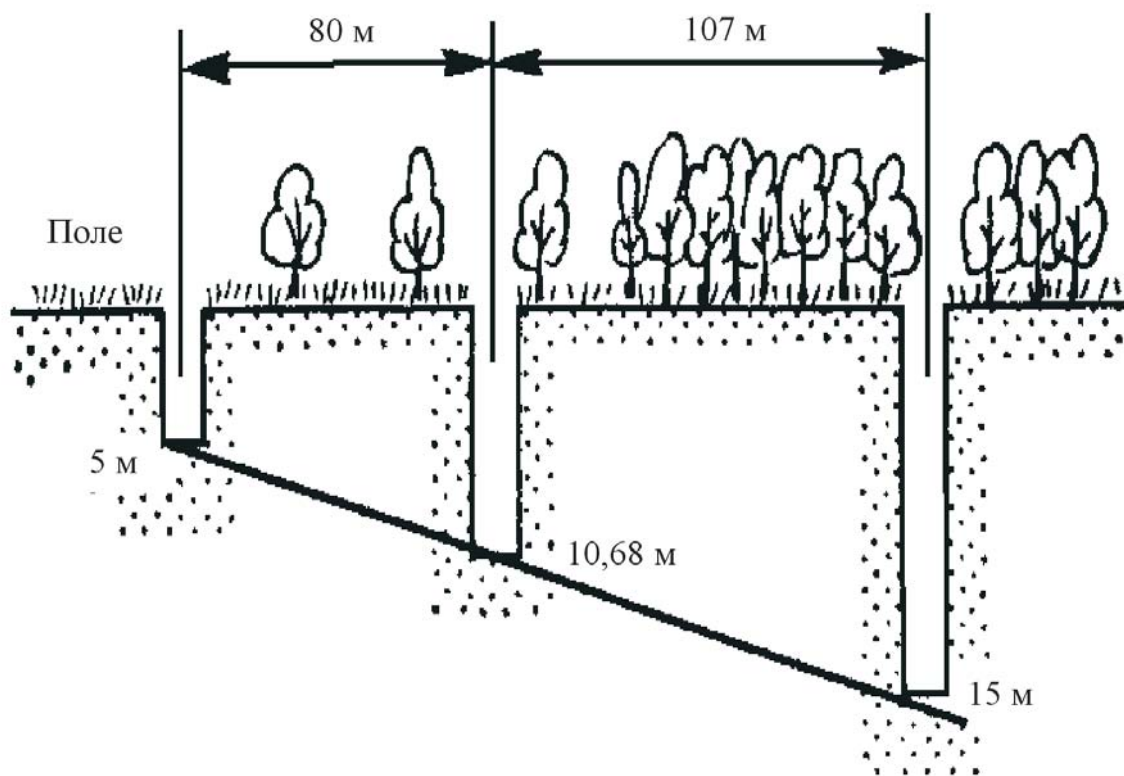


Рис. 9. Изменение глубины залегания грунтовых вод от опушки в глубину леса (Воронов, 1973)

Осадки, выпадающие над сушей, могут образовывать поверхностный и внутрипочвенный сток, испаряться, а также транспирироваться растениями. На все эти процессы растения оказывают существенное влияние. Так, в различных типах растительности с поверхности почвы испаряется различное количество влаги (рис. 8). Как видно из приведенного графика, в лесных сообществах по сравнению с открытыми участками испарение с поверхности почвы значительно уменьшается, чему в значительной степени способствует лесная подстилка. Однако если сравнивать общее количество влаги, возвращающееся в атмосферу, то закономерность будет прямо противоположной. Дело в том, что в лесу значительная доля осадков вообще не достигает поверхности почвы, задерживаясь кронами деревьев. Вода, испаряясь с поверхности листьев, ветвей и стволов, увеличивает относительную влажность воздуха в лесу по сравнению с открытыми пространствами. Именно поэтому в лесных сообществах до 1/3 влаги, выпадающей над ними в виде осадков, может возвращаться в атмосферу, вообще не попадая в почву. Кроме того, деревья, имея, по сравнению с травянистыми растениями, большую лис-

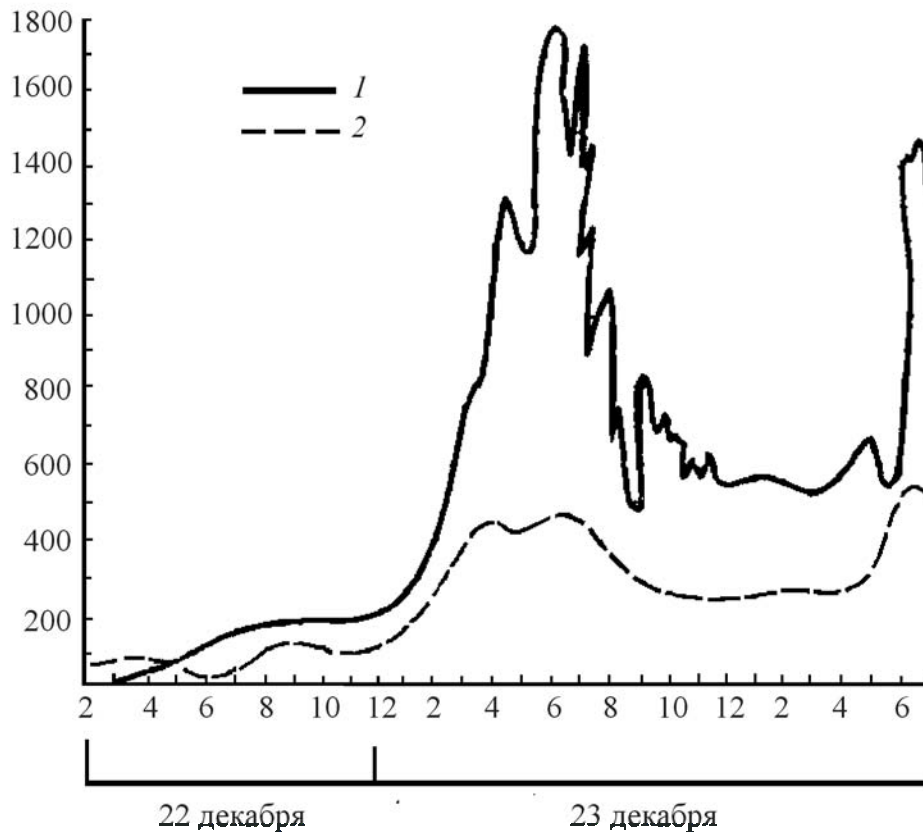


Рис. 10. Влияние леса на сток после ливня:
 1 – необлесенная территория; 2 – облесенная территория
 (Воронов, 1973)

товую поверхность, транспирируют значительно большее количество воды, понижая при этом уровень грунтовых вод (рис. 9). Лесные сообщества замедляют также поверхностный сток воды во время сильных дождей (рис. 10). Все это приводит к тому, что над облесенными территориями суши выпадает большее количество осадков, чем над открытыми.

Воздух

Для растений наиболее важны такие характеристики воздушного режима, как температура, влажность, химический состав и скорость движения воздушных масс. Первые две характеристики нами уже кратко рассматривались выше.

Химический состав воздуха. Наибольшее влияние на растения оказывает содержащийся в воздухе углекислый газ и различные примеси. Загрязнение воздуха может быть очень важ-

ным для растений в районах с высокоразвитой индустрией. Так, крайне негативное влияние на рост и развитие растений оказывает содержание в воздухе соединений серы (чаще всего оксидов), причем подавление роста растений происходит уже при концентрации диоксида серы, равной 0,0002—0,0005 %. Отрицательное влияние может оказывать и степень запыленности атмосферы, так как пыль, покрывающая листья растений, может препятствовать нормальному протеканию фотосинтеза. Повышенная концентрация в воздухе некоторых соединений азота (например, аммиака), наоборот, может стимулировать рост растений, но только в том случае, если она не слишком большая и не превышает порога токсичности.

Движение воздуха (ветер). Влияние ветра на жизнь и развитие растений сложно и многообразно. Ветер является важным фактором распространения: он переносит споры, семена, плоды растений. В конечном итоге именно способность тех или иных видов растений к распространению в значительной мере определяет флористический состав растительных сообществ, формирующихся на нарушенных территориях. Очень важна роль ветра в процессах опыления, так как именно с помощью ветра переносится пыльца всех голосеменных и многих покрытосеменных растений. Ветер приводит к тому, что вокруг растения постоянно происходит смена воздуха. С одной стороны, это полезно для растения, так как к нему приносятся новые дозы углекислого газа. С другой стороны, ветер действует на растения иссушающе, так как воздух вокруг растения, обогащенный выделенным им водяным паром, заменяется более сухим. Ветер охлаждает растение, однако если воздух несет большое количество сильно нагретых твердых частиц (пыль, песок), то в таком случае он может, наоборот, приводить к перегреву растения. Постоянное однонаправленное действие ветра значительной силы может приводить к значительному изменению внешнего облика растений. Особенно ярко это проявляется у одиночно стоящих деревьев, произрастающих на берегу моря или в горах, где преобладают ветры одного направления и зачастую значительной силы. В таком случае иссушающее действие ветра будет значительно сильнее проявляться с наветренной стороны кроны, где происходит замедление роста ветвей или они вовсе не развиваются. При этом у деревьев формируется односторонняя, асимметричная крона (рис. 11). Сильный ветер способен обламывать отдельные ветви деревьев и



Рис. 11. Флагообразная крона можжевельника, возникающая под действием ветра. Крым, берег моря (Жизнь растений, 1974)

варьировать в зависимости от строения опушки: чем она плотнее, тем быстрее замедляется скорость ветра. Действие трав и кустарничков на ветер в принципе имеет тот же характер, но они гасят ветер в припочвенном слое. Так, заросли вереска способны замедлить ветер почти в десять раз: если над вершинами кустиков вереска скорость ветра составляет 9,3 м/с, то в куртинах на

даже выворачивать их с корнем из земли. Это приводит к изменению светового режима внутри растительного сообщества и формированию новых экологических ниш.

Растения в свою очередь также существенно изменяют движение ветра, действуя как механическое препятствие при перемещении воздушных масс. Это в первую очередь сказывается на изменении скорости ветра. К примеру, в лесу уже на расстоянии 90 м от опушки скорость ветра составляет лишь несколько процентов от первоначальной (рис. 12), хотя стоит отметить, что это расстояние может очень сильно

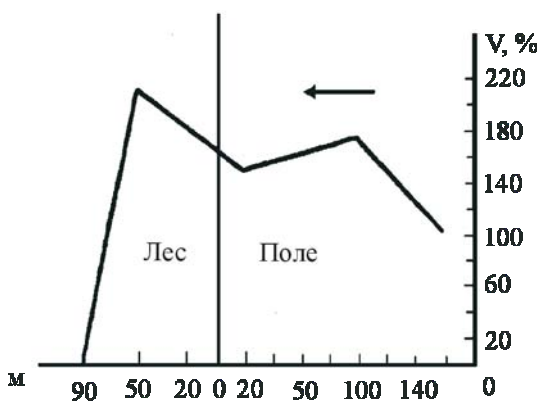


Рис. 12. Изменение скорости ветра, дующего в направлении леса (в % от его скорости в поле) (Ипатов, Кирикова, 1999)

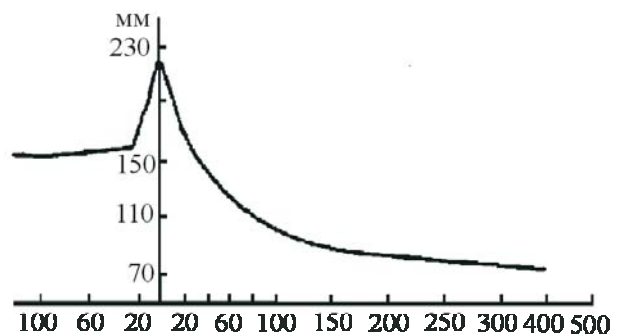


Рис. 13. Изменения запаса воды в почве на различном расстоянии от стены леса (Ипатов, Кирикова, 1999)

высоте 50 см падает до 3,7 м/с, а на высоте 10 см над поверхностью почвы — только 1 м/с (Ипатов, Кирикова, 1999).

Растения, замедляя движение воздуха, препятствуют также переносу ветром снега. Это приводит к тому, что снег, сдуваемый с открытых пространств, скапливается в приопушечной зоне. Таким образом, весной запасы влаги на опушке леса будут значительно больше, чем на открытом пространстве или же в глубине лесного массива (рис. 13).

Почвы и грунты

Эдафические условия определяются свойствами субстрата, на котором произрастают растения. Субстрат может быть лишь незначительно затронут процессами почвообразования (скалы, подвижные пески), или же в результате действия физического выветривания и живых организмов поверхностный слой горной породы может превратиться в почву.

Почвы играют для растений крайне важное значение. Во-первых, в большинстве случаев почвы являются тем субстратом, в котором происходит механическое закрепление растений. Во-вторых, именно почвы обеспечивают водоснабжение и минеральное питание растений. В-третьих, через почвы осуществляются многие типы взаимодействий растений друг с другом, а также с другими организмами (почвенными микроорганизмами, грибами, животными). Почвы характеризуются рядом физико-химических характеристик, имеющих существенное значение для роста и развития растений, а также для формирования того или иного типа растительного сообщества.

Воздушный режим почв определяет обеспеченность корней растений кислородом, необходимым для дыхания. Он зависит от механического состава почв: чем большие размеры имеют частицы субстрата, тем большая воздухопроницаемость. К примеру, высокая воздухопроницаемость характерна для песчаных грунтов, а для глинистых — значительно более низкая.

Водный режим грунтов определяет запасы доступной для растения почвенной влаги. Всю воду, находящуюся в почве, можно разделить на две категории: доступная для растений капиллярная влага и недоступная физически и химически связанная влага. Но даже если в почве имеется влага в достаточном или избыточном количестве, она не всегда может быть доступна для растений. В этом случае говорят о так называемой **физиологиче-**

ской сухости почвы. Вызывать это явление могут несколько абиотических факторов. Так, физиологически сухими являются богатые влагой, но имеющие очень низкую температуру почвы тундр. На верховых болотах с обильным сфагновым покровом вода оказывается недоступной для многих видов из-за ее низкой температуры, высокой кислотности, слабой аэрации и наличия токсических веществ. Все это в совокупности нарушает функционирование корневой системы растений. Физиологически сухими являются также и засоленные почвы, в которых влага благодаря высокому осмотическому давлению почвенного раствора не может быть использована растениями. Физиологически сухие местообитания экстремальны, и поэтому произрастающие в них растения должны быть приспособлены либо к повышенному содержанию в почве легкорастворимых солей, либо к очень низкой температуре почвы.

Кислотность почвы, так же как и ее физические особенности, сильно влияет на рост и развитие растений. Кислотность почвы выражается отрицательным логарифмом концентрации водородных ионов рН. При рН почвы в диапазоне 2,4—6,7 она считается кислой, 6,7—7,0 — нейтральной, выше 7,0 — щелочной. Большинство почв Беларуси являются кислыми.

Кислотность грунтов может быть вызвана многими причинами: химическим составом материнских пород, выделений растений и растительных остатков, степенью аэрации и др. Так, кислые грунты формируются в условиях чрезмерного увлажнения. На гранитах, гнейсах, андезитах также формируются кислые почвы, тогда как на лессах, мелах, мергелях — нейтральные или щелочные. Почвы под еловыми лесами, по сравнению с широколиственными, будут иметь более кислую реакцию, так как продукты разложения растительных остатков хвойных пород (хвоя, древесина) имеют более кислую реакцию.

По отношению к кислотности почвы как к экологическому фактору выделяются следующие группы растений (Braun-Blanquet, 1951):

• **ацидофилы** — растения, предпочитающие кислые почвы (рН 2,4—6,7). В пределах этой группы выделяются экологические подгруппы с более узкими значениями, которые точнее характеризуют природные условия: *крайние ацидофилы* (рН 2,4—5,0), *умеренные ацидофилы* (рН 5,0—6,2) и *слабые ацидофилы* (рН 6,2—6,7);

• **нейтрофилы** — растения нейтральных почв (рН 6,7—7,0). Это чина луговая (*Lathyrus pratensis*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*) и др.;

• **базифилы** — растения щелочных почв (рН 7,0 и выше). Их можно разделить на **слабые базифилы** (рН 7,0—8,0) и **выраженные базифилы** (рН 8,0—14,0, как правило, это растения, произрастающие на мелах и имеющие довольно узкое распространение);

• **индифферентные виды** не имеют определенной приуроченности к тому или иному значению рН почвы и встречаются в очень широких пределах рН — начиная от щелочных и кончая сильнокислыми. Типичными представителями этой группы являются ландыш майский (*Convallaria majalis*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), дуб черешчатый (*Quercus robur*) и др.

Валовое содержание питательных веществ (богатство почвы) определяет плодородие почвы и, следовательно, уровень обеспечения растений питательными веществами. Отсутствие или недостаток того или иного элемента питания (азота, калия, фосфора, кальция, железа, магния, других макро- и микроэлементов) приводит к нарушениям метаболизма растений. К примеру, при недостатке магния, являющегося структурным компонентом хлорофилла, последний разрушается, что приводит к нарушениям процессов фотосинтеза.

По отношению к богатству почвы как к экологическому фактору выделяются следующие группы растений:

• **эвтрофы** — растения, нормально развивающиеся только на почвах, богатых питательными веществами. Индикаторами богатства грунта могут служить крапива двудомная (*Urtica dioica*), чистотел большой (*Chelidonium majus*), липа (*Tilia cordata*), ясень (*Fraxinus excelsior*) и т. д. К этой группе относятся также **нитрофилы** — растения, нуждающиеся в повышенном содержании в почве азота. Они поселяются на свалках у жилья человека, около животноводческих ферм, на перегное в широколиственных лесах и др. Типичными нитрофилами являются многие виды лебеды (*Atriplex*), мари (*Chenopodium*), бузина красная (*Sambucus racemosa*), хмель (*Humulus lupulus*) и др.;

• **мезотрофы** — растения, обитающие на почвах с умеренным содержанием элементов минерального питания. К мезотрофам относятся многие культурные растения: морковь (*Daucus sativus*), яблоня (*Malus domestica*), картофель (*Solanum tu-*

berosum) и др., а также большая часть дикорастущих видов растений;

• **олиготрофы** — растения, мало требовательные к плодородию почвы и поэтому могущие произрастать на грунтах с минимальным содержанием доступного азота и зольных элементов. К олиготрофам относятся растения экстремальных местообитаний — верховых болот, песков, скал. Во флоре Беларуси типичными олиготрофами являются многие виды сфагновых мхов, овсяниц, булавоносец седой (*Corynephorus canescens*), вереск (*Calluna vulgaris*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), сосна (*Pinus sylvestris*) и др.

Содержание солей в почве. Процессы засоления почв могут идти в различных природно-климатических условиях при преобладании в почве восходящего тока воды, несущего с собой легкорастворимые соли, над нисходящим током. Благодаря этому перемещение солей из верхних горизонтов в нижние становится невозможным, и легкорастворимые соли постепенно накапливаются в верхних горизонтах грунта. Эти процессы характерны для сухих областей земного шара, где испарение резко превышает количество выпадающих осадков, а также по берегам океанов и морей.

Растения, приспособленные к высокому содержанию солей в почве, носят название **галофитов**. Они характеризуются высоким осмотическим давлением клеточного сока (у некоторых видов до 100 атм. и выше), что дает им возможность извлекать воду из концентрированного солевого раствора почвы. Большинство галофитов либо имеет суккулентное, либо ксероморфное строение. Растения незасоленных почв называются **гликофитами**.

Среди легкорастворимых солей, участвующих в засолении грунта в аридных областях, наиболее обычны соли натрия (NaCl , Na_2SO_4 , NaHCO_3 и Na_2CO_3), хлориды и сульфаты кальция и магния. Значительно реже встречаются соли калия и азотнокислые соли. На морских и океанических побережьях основным фактором засоления является хлорид натрия, количество которого в различных географических зонах может варьировать в широких пределах. Так, к примеру, на берегу Балтийского моря почвы могут иметь концентрацию хлористого натрия не выше, чем в питательном растворе Кноппа, на побережье Северного моря — до 6 %, а у берегов океана в экваториальной зоне при интенсивном испарении воды во время приливов — до 12 %.

Засоленные почвы делятся на два типа: солончаки и солонцы. Солончаки характеризуются высоким содержанием легкорастворимых солей у самой поверхности. На солончаках произрастают преимущественно типичные галофиты. В отличие от солончаков солонцы содержат легкорастворимые соли на некоторой глубине (20—50 см и глубже), верхние же горизонты их промыты атмосферными осадками и почти лишены легкорастворимых солей. На солончаках произрастают главным образом растения-ксерофилы, приспособленные к существованию на сухих почвах. Типичные же галофиты на солонцах встречаются довольно редко.

От **механического состава субстрата**, на котором растут растения, в значительной степени зависят его воздушный, водный, температурный режимы и др. Так, песчаные почвы воздухо- и водопроницаемы, легко прогреваются и также легко остывают. Это приводит к тому, что органика в таких почвах быстро минерализуется, и питательные вещества вместе с нисходящим током воды вымываются в нижние горизонты почвы. Глинистые почвы, наоборот, обладают сильной водоудерживающей способностью, их температурный режим более стабилен, восходящий и нисходящий ток более или менее уравновешен и основная масса питательных веществ сохраняется в верхних слоях почвы. Как мы видим, механический состав субстрата играет для растений чаще всего опосредованную роль. Однако существуют субстраты, где механический состав является основным лимитирующим фактором для растений: открытые пески и скалы.

Псаммофиты (растения подвижных песков) обладают целым рядом приспособлений, обеспечивающих им возможность произрастания на подвижных субстратах, имеющих рыхлую структуру. Они способны образовывать придаточные корни на засыпанных песком стеблях и придаточные почки на корнях, оказавшихся на поверхности в связи с выдуванием песка. У некоторых кустарников побеги способны очень быстро расти и ускользать от заноса песком. Многие виды имеют длинные быстрорастущие корневища, что позволяет им быстро расселяться и закреплять песок. Корни псаммофитов имеют многочисленные корневые волоски и одежды чехликами из частиц песка, надежно защищающими их от высыхания. Листья псаммофитов узкие, жесткие, а у многих видов полностью отсутствуют, что облегчает сопротивление ветру, нередко несущему тучи песка. Тем не менее многие псаммофиты очень сильно транспирируют, что позволяет им уменьшать нагрев зеле-

ных фотосинтезирующих частей. Воду при этом они получают за счет сильно развитой корневой системы. Плоды и семена псаммофитов имеют различные придатки, которые обеспечивают их распространение, быстрое заглубление в грунт, прорастание и укоренение молодых проростков.

Литофиты (петрофиты) — растения, приспособленные к жизни на камнях, скалах или в их трещинах. Обычно на камне сначала поселяются бактерии и водоросли, затем накипные лишайники, потом листоватые лишайники и мхи, и наконец, высшие растения. Литофиты могут поселяться на поверхности камня, не разрушая его (**эпилиты**), способны разрушать горные породы химическими выделениями (особенно кислотами) своих ризоидов или корней (**литофагофиты**), или же поселяться на детрите и первичной почве в углублениях и трещинах скал (**хазмофиты**). В любом случае эти растения имеют ряд общих приспособлений, которые им позволяют расти в подобных экстремальных условиях. Так, подавляющее большинство литофитов — суккуленты (камнеломки), эуксерофиты (эдельвейсы, овсяницы, колокольчики и др.) или пойкилоксерофиты (большинство видов лишайников и мхов), зачастую способные впитывать воду всей поверхностью своего тела. Практически все литофиты являются олиготрофами, причем многие растения способны получать минеральные вещества прямо из камня, растворяя материнскую породу выделениями своих корневых волосков или ризоидов. Литофиты играют в природе очень важную роль, так как они являются пионерами, способствующими разрушению горных пород, их отмершие остатки создают основу для формирования гумуса и образования полноценной почвы.

Все вышеперечисленное очень важно для понимания взаимоотношений между растениями и почвенной средой. Выше кратко рассмотрено, как почвы влияют на рост, развитие растений и их распределение на поверхности планеты. Но не следует забывать и о том, что растения тоже влияют на почвы. Растительные остатки, перегнивая, формируют основу гумуса — бесструктурную органическую составляющую почвы. Возникновению структуры почвы во многом способствуют корни растений. Пронизывая толщу субстрата, они оказывают механическое давление и уплотняют его, то есть сеть корней в определенной мере способствует обособлению структурных частиц почвы. Постоянное потребление воды растениями приводит к изменению водного режима почвы, дыхание корней растений влияет на состав

почвенного воздуха и, следовательно, на состав почвенного раствора. Минеральное питание растений является обменным процессом: избирательно поглощая из почвы те или иные минеральные вещества в виде ионов, растение выделяет в почву эквивалентное количество других ионов (чаще всего H^+ и HCO_3^-). Кроме того, корни растений выделяют в почву большое количество органических веществ. Все это приводит к тому, что растения в процессе жизнедеятельности в той или иной степени меняют химический состав почвы. Поглощенные растениями минеральные вещества вместе с опадом (отмершие ветви, листья, плоды и др.) попадают на поверхность почвы или в самые верхние ее слои в составе сложных органических соединений, где они разрушаются сапротрофными организмами. Это приводит к перераспределению минеральных веществ в почве, то есть обогащению верхних слоев за счет более глубоких.

Как мы видим, почва с поселением на ней растений изменяется при активном воздействии последних. Причем различные виды растений и, следовательно, различные растительные сообщества в различной степени изменяют почвы. Это приводит к тому, что под разными растительными сообществами формируются почвы, различающиеся своим составом и структурой. Так, в условиях Беларуси в лесных сообществах без избыточного увлажнения формируются, как правило, подзолистые почвы. В то же время в аналогичных условиях на лугах формируются дерново-подзолистые почвы.

Рельеф

Орографические факторы (характер рельефа, высота над уровнем моря, протяженность, характер склонов и др.) — очень сложно, косвенно действующие факторы. Они не являются экологическими факторами в узком смысле, так как непосредственно на растительные сообщества влияния не оказывают. Тем не менее роль рельефа как фактора, очень сильно влияющего на климатические и эдафические факторы, чрезвычайно велика. С рельефом связана вертикальная поясность растительного покрова. В большинстве случаев именно разнообразие условий рельефа обеспечивает разнообразие растительных сообществ в пределах одной климатической зоны. Нередко рельеф определяет распространение тех или иных видов растений и, тем самым, видовой состав растительных сообществ.

Принято различать четыре категории рельефа — макрорельеф, мезорельеф, микрорельеф и нанорельеф.

Макрорельеф — это крупные формы рельефа (горные хребты, плоскогорья, равнины, низины), образованные эндогенными процессами и определяющие основные особенности растительности крупного региона. Элементы макрорельефа создают на относительно небольшой площади настолько большую амплитуду высот, что возникает целая серия климатических комплексов. Это связано в первую очередь с тем, что при подъеме на каждые 100 м температура понижается в среднем на 0,5—0,6 °С. Одновременно с изменением температуры меняются также режим осадков и условия освещения. Все это приводит к тому, что при подъеме в горы можно наблюдать такое явление, как **вертикальная поясность**. Вертикальная поясность часто схожа с изменениями растительности на равнине, которые можно наблюдать по мере движения от подножия данной горной системы в сторону полюса того же полушария (**широтная зональность**). Однако эта закономерность не абсолютна, так как в горах можно довольно часто наблюдать выпадение того или иного пояса растительности, инверсию поясов и др. Кроме того, распределение растительности на склонах разной экспозиции даже на одной и той же горе будет очень сильно отличаться.

Помимо формирования вертикальной поясности, макрорельеф также оказывает очень сильное влияние на растительность, преграждая путь ветрам, обладающим определенными свойствами (например, сухим или богатым влагой, теплым или холодным). Такое влияние может распространяться очень далеко за пределы расположения горной системы. Так, преграждающие путь влажным западным ветрам Кордильеры являются причиной того, что на Североамериканском континенте природные зоны, начиная с широколиственных лесов, располагаются не с севера на юг, а с востока на запад. Кавказский хребет делает возможным существование в Закавказье субтропиков, препятствуя распространению холодных северных ветров и т. д.

Мезорельеф — средние по размерам формы рельефа с колебаниями высот, как правило, не более нескольких десятков метров (долины малых рек, овраги, второстепенные отроги хребтов, моренные холмы, дюны и др.). Элементы мезорельефа образованы главным образом внешними процессами (деятельность текущих вод, ветра, ледников).



Рис. 14. Схема правила предварения (Алехин, 1951)

Мезорельеф играет очень важную роль в дифференциации экологических условий в пределах того или иного элемента макрорельефа. Так, при рассмотрении участка равнины, прорезанного рекой, сразу бросается в глаза разница в экологических условиях на плакоре, по склонам коренных берегов реки и непосредственно в речной долине. Северный и южный склоны холма будут очень сильно различаться целым комплексом экологических факторов: температурным режимом, водным режимом, почвами. Зачастую это позволяет сосуществовать на относительно небольшой территории растительным сообществам, представляющим различные зональные типы растительности.

Это свойство мезорельефа позволило В. В. Алехину и Г. Вальтеру в 1951 г. сформулировать **правило предварения**. Согласно этому правилу, склоны северной экспозиции несут на себе растительные группировки, свойственные более северной растительной зоне или подзоне, а склоны южной экспозиции — растительные группировки, характерные для более южной растительной зоны или подзоны (рис. 14). Это происходит из-за того, что гораздо более сильно прогреваемый склон южной экспозиции будет более благоприятен для формирования более теплолюбивых растительных сообществ, характерных для более южных районов. Склон северной экспозиции, наоборот,

будет представлять подходящие условия для северных более влаголюбивых растений.

Очень хорошим примером этого правила являются закономерности размещения лесных сообществ в тундровой и степной зонах. Так, в тундре и лесотундре при продвижении с севера на юг участки леса будут появляться лишь на склонах южной экспозиции. В лесной зоне лес является зональным типом растительности и располагается на плакорах. На южной окраине лесной зоны леса сохраняются лишь по склонам северной экспозиции и на дне балок, тогда как по южным склонам произрастает уже типичная степная растительность. Мезорельеф приводит к расширению диапазона экологических условий и, соответственно, к бо-

льшему разнообразию различных типов местообитаний на определенной территории.

Микрорельеф — мелкие формы рельефа, размеры которых обычно не превышают нескольких метров (степные блюдца, приречные валы, суффозионные западины и др.). Они, как правило, имеют эрозионное или антропогенное происхождение. Наличие микрорельефа приводит к тому, что в пределах того или иного участка местности происходит более тонкая дифференциация экологических условий и формируются различающиеся по составу и строению растительные сообщества. Примером такой дифференциации может служить распределение растительных сообществ в пределах речной поймы.

Речная пойма представляет собой пониженную часть речной долины, которая заливадается водой во время паводка. Почвы речной поймы имеют аллювиальное (наносное) происхождение. Весной, во время паводка, вместе с водой река переносит большое количество минеральных и органических частиц, которые ежегодно смываются с плакора и откладываются в пойме. Скорость течения воды во время паводка в разных частях затопленной поймы очень сильно различается: наибольшей она будет в прирусловой части и наименьшей — в притеррасной части поймы. Это приводит к тому, что в прирусловой части поймы происходит отложение лишь самых крупных частиц, переносимых водой. Но так как таких частиц в любом случае по объему будет больше всего, в прирусловой части поймы за счет песчаных наносов формируется береговой вал — наиболее возвышенная часть поймы. В средней части поймы откладываются более мелкие пылеватые частицы и, наконец, до притеррасной части поймы, там, где течение воды во время паводка наиболее медленное, доносят лишь самые мелкие илистые частицы. Это приводит к различиям в составе почв: у берега реки почвы наиболее бедные, но наиболее влагопроницаемые, так как состоят главным образом из песка, тогда как вблизи террасы — наиболее плодородные, так как состоят большей частью из мелких органических частиц. Объем наносов, откладываемых рекой во время паводка, также закономерно уменьшается от прирусловой части к притеррасной, что приводит к образованию перепада высот в пойме и, соответственно, разнице в водном режиме почв. Это приводит к тому, что в речной пойме формируется серия растительных сообществ, сильно различающихся своими экологическими условиями, хо-

тя абсолютный перепад высот в пойме реки редко составляет более одного метра.

Нанорельеф — очень мелкие (несколько десятков сантиметров, иногда до 1—2 м по горизонтали и вертикали) формы рельефа, часто имеющие биогенное происхождение. К элементам микрорельефа относятся кочки, кротовины, гниющие стволы поваленных деревьев, крупные камни и др. Нанорельеф приводит к расширению экологической емкости конкретного местообитания и, следовательно, к обогащению его видового состава. Очень часто нанорельеф является одной из причин, приводящих к мозаичности фитоценозов, что будет рассматриваться ниже.

2.3. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Как говорилось выше, биотические факторы являются следствием взаимоотношений организмов. В результате жизнедеятельности растений, входящих в состав фитоценоза, и связанных с ними гетеротрофных организмов экотоп трансформируется в биотоп. При этом входящие в состав фитоценоза растения, с одной стороны, взаимодействуют друг с другом на уровне так называемых **фитогенных полей**, а с другой — находятся в сложных многогранных отношениях с гетеротрофными компонентами биоценозов, формируя **консорции**.

Фитогенное поле означает сферу влияния одного растения на окружающую его среду и соответственно на занимающие эту среду растения. Растение может по-разному воздействовать на среду. Формируя надземные органы (листья, стебли), оно тем самым затеняет нижележащее пространство. Расходуя воду на транспирацию и обеспечение процессов жизнедеятельности, растение иссушает почву. В результате расходования растением элементов минерального питания происходит уменьшение их концентрации или же, наоборот, увеличение за счет разложения поступающего в почву опада и высвобождения извлекаемых корнями растения из более глубоких горизонтов почвы соединений азота, фосфора, калия, кальция и др.

Радиус фитогенного поля может меняться от нескольких сантиметров у трав до нескольких метров у крупных деревьев. При этом один и тот же вид в различных частях своего ареала может формировать фитогенные поля различного размера: большие в области эколого-фитоценотического оптимума и меньшие

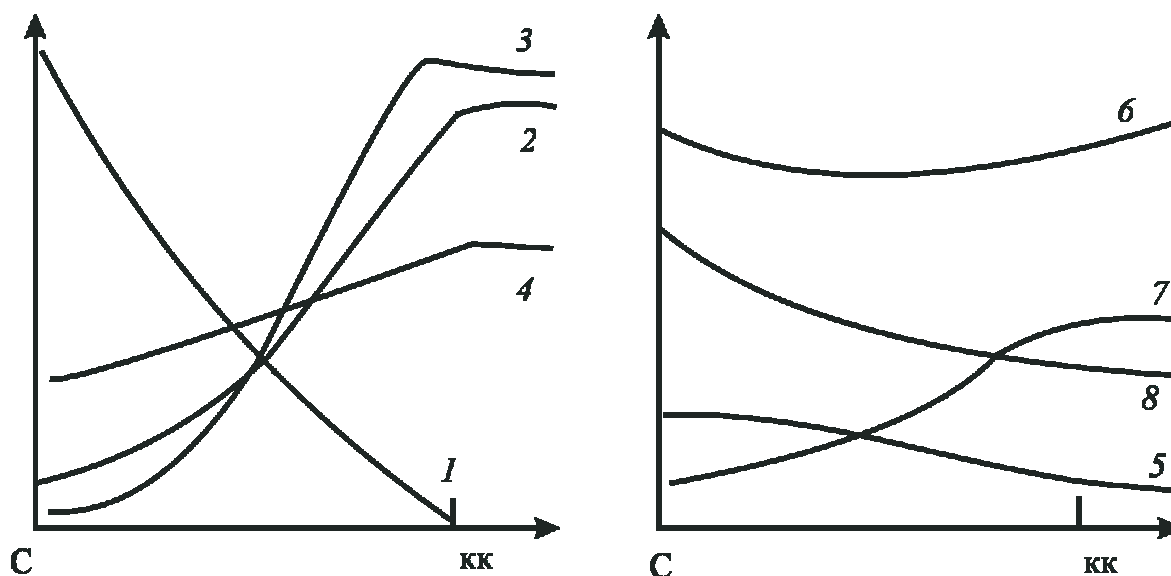


Рис. 15. Изменение экологической обстановки и напочвенного покрова под елью по профилю ствол (С) – край кроны (КК). По оси абсцисс – расстояние от ствола, по оси ординат – признак.

1 – толщина кроны (по вертикали); 2 – сквозистость кроны; 3 – осадки; 4 – максимальная температура; 5 – опад; 6 – толщина подстилки; 7 – толщина нижней разложившейся части подстилки; 8 – рН подстилки (Ипатов, Кирикова, 1999)

в периферической части ареала вида, там, где условия для него будут пессимальными.

Ярким примером изменений условий среды в пределах фитогенного поля могут служить фитогенные поля единичных особей ели в сосновом лесу. Как видно из рис. 15, при удалении от ствола ели меняется целый комплекс экологических факторов: освещенность, температура, влажность, толщина подстилки, рН почвы и др. При этом специальные опыты показали, что различные факторы по-разному влияют на разные виды: элиминация вереска происходит в результате затенения; брусники, черники, зеленых мхов — дефицита света и влаги, кроме того, зеленые мхи болезненно реагируют на количество опада ели (Ипатов, Кирикова, 1999).

Консорция — это такая совокупность особей различных видов, в центре которой находится особь автотрофного или гетеротрофного вида, компоненты которой связаны с центром трофической, топической, форической или фабрической, и под влиянием которой формируется специфическая микросреда (Голубец, Чернобай, 1983). Консорция является элементарной структурной единицей биоценозов, в которой различные организмы объединены друг с другом. Представление о консорциях в их современном

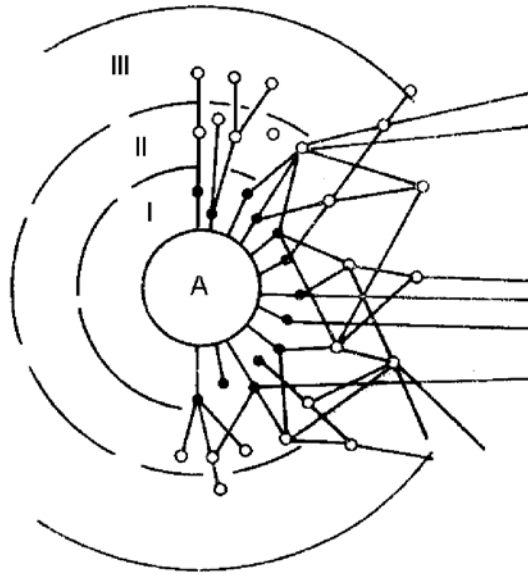


Рис. 16. Схема консорции (по В. В. Мазингу, 1966): А – детерминант консорции; I, II, III - концентры (Мазинг, 1966)

понимании было введено В. Н. Беклемишевым (1951) и Л. Г. Раменским (1952).

Центральная особь консорции называется **центральным ядром (детерминантом консорции)**, а связанные с ней организмы — **консортами**. В консорции объединяются все трофические группы организмов: автотрофы, фитофаги, зоофаги, сапрофаги, некрофаги, копрофаги, редуценты. Таким образом, консорцию можно рассматривать как структурную единицу биогеоценоза; она имеет свои пространственные и функциональные параметры.

Детерминантом консорции может быть как автотрофный, так и гетеротрофный организм. Соответственно, консорции можно разделить на две группы: автотрофно детерминированные и гетеротрофно детерминированные. Если ядром консорции является отдельная особь, то такие консорции называются индивидуальными. Индивидуальные консорции являются элементарными структурными единицами биогеоценоза. Они, в свою очередь, объединяются в популяционные консорции (совокупность организмов, связанных с популяцией детерминанта консорции), видовые консорции и т. д. Все это не что иное, как объединение (типизация) индивидуальных консорций.

Консорты образуют ряд **концентров** (рис. 16). В **первый концентр** входят консорты, непосредственно связанные с детерми-

нантом консорции или только трофически (животные-фитофаги, сапротрофы, эккрисотрофы), или и трофически и топически (паразитные организмы, симбионты), или только топически (эпифиты, лианы, животные, гнездящиеся на детерминантах). Консорты, входящие в состав **второго центра** консорций, используют в качестве источника энергии и веществ консортов первого порядка, как в живом, так и в отмершем состоянии, а также экскременты животных-фитофагов и сапрофагов. В соответствии с этим в состав второго центра входят зоофаги, зоопаразиты, микофаги, бактериофаги, сапротрофы второго порядка, в том числе копротрофы. Аналогична структура последующих центров консорций.

Рассматривая структуру консорции, не следует забывать о том, что большинство видов второго и третьего центров не взаимодействуют непосредственно с центральным ядром консорции. Так, во второй и третий центры консорции растений входит большое количество хищников первого и второго порядка, которые гораздо подвижнее и менее специализированы в пище. Поэтому они объединяют большое количество консорций, тогда как в каждой конкретной консорции они будут являться случайным элементом. Тем не менее консорты второго и последующих центров могут оказывать на детерминанта консорции косвенное, нередко значительное влияние, регулируя численность фитофагов и фитопаразитов. Кроме того, стоит отметить тот факт, что некоторые организмы могут одновременно входить в состав нескольких центров. Так, например, некоторые хищники, являясь организмами второго и третьего центров, могут поедать плоды растений, то есть входить в состав организмов первого центра.

Следует подчеркнуть, что консортные отношения нельзя сводить только к цепям питания, поскольку они включают не только трофические, но и топические связи, а также попутное воздействие консортов на детерминанта консорции: выделение метаболитов в их ткани паразитными организмами, опыление цветков, перенос семян и плодов и др.

В состав любой консорции помимо ее детерминанта входит различное число видов-консорттов, которое может быть довольно значительным. Так, в состав видовой консорции березы входит 91 вид паразитных и 36 — микоризообразующих грибов, 46 видов эпифитных лишайников, 7 — эпифитных печеночников и

16 — листовных мхов, 8 видов клещей, 574 — насекомых, 8 — птиц, 9 видов млекопитающих — всего 803 вида, не считая эпифитных водорослей и бактерий (Работнов, 1978). Сюда не включены многочисленные организмы сапротрофного звена. Хотя следует отметить и то, что имеются виды (плауны, хвощи) с довольно малым числом консортов.

Взаимоотношения растений друг с другом

Взаимоотношения растений между собой имеют многообразный характер и, соответственно, имеется довольно большое количество систем классификации взаимодействий растений. Их можно классифицировать по субъектам, по способам воздействия, по участию среды, по роли среды в питании растений и т. д.

Так, к примеру, В. Н. Сукачев (1956) предложил все формы взаимодействий растений между собой разделить на три большие группы:

- **контактные взаимодействия**, возникающие при полном контакте растений, при их соприкосновении, срастании или даже при проникновении одного растения в тело другого. Это может быть паразитизм и полупаразитизм, срастание корней, влияние лиан, охлестывание ветвями или же давление корневищ и корней при их разрастании;

- **трансабиотические взаимоотношения**, возникающие в результате изменения растениями условий существования сообществ (конкуренция, выделение растениями в окружающую их среду различных веществ, формирование мертвого опада, а также изменение растением условий окружающей его среды);

- **трансибиотические взаимоотношения**, возникающие в результате косвенного влияния одного организма на другое через изменение условий существования третьего организма.

Ввиду многообразия и сложности взаимоотношений между растениями В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1999) была предложена двухуровневая система классификации.

I. По субъектам:

- индивидуальные;
- коллективные.

II. По способам воздействия:

- механические;
- физические;

- экологические;
- ценологические;
- химические (аллелопатия);
- информационно-биологические.

III. По участию среды:

- непосредственные;
- топические.

IV. По роли среды в питании растений:

- трофические;
- ситуационные.

V. По последствиям для растений:

- конкуренция и взаимоограничение;
- приспособительные (адаптационные);
- изживание — ограничение, изживание — элиминация;
- недопущение;
- самоограничение и самоблагоприятствование.

При этом одно и то же взаимодействие в зависимости от аспекта рассмотрения может квалифицироваться по-разному, то есть попадать в различные классы. К примеру, конкуренция (по последствиям для растения) может быть прямой и опосредованной (по участию среды), индивидуальной и коллективной (по субъектам) и др.

Б. М. Миркин с соавторами (Миркин и др., 2001) выделяют следующие типы взаимоотношения растений:

- паразитизм и полупаразитизм;
- конкуренция;
- неконкурентное средообразование (биотическая трансформация экотопа);
- положительные взаимодействия;
- аллелопатия.

При этом авторы отмечают, что если исключить паразитизм и полупаразитизм, то все взаимоотношения растений сводятся к многообразным, но неравнозначным горизонтальным отношениям организмов одного трофического уровня. Главными типами горизонтальных отношений являются конкуренция и биотическая трансформация экотопа. Остальные типы отношений — положительные влияния и особенно аллелопатия — менее значимы.

Таблица 1

Различные типы взаимодействий между видами

Тип взаимоотношения	Вид А	Вид Б
Конкуренция	—	—
Нейтрализм	0	0
Мутуализм	+	+
Комменсализм	+	0
Аменсализм	—	0
Хищничество	+	—
Паразитизм	+	—

Примечание. «0» — нет влияния на данный вид; «+» — благоприятное влияние; «—» — неблагоприятное влияние.

Исходя из характера взаимодействий растений между собой, а также с консортами, выделяются 7 типов взаимоотношений (табл. 1). Нейтрализм, как вариант взаимоотношений, при котором растения не взаимодействуют между собой и не влияют друг на друга, не играет никакой роли в формировании фитоценоза и поэтому нами не рассматривается. Хищничество и паразитизм являются отношениями организмов различных трофических уровней и рассматриваются нами в следующем разделе.

Конкуренция

Конкуренция — важный биологический фактор, оказывающий влияние на растения. По определению Т. А. Работнова, конкуренция — это *«состояние, возникающее между растениями при их совместном произрастании, когда какого-либо ресурса или каких-либо ресурсов, необходимых для их нормальной жизнедеятельности, не хватает для удовлетворения потребности в них всех особей, входящих в состав фитоценоза. В результате каждое растение, используя какой-либо ресурс, снижает обеспечение им совместно произрастающих растений»*. Другими словами, конкуренция — это соревнование организмов за потребление одного или нескольких ресурсов, находящихся в дефиците. Такими ресурсами для растений являются элементы минераль-

ного питания, вода, свет, углекислый газ вокруг фотосинтезирующих органов, кислород вокруг корней. Кроме того, возможна конкуренция за некоторые биотические факторы — насекомых-опылителей и распространителей плодов. Как уже было сказано выше, ресурс обязательно должен находиться в недостаточном количестве. Так, между растениями озера нет конкуренции за воду, в то время как степные растения борются за этот ресурс. В разреженных сообществах пустынных растений нет конкуренции за свет, но злаки в густом травостое пойменного луга находятся в состоянии острой конкуренции за него.

От ресурсов следует отличать условия произрастания растений. Так, к примеру, такие экологические факторы, как температура, кислотность почвы, токсические вещества и др. не являются ресурсами, хотя они могут в очень сильной степени определять способность отдельных видов растений конкурировать друг с другом.

Если процесс конкуренции длится достаточно долго, то он, как правило, приводит к тому, что более угнетенные и, как следствие этого, менее жизнеспособные особи постепенно элиминируются. Однако у многолетних растений, особенно древесных, процесс элиминации может быть очень сильно растянут во времени.

Различают несколько видов конкуренции.

Симметричная и асимметричная конкуренция. Симметричная конкуренция возникает между особями одного или разных видов с примерно одинаковыми конкурентными способностями, а асимметричная — между растениями с разными конкурентными способностями (например, между процветающими и угнетенными экземплярами деревьев одного или разных видов). В первом случае вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве, распределяются между взаимодействующими субъектами пропорционально их потребностям. Такой вариант взаимодействий некоторыми исследователями исключается из конкуренции и рассматривается как самостоятельный вариант взаимоотношений — **взаимоограничение**. При симметричной конкуренции дифференциация растений на угнетенные и господствующие особи не происходит и не может появиться в принципе. В случае же асимметричной конкуренции ресурсы среды, находящиеся в дефиците, распределяются между конкурирующими растениями непропорционально их потребностям. Обычно со временем асимметричность внутривидовой конкуренции усиливается и более слабый конкурент в конце концов погибает, то

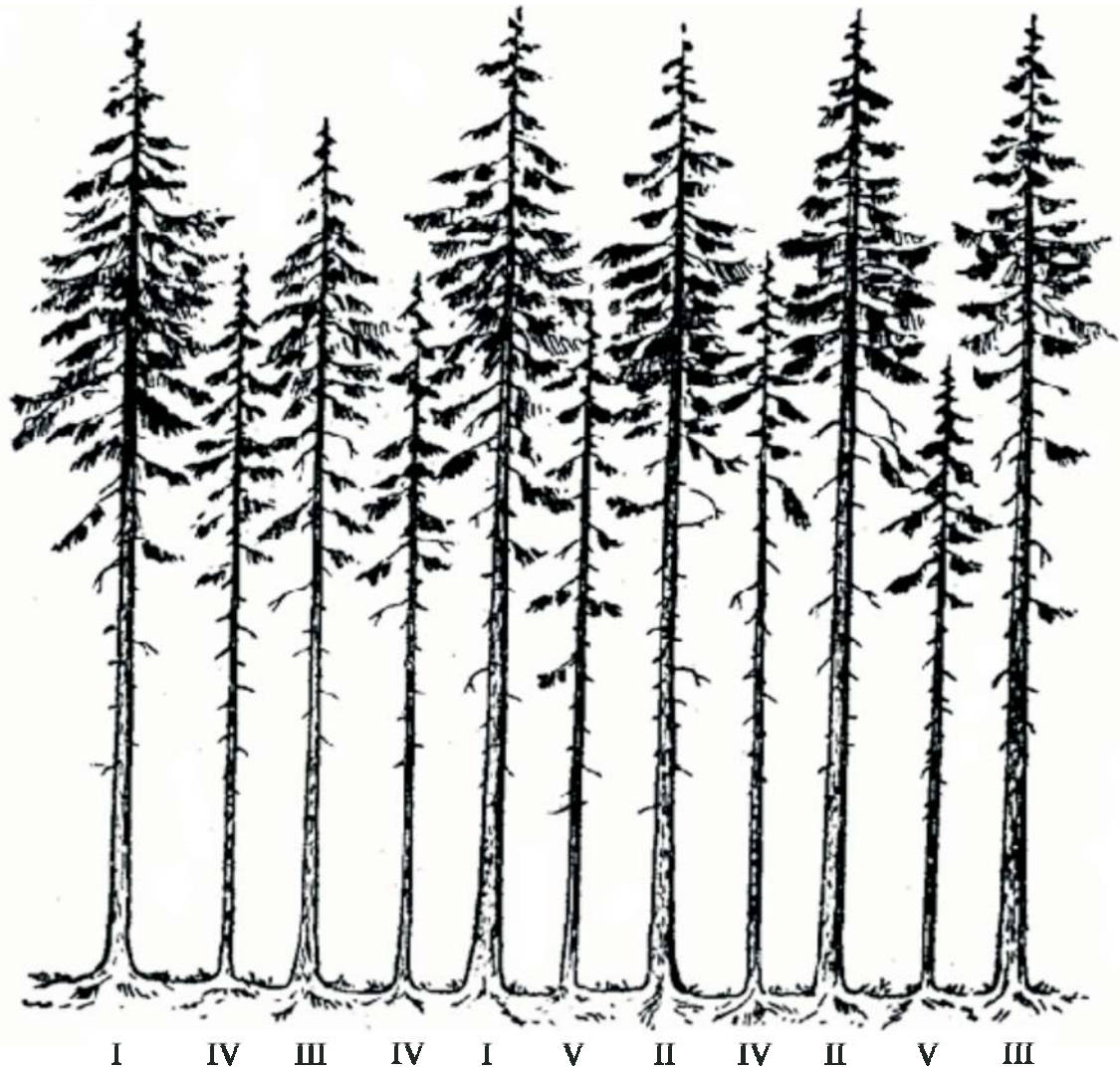


Рис. 17. Распределение деревьев в лесу по классам Крафта (I—V – классы Крафта; по Сукачеву, 1928)

есть асимметричная конкуренция ведет к конкурентному исключению особей.

Внутривидовая и межвидовая конкуренция. Внутривидовая конкуренция — это конкуренция между особями одного вида, тогда как межвидовая — между особями разных видов. В настоящее время накоплен огромный фактический материал по выращиванию различных видов (особенно сельскохозяйственных культур) при различной плотности посева, а также по росту их в монокультуре и в смеси друг с другом, который позволяет сделать несколько выводов.

Многочисленные опыты с культурными и дикорастущими растениями показывают, что при увеличении плотности посева

фитомасса растений вначале увеличивается до тех пор, пока не достигает своего максимального значения, а затем постепенно уменьшается. Это однозначно говорит о наличии внутривидовой конкуренции, так как в противном случае фитомасса при увеличении плотности посевов должна была бы увеличиваться по экспоненте.

Примером результата внутривидовой конкуренции может служить дифференциация в лесу растений на так называемые классы Крафта (рис. 17). Как давно известно лесоводам, деревья одного вида в лесу никогда не бывают одинаковых размеров и, соответственно, играют различную роль в формировании растительного покрова. Соответственно мощности растения разделяются на 5 классов: I класс включает в себя особенно высокие и толстые деревья, исключительно хорошо развитые и возвышающиеся над остальными; V же класс — это очень сильно угнетенные тонкоствольные, почти лишенные живых ветвей, отмирающие и отмершие деревья. Помимо различий в степени влияния на фитоценоз, растения различных классов в различной степени участвуют в воспроизводстве: так, деревья I класса, хотя их совсем немного, образуют 40—45 % семян, тогда как III класса — лишь 15 %, а V класса — не плодоносят совсем и постепенно отмирают.

Межвидовая и внутривидовая конкуренция принципиально не различаются друг от друга. Различия же в силе меж- и внутривидовой конкуренции и ее роли в формировании фитоценозов будут в значительной степени зависеть от конкурентной мощности растений, определяемой их жизненной стратегией и условиями окружающей среды. Так, в случае примерно одинаковой конкурентной мощности видов сила меж- и внутривидовой конкуренции будет в большинстве случаев примерно одинаковой или же будет незначительно различаться. В то же время для конкурентно-мощных растений, таких, как например виоленты, образующих древостой в лесу (дуб, бук, ель и др.), определяющую роль будет играть внутривидовая конкуренция, а межвидовая будет в большинстве случаев менее значима. Эксплеренты же, наоборот, во многих случаях способны выдерживать очень сильную внутривидовую конкуренцию, но оказываются крайне чувствительными к межвидовой, особенно с растениями, имеющими черты виолентности. Некоторые комбинации видов в определенных условиях способны в смешанных посевах благоприятно влиять друг на друга. При посевах в смеси друг с другом они развиваются лучше, чем в чистых посевах, что говорит о более жесткой внутривидовой конкуренции по сравнению с межвидовой.



Рис. 18. Парциальная и интегральная конкуренция растений при различных значениях основных экологических факторов (Миркин и др., 2001)

Говоря о конкуренции не следует забывать того, что взаимоотношения между различными видами и между особями одного вида могут в очень сильной степени изменяться в зависимости от количественных взаимоотношений между видами, влияния консортов и др. На результат конкурентных взаимоотношений и на степень проявления меж- и внутривидовой конкуренции могут влиять как экологические факторы, являющиеся ресурсами (свет, вода, элементы минерального питания), так и условия среды, не являющиеся ресурсами (температура, кислотность почвы, засоленность и др.).

Парциальная и интегральная конкуренция. Парциальной называется конкуренция за один фактор среды, а интегральной — за несколько. Так, к примеру, на богатых почвах формируются сомкнутые травостои, и растения конкурируют главным образом за свет, причем чем оптимальнее обеспеченность растений элементами минерального питания и водой, тем острее конкуренция. На бедных же почвах (сухих или засоленных, на которых поступление воды и питательных веществ в растения затруднено) формируются разомкнутые травостои и растения конкурируют не за свет, а за почвенные ресурсы. Причем в крайне экстремальных условиях, когда численность растений низка и сами растения имеют низкую жизнеспособность, конкурентные

взаимоотношения между ними могут вообще не возникать. При среднем богатстве почвы растения одновременно конкурируют как за элементы почвенного питания, так и за свет (рис. 18).

Диффузная конкуренция. Это борьба растений нескольких видов одновременно за несколько ресурсов. По образному выражению Б. М. Миркина «такая ситуация напоминает переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга» (Миркин и др., 2001, с. 34). Диффузная конкуренция — основной тип конкурентных взаимоотношений в природе.

Комменсализм

Комменсализм — такой тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид (комменсал) извлекает пользу из сосуществования, а второй вид не имеет от этого никакой выгоды, но и вреда от подобного сожительства тоже не получает.

Примером этого типа взаимоотношений могут служить бобовые (например, клевер) и злаки, совместно произрастающие на почвах, бедных доступными соединениями азота, но богатых соединениями калия и фосфора. При этом если злак не подавляет бобовое, то оно в свою очередь обеспечивает его дополнительным количеством доступного азота. Но подобные взаимоотношения могут продолжаться только до тех пор, пока почва бедна азотом и злаки не могут сильно разрастаться. Если же в результате роста бобовых и активной работы азотфиксирующих клубеньковых бактерий в почве накапливается достаточное количество доступных для растений соединений азота, этот тип взаимоотношений сменяется конкуренцией. Результатом ее, как правило, является полное или частичное вытеснение менее конкурентоспособных бобовых из фитоценоза.

Очень интересен еще один вариант комменсализма: односторонняя помощь *растения-«няни»* другому растению. Так, береза или ольха могут быть няней для ели: они защищают молодые ели от прямых солнечных лучей, без чего на открытом месте ель вырасти не может, а также защищают всходы молодых елочек от выжимания их из почвы морозом. Здесь следует отметить тот факт, что такой тип взаимоотношений характерен лишь для молодых растений ели. Как правило, при достижении елью определенного возраста она начинает вести себя как очень сильный конкурент и подавляет своих нянь.

В таких же отношениях состоят кустарники из семейств губоцветных и сложноцветных и южно-американские кактусы.

Обладая особым типом фотосинтеза (САМ-метаболизм), который происходит днем при закрытых устьицах, молодые кактусы сильно перегреваются и страдают от прямого солнечного света. Поэтому они могут развиваться только в тени под защитой засухоустойчивых кустарников.

Мутуализм

Мутуализм — вариант взаимоотношений между растениями, когда оба сосуществующих организма или популяции получают от подобного типа взаимодействий обоюдную пользу. Этот тип взаимоотношений растений в фитоценозе играет несравненно меньшую роль, чем конкуренция, но тем не менее он все же достаточно широко распространен в природе. К мутуализму, например, можно отнести различные варианты взаимопомощи между растениями, а также трансбиотические положительные взаимоотношения.

Как результат взаимопомощи рассматривается так называемый *эффект группы* — случай, когда растения, высеянные группой, развиваются лучше, чем растения, выращиваемые порознь. Причиной этого чаще всего является то, что у группы растений легче формируется симбиоз с бактериями и грибами, образующими микоризу и ризосферу. Однако при достижении определенного возраста эффект группы сменяется конкуренцией, и растения в центре группы начинают развиваться значительно хуже, чем расположенные по периферии. Кроме того, произрастающие группой растения полнее опыляются насекомыми, так как повышается вероятность переноса пыльцы с цветков одного растения на другое, а яркое цветковое пятно из нескольких цветущих и выделяющих ароматические вещества растений привлекает насекомых.

Очень интересны *трансбиотические положительные взаимоотношения* между растениями, которые еще очень слабо изучены, хотя, по-видимому, играют в природе большую роль. Так ель влияет на мхи через посредника — кислицу. Когда в эксперименте обрубались корни ели и кислица получала возможность без конкуренции захватить большее количество почвенных ресурсов, она подавляла мхи, которые практически выпадали из фитоценоза. В то же время в еловом лесу, где корни не обрубались, разрастание кислицы сдерживалось конкуренцией с елью, корни которой расположены в том же приповерхностном слое,

что и у кислицы. Таким образом, ель благоприятствует развитию мхов, подавляя их конкурента — кислицу.

Аналогично дуб влияет через сныть на эфемероиды (ветреницы, хохлатки, гусиные луки и др.): в период вегетации эфемероидов листья на деревьях еще не распустились, но летом они через режим освещенности влияют на распределение сныти. Сныть начинает вегетировать рано, и потому на осветленных участках леса, где ее меньше затенял дуб, она подавляет эфемероиды. Таким образом, трансбиотически дуб способствует развитию эфемероидов.

Аменсализм

Аменсализм — такой вариант межвидовых взаимоотношений, при котором один вид, именуемый аменсалом, претерпевает угнетение роста и развития, а второй, именуемый ингибитором, таким испытаниям не подвержен. Это довольно широко распространенная в природе ситуация и ингибирующим фактором в данном случае является либо отрицательное средообразование (одностороннее или же, реже, взаимное), либо выделение ингибитором в окружающую среду каких-либо прижизненных выделений, отрицательно воздействующих на растение-аменсал (аллелопатия).

Примером *одностороннего отрицательного средообразования* может служить влияние деревьев-доминантов на виды мхового и травяного ярусов. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев почвы обедняются, поскольку при этом образуются кислоты, способствующие вымыванию элементов минерального питания в глубь почвенного слоя. Этот процесс особенно активен в таежном еловом лесу, так как ель — сильный средообразующий вид. Выносливые виды, участвующие в напочвенном покрове, компенсируют пагубность этого влияния и обеспечивают экологическое равновесие в таком лесу. При этом деревья (ингибиторы) не вступают в конкурентные отношения с видами напочвенного покрова (аменсалами), так как конкуренция подразумевает соревнование между видами при использовании определенного ресурса среды.

Пример *взаимного отрицательного средообразования* — отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Между сфагновыми мхами, неограниченно растущими вверх, и сосудистыми растениями — вересковыми (багульник,

болотный мирт, андромеда, клюква), сосной и некоторыми осоками — складываются отношения взаимного аменсализма без конкуренции. Сфагновые мхи довольно быстро растут, повышают уровень поверхности болота и постепенно погребают в своей толще многолетние живые органы цветковых растений, выступая как ингибиторы. Это приводит к угнетению цветковых растений, которые вынуждены перемещать свои корневища и корни как вверх, так и к участкам болота, где поверхность нарастает не столь быстро. В свою очередь цветковые растения затемняют мхи опадом листьев, что приводит к замедлению их роста. Таким образом, между сфагновыми мхами и цветковыми растениями устанавливается равновесие «умеренного взаимоугнетения» без возникновения конкурентных отношений.

Аллелопатия — это взаимное влияние растений через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности. Это могут быть либо летучие или растворенные в стекающей с листьев или омывающей корни воде вещества, либо вещества, образующиеся или высвобождающиеся в результате распада отмирающих частей растений.

Аллелопатические эффекты наглядно проявляются в экспериментах в замкнутых искусственных системах — чашках Петри, под стеклянными колпаками, в вегетационных сосудах с использованием концентрированных вытяжек из растений или смывов с них. Однако в природных фитоценозах аллелопатические влияния, как правило, существенной роли не играют, так как там нет условий для накопления действующих веществ. Дело в том, что большинство из них являются летучими терпенами или фенольными соединениями, и их концентрация постоянно понижается ветром, водой, микроорганизмами. Кроме того, в природе практически невозможно разграничить аллелопатию и конкурентные отношения между растениями.

Из-за того, что аллелопатия традиционно изучалась главным образом в лабораторных условиях, сегодня нет однозначного ответа на вопрос о том, каков же ее вклад в организацию естественных и полустественных фитоценозов. По-видимому, в разных ситуациях он различен. Очевидно, что подавляющее число естественных фитоценозов, возникших в результате длительной сопряженной эволюции многих видов, представляют собой «*аллелопатически гомеостатические биотические системы*» (Работнов, 1992). Аллелопатическое воздействие одних видов на другие в таких системах отсутствует или настолько слабое, что

не играет существенной роли при определении состава и структуры фитоценозов. Когда же между собой взаимодействуют эволюционно несопряженные виды, например интродуцированные растения и растения местной флоры, тогда аллелопатические взаимодействия могут быть весьма существенны. Например, в лесах из эвкалиптов, завезенных на Кавказ, в Средиземноморье и Калифорнию из Австралии, практически полностью отсутствует напочвенный покров. Причиной этого, как было установлено, являются фенольные соединения, в большом количестве содержащиеся в его листьях и поступающие в почву вместе с листовым опадом. В то же время на родине в Австралии травяной покров в эвкалиптовых лесах очень хорошо развит, так как местные виды в процессе сопряженной эволюции приспособились к данным веществам. Такую же картину можно наблюдать в регионах, где интродуцирован грецкий орех, который в садах отрицательно влияет на все прочие культуры. В то же время, к примеру, в Южной Киргизии, в естественных лесах с участием грецкого ореха, травяной покров пышно развит.

В научной литературе имеются также данные о том, что между корнями растений также возможны аллелопатические взаимоотношения. Это приводит к тому, что корни растений разных видов равномерно распределяются в объеме почвы и практически не сталкиваются друг с другом. При этом предполагается, что роль сигнала «занято» могут выполнять выделяемые из корней в почву органические кислоты, хотя в то же время имеются данные и о том, что эту роль играют и электрические сигналы.

Многие ученые пытались объяснить аллелопатическим эффектом почвоутомление, то есть снижение урожая при длительном выращивании на почве одной и той же культуры. Однако в дальнейшем было установлено, что, кроме накопления в почве токсических веществ (аллелопатии), почвоутомление все же в большинстве случаев вызывается увеличением в почве числа патогенных микроорганизмов, а также потерей плодородия почвы вследствие извлечения монокультурой одних и тех же веществ, разрушением структуры почвы и т. д.

Взаимоотношения между растениями и их консортами

Как правило, в состав консорций входят бактерии (включая актиномицеты и цианобактерии), грибы, животные (главным об-

разом членистоногие, особенно насекомые). Между растениями и непосредственно связанными с ними консортами возникают многочисленные типы взаимоотношений (см. табл. 1), из которых наиболее важными являются три типа взаимоотношений:

- оказывающие отрицательные воздействия на растение, но выгодные для консортов (паразитизм и хищничество);

- взаимовыгодные как для растений, так и для их консортов (мутуализм);

- выгодные для консортов, но не оказывающие сколь бы то ни было значительного воздействия на растение (комменсализм).

В подавляющем большинстве случаев (за исключением взаимоотношений растений с эпифитами) взаимоотношения между растениями и их консортами являются взаимоотношениями организмов различных трофических уровней.

Среди животных, *поедающих живые органы растений*, имеются виды, употребляющие в пищу древесные растения, травы, водоросли, лишайники, реже — мхи. У сосудистых растений животные поедают как генеративные (цветки, плоды, семена), так и вегетативные органы (у древесных растений иногда только кору). В любом случае фитофаги используют энергию и пластические вещества растений для поддержания своей жизнедеятельности и, тем самым, ослабляют их. Среди животных различают моно- и олигофагов, питающихся одним или немногими видами растений, и полифагов, поедающих многие виды растений.

У растений выработались механизмы, снижающие вред, приносимый фитофагами. Это шипы, колючки, сильное опушение, различные вещества: токсины (ядовитые вещества), детергенты (вещества, понижающие питательную ценность и усвояемость растений) и репелленты (отпугивающие вещества). В результате этих приспособлений растение делается либо слабо доступным для фитофагов, либо непригодным в пищу. Кроме того, существует ряд приспособлений, существенно снижающих вред, наносимый фитофагами растению. К примеру, оставшиеся неповрежденными листья увеличивают интенсивность фотосинтеза, происходит перераспределение запасных веществ, продуктов текущего фотосинтеза, поступающих в растение минеральных веществ и воды для создания новой фотосинтезирующей поверхности. Сильно поедаемые фитофагами растения зачастую имеют

более высокую скорость отрастания побегов. Однако следует иметь в виду, что иногда даже небольшая потеря растительной массы может приводить к гибели растения. Так, например, при объедании коры деревьев грызунами или козами сплошное окольцовывание и удаление флоэмы и камбия приводит к гибели растения; слизняки могут поедать меристематические ткани у основания стеблей травянистых растений, что тоже приводит к их гибели. Очень часто фитофаги могут быть переносчиками различных вирусных или бактериальных болезней растений.

Как правило, даже при массовом размножении фитофагов происходит частичное, а иногда и полное отмирание лишь некоторых видов растений, входящих в состав соответствующего фитоценоза. При этом довольно часто продуктивность растений, не поедаемых или очень плохо поедаемых фитофагами, может, наоборот, увеличиваться. Так, к примеру, при массовом развитии дубовой листовертки в дубраве общая площадь поверхности листьев дуба может уменьшаться на 70 % и более. Это, во-первых, приводит к резкому увеличению освещенности травяного покрова. Во-вторых, происходит сильное ослабление перехвата листовой атмосферных осадков и значительно большее их количество поступает под древесный полог. Кроме того, из-за частичной дефолиации происходит уменьшение потребления воды растениями древесного яруса. В результате поступления на поверхность почвы отгрызенных, но не съеденных фрагментов листьев дуба (травматического опада), экскрементов, экзувиов и трупов дубовой листовертки резко возрастает поступление в почву элементов минерального питания растений. Изменение в обеспеченности светом, водой, элементами минерального питания резко положительно сказывается на растениях подлеска и напочвенного покрова, а также на деревьях, не поврежденных дубовой листоверткой. Травяной покров и подлесок при этом становятся более обильными и более флористически богатыми, во-первых, за счет внедрения видов, более требовательных к обеспеченности светом и элементами питания, во-вторых, за счет сильного роста видов растений, находящихся до этого в сообществе в угнетенном состоянии. На этом примере видно, что фитофаги могут влиять не только на отдельные виды растений, но и оказывать очень сильное воздействие на весь фитоценоз.

Иногда воздействие фитофагов может коренным образом менять структуру растительных сообществ. К примеру, массовое

развитие короеда типографа и некоторых других видов короедов может приводить к полному усыханию ели на значительных территориях и, как следствие этого, к смене еловых лесов производными мелколиственными. Стоит отметить, что короеды в подавляющем большинстве случаев повреждают уже ослабленные деревья ели. Чаще всего такое ослабление деревьев происходит из-за изменения гидрологического режима либо в результате действия осушительной мелиорации, либо, реже, за счет подтопления. То есть в данном случае короед очень сильно ускоряет (в десятки, если не в сотни раз) естественные процессы смены одного растительного сообщества другим.

Среди *паразитов* представлены вирусы, бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, растения и животные. Паразиты не только получают от хозяина вещество и связанную в нем энергию, чем ухудшают его жизнедеятельность, но и выделяют в тело хозяина свои метаболиты. В этом основное различие между взаимоотношениями в системах «хищник — растение-жертва» и «паразит — растение-хозяин». Паразиты могут, поражая фотосинтезирующий аппарат, сокращать его поверхность; выделяя в ткани растения токсины, задерживать рост и развитие; нарушая воспроизводящую систему хозяина, снижать его семенную продуктивность и т. д. Они могут либо убить растение, либо настолько его ослабить, что под влиянием здоровых конкурентов оно гибнет.

Грибные и бактериальные паразиты распространены очень широко: они, вероятно, встречаются во всех наземных фитоценозах и поражают как наземные, так и подземные органы растений. Различия в поражении растений фитопатогенными бактериями и грибами связаны с различными причинами: условиями среды (влажностью воздуха, температурой, освещением, степенью аэрации почвы, ее реакцией, обеспеченностью элементами минерального питания и др.), жизненным состоянием растений, наличием или отсутствием промежуточных хозяев и т. д. Так, к примеру, ржавчинные грибы массово размножаются во влажных местообитаниях и во влажные годы или сезоны года. Поражение растений мучнисто-росяными грибами возрастает при сокращении фотопериода в конце лета. По-видимому, не поражаются или почти не поражаются грибными паразитами растения-гидрофиты и гидатофиты, поскольку вода не является благоприятной средой для развития фитопатогенных грибов.

Как правило, фитопатоген и растение-хозяин прошли длительный путь совместной коэволюции и взаимного приспособления друг к другу. При этом фитопатоген, ослабляя или убивая отдельное растение или даже локальную популяцию, практически никогда не угрожает существованию вида в целом. Совершенно иная ситуация складывается при контакте аборигенных растений с занесенными из других регионов фитопатогенами или, наоборот, местных видов патогенных грибов и бактерий с интродуцированными растениями. При этом фитопатоген и растение-хозяин оказываются эволюционно не сопряжены, что иногда может приводить к плачевным результатам. Наглядным примером подобных связей является взаимоотношение североамериканского вида каштана (*Castanea dentata*) с занесенным из восточной Азии грибом *Endotia parasitica*. На родине этот вид гриба не приносит существенного вреда местным видам каштанов. Но в Северной Америке, куда он был случайно занесен в 1904 г., местный вид каштана оказался к нему абсолютно не приспособленным. Это привело к тому, что через 20 лет из-за поражения *Endotia parasitica* погибло большинство деревьев каштана в северо-восточных штатах, а еще через 20 лет каштан погиб почти по всей области своего распространения в США. В результате этой, по-видимому, самой крупной ботанической катастрофы погибло свыше 3,5 млрд деревьев каштана, в результате чего существовавшие в этих регионах дубово-каштановые и дубово-гикориево-каштановые леса превратились в дубовые и дубово-гикориевые.

Из животных-паразитов наибольшее влияние на растения оказывают, вероятно, почвенные нематоды. О размерах наносимого нематодами вреда можно судить по тому, что применение нематодцидов (химических препаратов, уничтожающих нематод) в смешанной прерии США привело к увеличению урожая на 50 %.

Паразитические растения также могут оказывать влияние как на растения-хозяева, так и на фитоценоз в целом. Паразитический образ жизни ведут представители более 500 видов из 52 родов и 9 семейств высших сосудистых растений. Они не имеют хлорофилла и, являясь гетеротрофами, питаются за счет растений-хозяев. Распространены они главным образом в теплых регионах планеты. В Беларуси паразитами являются представители семейств Повиликовых (*Cuscuta*) и Заразиховых (*Orobanchae*).

В естественных фитоценозах паразитные растения не очень значимы, так как в природных условиях они, как правило, не

встречаются в большом количестве. Кроме этого, коэволюция в большинстве случаев приводит к тому, что в природных фитоценозах не происходит массовой гибели растений-хозяев под влиянием паразитов. В то же время в искусственных фитоценозах (особенно в посевах) их роль может быть гораздо более значимой — многие повилики и заразихи, особенно в южных регионах, являются злостными сорняками.

Так же, как и в случае с грибами-паразитами, отсутствие длительной сопряженной эволюции растения-хозяина и растения-паразита может приводить к резким всплескам численности последнего. Так, например, такой североамериканский вид, как подсолнечник (*Helianthus annuus*), при массовом выращивании в теплых районах Восточной Европы очень быстро стал поражаться местным видом — заразихой подсолнечниковой (*Orobanche cymana*). В природных условиях этот вид заразихи паразитирует на местных видах полыней и не приносит им существенного вреда. Эта проблема была решена лишь тогда, когда была разработана соответствующая агротехника выращивания и были выведены устойчивые сорта подсолнечника.

Свыше 2000 видов высших растений являются полупаразитами. В Беларуси полупаразитами являются многие представители семейств Норичниковых (*Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Euphrasia*, *Pedicularis* и др.), Ремнецветных (*Viscum*) и Санталовых (*Thesium*). В отличие от полных паразитов, они имеют фотосинтезирующий аппарат и хотя бы частично обеспечивают себя энергией. В то же время воду и минеральные вещества они потребляют из тканей хозяев либо полностью, либо частично, если имеют собственную корневую систему.

Воздействие полупаразитов на растения-хозяева крайне многообразно. Отбирая часть воды и минеральных веществ, они, естественно, снижают возможность роста хозяев. При этом, избирательно паразитируя на отдельных видах или, чаще, отдельных группах растений и сильно ослабляя их, полупаразиты могут сильно влиять на результаты конкурентных взаимоотношений между различными видами растений в фитоценозе. Например, при массовом развитии погремков (100 и более особей на 1 м²) общая урожайность луговых фитоценозов может снижаться на 20—25 %. Омела белая (*Viscum album*), в массе развиваясь на деревьях, не только использует воду и минеральные вещества хозяина, но еще и является конкурентом дерева за свет. При

чрезмерном развитии омела может приводить к обламыванию отдельных ветвей дерева, особенно зимой во время сильных снегопадов.

В *мутуалистические взаимоотношения* с автотрофными растениями вступают грибы, актиномицеты, бактерии, водоросли, животные.

У всех голосеменных и почти у 80 % покрытосеменных обнаружена микориза, то есть имеет место симбиоз с грибами. Редко встречается микориза лишь у водных и околоводных растений, а также у растений, поселяющихся на субстратах с еще не сформированной почвой (многие крестоцветные, маревые, амарантовые, маковые и др.). Микоризы нет также у большинства насекомоядных и паразитных растений.

При формировании микоризы сосуществование растения и микоризообразующего гриба является взаимовыгодным. Гриб в качестве энергетического материала получает от растения углеводы, а также различные биологически активные вещества: витамины, фитогормоны и др. Растения же за счет гриба приобретают дополнительную всасывающую поверхность, в результате чего увеличивается поступление воды и минеральных веществ из почвы. В частности, микоризообразующие грибы способны активно поглощать и передавать растению малоподвижные в почве ионы ортофосфорной кислоты и ионы аммония.

Формирование микоризы в очень большой степени зависит от доступности для растений элементов минерального питания. Так, многочисленными исследованиями показано, что микориза лучше всего образуется у растений, произрастающих на почвах, бедных доступными формами фосфора и азота, тогда как у растений этого же вида, растущих на богатых почвах, микориза развивается гораздо слабее или же вообще может отсутствовать. Кроме этого, различные виды грибов, образующие микоризу с растениями, могут иметь для них разное значение. К примеру, в опытах с молодыми растениями сосны *Pinus radiata* было показано, что формирование микоризы с *Rhizopogon luteus* приводит к существенному (в среднем на 60 %) увеличению массы растений. В то же время такие микоризообразователи, как *Suillus luteus* и *Cenococcium grandiforme*, положительного влияния на рост сосны не оказали.

Азотфиксирующие симбиотические бактерии, актиномицеты и цианобактерии служат одним из существенных источников

азота для растения. Так, у подавляющего большинства представителей семейства Бобовых (*Fabaceae*) на корнях обнаружены клубеньки, образованные бактериями рода *Rhizobium*. У некоторых видов семейства Вязовых (*Ulmaceae*) также обнаружены клубеньки, формирующиеся в результате симбиоза с бактериями рода *Brachyrhizobium*. Азотфиксирующие актиномицеты рода *Frankia* способны образовывать клубеньки на корнях более чем 200 видов преимущественно древесных растений из различных семейств. Диазотрофные цианеи вступают в мутуалистические отношения со многими видами печеночников, мхов, папоротников и саговников. Количество фиксируемого азота при этом может колебаться в очень широких пределах: от 2—10 кг/га у различных видов мхов и печеночников до 200—250 кг/га у клеверов, ольхи (*Alnus glutinosa*, *A. crispa*) и даже до 300 кг/га (*Anabaena* в полостях листьев водного папоротника *Azolla*).

Образуя клубеньки на корнях растений, бактерии и актиномицеты, во-первых, получают от растений защиту, питательные вещества и целый спектр биологически активных веществ, необходимых для роста. Во-вторых, в клубеньках создаются практически полностью анаэробные условия, необходимые для нормального роста и, что самое главное, для активной фиксации молекулярного азота. Для растений такое сожительство также очень выгодно, поскольку прокариоты способны полностью обеспечивать их потребности в соединениях азота. Это позволяет таким растениям поселяться на почвах, бедных свободными формами азота. К примеру, палеоботаниками было показано, что различные виды ольхи (*Alnus*) и облепихи (*Hippophae*) были первыми видами деревьев, поселявшимися на отложениях аллювия и каменистых россыпях на месте отступавшего ледника. Поселяясь на бедных почвах, такие растения постепенно обогащают их соединениями азота, что в дальнейшем обеспечивает возможность роста других, более требовательных к обеспеченности доступными формами азота растений. В дальнейшем это может приводить к смене растительных сообществ.

К мутуалистическим можно отнести также взаимоотношения растений со свободноживущими азотфиксирующими микроорганизмами, живущими в почве. Используя в качестве источника энергии различные прижизненные выделения растений (экссудаты корней, мелкие отмирающие корешки, разрушающу-

юся ризодерму, отмирающие корневые волоски и др.), азотфиксаторы в основном привязаны к ризосфере растений. Установлено, что видовой состав и степень участия различных видов азотфиксаторов в ризосферах разных видов растений могут в значительной степени различаться даже в пределах одного фитоценоза. Эти различия могут быть обусловлены как количеством корневых выделений, так и их составом. Несмотря на то что процесс фиксации азота у свободноживущих микроорганизмов требует значительно больших затрат энергии (в среднем в 10—50 раз больше, чем у клубеньковых бактерий и актиномицетов), общее количество азота, фиксируемого ими, может быть довольно значительным. Так, в условиях умеренного климата, в зависимости от экологических условий, оно может колебаться от нескольких килограммов до 40—50 кг/га в год.

В филлоплане (на поверхности листьев) многих видов растений также обнаружены diaзотрофы. Используя в качестве источника энергии различные выделения листьев, они фиксируют атмосферный азот, который в дальнейшем также может использоваться растениями. Общее количество фиксируемого таким образом азота в некоторых растительных сообществах может достигать 10 кг/га в год.

Почвенные сапротрофные животные, грибы и бактерии принимают участие в разложении ежегодно поступающего на поверхность почвы и в почву растительного опада (отмерших органов растений). Образуя последовательно сменяющий друг друга ряд организмов, они осуществляют разложение и минерализацию органических остатков, а также образуют гумус почвы. При этом для растений делаются доступными те вещества, которые в них содержатся. Это тоже можно рассматривать как вариант мутуалистических взаимоотношений, так как в данном случае налицо взаимная выгода: грибы и микроорганизмы получают энергию для своего роста и развития, используя растительные остатки, а для растений в процессе минерализации становится доступен целый комплекс минеральных и органических веществ.

Как мутуалистические следует рассматривать и взаимоотношения растений с животными-опылителями или распространителями семян и плодов. Так, насекомые участвуют в опылении довольно большого количества видов растений, взамен получая нектар, а иногда и часть пыльцы в виде пищи. Причем иногда этот тип взаимоотношений может быть настолько тесным, растения могут быть настолько сильно специализированы по отноше-

нию к тому или иному виду опылителя, что его исчезновение может приводить к исчезновению из фитоценоза того или иного вида растений. Например, почти полное исчезновение шмелей на тех территориях, где проводились массовые обработки сельхозугодий инсектицидами, в конечном итоге привело к резкому уменьшению доли бобовых (особенно клеверов) в составе травостоев сенокосов и пастбищ. Это явилось результатом того, что цветки многих видов бобовых специализированы к опылению почти исключительно шмелями.

Плоды и семена многих растений имеют целый ряд приспособлений для распространения различными видами животных. Так, многие животные поедают диаспоры растений, не переваривая семена. Причем некоторые растения настолько сильно приспособились к такому способу распространения семян и имеют настолько прочные покровы семени, что в том случае, если они не проходят через пищеварительный тракт животного, где эти покровы подвергаются частичному разрушению под действием химических и механических агентов, они не способны прорасти. Семена с элайосомами (разновидность ариллуса) очень часто распространяются муравьями, а крупные ореховидные семена — птицами и грызунами. Все эти варианты взаимоотношений также можно рассматривать как мутуализм, поскольку животные в этом случае получают пищу, а растения — возможность распространения своих диаспор на значительные расстояния и, как следствие этого, возможность проникать на еще не занятые территории.

К *комменсализму* можно отнести взаимоотношения между растениями и не фиксирующими атмосферный азот ризосферными бактериями; с водорослями, грибами, лишайниками и мхами, поселяющимися на коре деревьев; с птицами и летучими мышами, поселяющимися в дуплах, и др. Однако в ряде случаев безвредность организмов-комменсалов для растений относительна. Так, к примеру, поселяясь на ветвях и стволах деревьев и образуя сомкнутые покровы, эпифиты способны изменять температурный режим, химизм и влажность коры, причем в ряде случаев этим они могут создавать благоприятные условия для различных паразитов и фитофагов. Поглощая воду, стекающую по ветвям и стволам, они уменьшают ее поступление в почву и препятствуют использованию деревьями вымытых из их крон веществ. Поселяясь на зеленых стеблях и листьях, особенно в тропиках, эпифиты снижают способность растений к фотосинтезу.

В некоторых случаях эпифиты и особенно гнезда птиц могут создавать сильную нагрузку на ветви деревьев и даже приводить к их обламыванию.

Симбиотические связи (в широком смысле, включая паразитизм и мутуализм) играют важную роль во взаимоотношениях растений с абиотической средой и друг с другом. Так, вследствие истощения растений паразитами и полупаразитами могут меняться состав и строение растительных сообществ. Микориза может определять существование высших растений и тем самым некоторых растительных формаций. В зависимости от состояния микоризы ухудшается или улучшается питание растений, от чего может зависеть исход конкуренции между растениями за средства существования. Если растения ослаблены, угнетены в результате конкуренции, то усиливается эффект паразитизма, что ускоряет гибель отстающих в росте растений.

2.4. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ВИДОВ ПО ВОЗДЕЙСТВИЮ НА СРЕДУ

Говоря о взаимодействии видов растений друг с другом и с окружающей средой, нельзя забывать о том, что они не только изменяются под действием абиотических и биотических факторов, но и сами способны трансформировать окружающую их среду. При этом каждый вид растений специфичен по способности изменять среду. Средообразующая роль растений, помимо этого, зависит также и от их количественного участия в фитоценозах, и от взаимодействия с организмами-консортиями.

Потребность выделять различные группы растений по специфичности их воздействия на среду возникла давно. Еще в середине XIX в. Лоренц разделял виды фитоценоза на 2 группы: организующие и случайные. Г. Н. Высоцкий и И. К. Пачоский, изучая дерновинно-злаковые степи, также разделяли все растения фитоценозов:

- на основные, постоянные виды, определяющие свойства фитоценозов, представленные дерновинными злаками (Высоцким они были названы превалидами, а Пачоским — компонентами);
- ингредиенты — временные, появляющиеся периодически, преимущественно однолетние виды, заполняющие промежутки между дерновинными злаками.

В дальнейшем эта система — система фитоценотивов — благодаря работам В. Н. Сукачева получила довольно широкое признание. Основой для формирования системы фитоценотивов послужила специфичность видов в трансформации окружающей среды. Растения, по В. Н. Сукачеву, разделяются:

- на **эдификаторы** — созидатели, строители сообщества, то есть обильные виды, формирующие внутреннюю среду сообщества и в значительной мере определяющие появление в нем других видов;

- **ассектаторы** — виды, мало влияющие на создание фитоценоитивной среды сообщества.

В роли эдификатора, помимо отдельных видов, могут выступать и группы, состоящие из растений разных видов, но одной жизненной формы, а главное сходно, специфично в конкретном сообществе и существенно трансформирующие среду. Виды, входящие в такую группу, называются **созидификаторами**. Примером созидификаторов могут являться береза и осина в смешанном лесу, когда невозможно выделить вклад в воздействие на среду отдельных видов.

Среди эдификаторов нередко наблюдается иерархия. Наряду с эдификаторами, определяющими состав и состояние видов в сообществе, могут быть и **субэдификаторы** (или эдификаторы низших рангов), находящиеся под влиянием эдификатора и даже обязанные ему своим существованием. Примером субэдификаторов (точнее, субсозидификаторов) могут служить зеленые мхи в сосновом лесу. Выполняя эдификаторную роль по отношению ко многим кустарничкам и травам, они тем не менее сами в своем развитии зависят от притенения пологом сосны.

Здесь стоит сказать несколько слов о соотношении понятий **доминант** и **эдификатор**. В наиболее общем случае **доминирующий вид, или доминант**, — это вид, преобладающий по проективному покрытию, числу особей или массе. Как правило, количественная граница между доминантом и недоминантом устанавливается произвольно. Если доминантным считать вид, имеющий не только относительное (по сравнению с другими видами в сообществе), но и значительное абсолютное проективное покрытие, высокую сомкнутость, образующий большую массу, то такой доминант практически всегда проявляет себя как эдификатор или субэдификатор. Однако вид-эдификатор, представленный отдельными особями, может и не быть в сообществе домини-

нантом. Например, не являются доминантами, но в то же время оказываются сильными эдификаторами единичные ели в мелколистном лесу, дернины белоуса или щучки на лугу.

Доминирующие виды играют очень важную роль в сообществах, образуя основную массу органического вещества и занимая больший объем пространства. Однако доминанты весьма неравноценны из-за разной длительности их доминирования, места в сообществе (доминанты господствующего или подчиненных ярусов) и, главное, эдификаторной способности. Как мы уже сказали, доминанты большей частью являются эдификаторами, хотя, конечно, у разных видов и в разных условиях эдификаторная мощь выражена неодинаково. Это обстоятельство привело А. А. Ниценко к мысли составить комбинированную классификацию фитоцено типов. При оценке цено тических позиций он исходил из потенциальных возможностей растений того или иного вида. Данная классификация насчитывает семь групп фитоцено типов.

1. Доминанты-эдификаторы первого ранга. Это виды, господствующие в главном ярусе сообщества и оказывающие существенное воздействие на весь строй и состав фитоценоза, а также на среду. Это — эдификаторы в полном смысле слова, они определяют состав спутников и после их удаления состав сообщества сильно меняется. Причем главным ярусом не обязательно должен быть первый. Так, например, в сфагновом болоте эта роль несомненно принадлежит нижнему ярусу.

2. Доминанты-эдификаторы второго ранга. Также свойственны главному ярусу, но слабее воздействуют на состав, структуру фитоценоза и его среду.

3. Доминанты-субэдификаторы. Это доминанты второстепенных ярусов. В сущности, все они второстепенны, поскольку воздействуют в основном на состав и структуру только своего яруса.

4. Доминанты-неэдификаторы. Доминируют в основных ярусах, но не определяют их структуру, состав или свойства.

5. Субдоминанты в пространстве. Доминанты-неэдификаторы второстепенных ярусов.

6. Субдоминанты во времени. Виды, доминирующие в определенных сезонах, которые не могут являться эдификаторами и даже субэдификаторами.

7. Спутники. Виды, встречающиеся в сообществе единично или рассеянно, то есть не являющиеся доминантами.

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ

Переоткрытия являются нормой науки, и история развития концепции эколого-фитоценологических стратегий у растений дает тому прекрасные иллюстрации. Так, популярная у зоологов система стратегий видов, именуемая *r*- и *K*-отбором, была описана в 1967 г. А. Макартуром и Е. Уилсоном, но задолго до этого, еще в 1884 г., аналогичные группы растений описал ботаник Дж. Макклиод. Он назвал их «пролетариями» (растения-малолетки, зимующие в виде семян) и «капиталистами» (растения, зимующие с капиталом органического вещества — клубнями, корневищами, толстыми стеблями и т. д.). Позднее представления об этих типах отбора подробно разработал Э. Пианка:

- ***r*-отбор** (пролетарии) — это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение;

- ***K*-отбор** (капиталисты) — это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на поддержание жизни взрослой особи.

Впрочем, несмотря на «растительные» истоки, эта одномерная система типов стратегий в геоботанике непопулярна, так как группа *K*-стратегов у растений оказывается слишком гетерогенной. Дело в том, что большие затраты на поддержание жизнедеятельности взрослых особей наблюдаются у растений как стабильных богатых местообитаний, так и при отсутствии нарушений в условиях низкой обеспеченности ресурсами. По этой причине в геоботанике получила распространение двумерная система стратегий, отражающая не только влияние нарушений (как в системе *r*- и *K*-отбора), но еще и благоприятность условий (и соответственно биологическую продуктивность).

Описание двумерной системы стратегий также было выполнено независимо по крайней мере два раза. Л. Г. Раменский в 1935 г. разделил все виды растений на три «ценобиотических типа», которые назвал *виолентами*, *пациентами* и *эксплерентами*.

«Виды типа “V” (виолентов, силовиков) можно образно уподобить льву: энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды...

Растения типа “Р” (пациенты, выносливцы) уподобляются верблюду: в борьбе за существование они берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям, постоянным или временным, — к засолению, кислой реакции почвы, резкой переменности увлажнения и т. д. В мезофильных местообитаниях они нередко прекрасно развиваются, но в природе заглушаются растениями первой группы (виолентами)...

Растения типа “Е” (эксплеренты, выполняющие), фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними. Очевидно, эксплеренты достигают господства в условиях более или менее пионерных, с резко ослабленной конкуренцией...» (Раменский, 1938, с. 279-280).

Его работа осталась практически незамеченной даже в России, и поэтому неудивительно, что 40 лет спустя английский эколог Дж. Грайм описал аналогичные группы, но назвал их по-другому. В отличие от Л. Г. Раменского, посвятившего данному вопросу несколько страниц, он изложил его в двух монографиях (Grime, 1979; Grime et al., 1988), что сделало его одним из наиболее цитируемых геоботаников.

Виоленты (С, конкуренты в терминологии Грайма) — растения богатых и стабильных местообитаний, как правило, доминанты сообществ высокой биологической продуктивности. Это наиболее малочисленная и гомогенная группа растений. В ее составе — деревья (бук), реже крупные корневищные злаки (канареечник в поймах рек лесной зоны, тростник в сообществах плавней в низовьях южных рек). Это конкурентномощные растения, их реализованная и фундаментальная ниши практически полностью совпадают. Виоленты в равной степени неустойчивы как к ухудшению условий (просыхание почвы, засоление и т. д.), так и к нарушениям (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары и т. д.). Под воздействием этих факторов виоленты, как правило, погибают, так как лишены специальных приспособлений для поддержания устойчивости в таких условиях. Чистый виолент — редкость, чаще встречаются вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

Пациенты (S, стресс-толеранты) — достаточно гетерогенная в морфологическом и ценотическом отношении группа видов. В

ее составе есть растения как экстремальных местообитаний (пустынь, солончаков, тенистых расщелин скал, интенсивно используемых пастбищ), то есть **экотопические пациенты**, так и растения сомкнутых продуктивных сообществ, где на долю пациентов остается очень мало ресурсов, так как основная их часть потребляется виолентами. Таких пациентов называют **фитоценотическими пациентами**, и их примером могут служить, например, растения напочвенного покрова лесов.

В любом случае пациенты устойчивы к стрессу благодаря специальным физиологическим механизмам. Их реализованные и фундаментальные ниши, как и у виолентов, тоже близки по объему, но в этом случае уже не по причине конкурентной мощности, а в результате тонкой специализации к произрастанию в настолько экстремальных условиях, что другие растения на них не претендуют.

Эксплеренты (R, рудералы) — как и виоленты, это растения богатых местообитаний, но произрастающие в условиях низкой конкуренции. Эти растения замещают виоленты при сильных нарушениях местообитаний (**истинные эксплеренты**) или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в период, когда они оказываются не востребуемыми доминантами (так называемые **ложные эксплеренты**). Большинство эксплерентов — однолетники или реже малолетники с высоким энергетическими расходами на размножение (репродуктивным усилием). Они способны формировать банк семян в почве или имеют приспособления для распространения плодов и семян. К интенсивному семенному размножению нередко добавляется вегетативное, например корневищами и корневыми отпрысками у многих видов осотов.

Истинные эксплеренты — это сорные растения, которые первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в семенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами.

К ложным эксплерентам относятся виды, которые постоянно присутствуют в фитоценозах в покоящемся состоянии и периодически дают вспышки численности либо в тот период, когда при обильных ресурсах временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах конкурентно сильных видов (например, весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях), либо тогда, когда

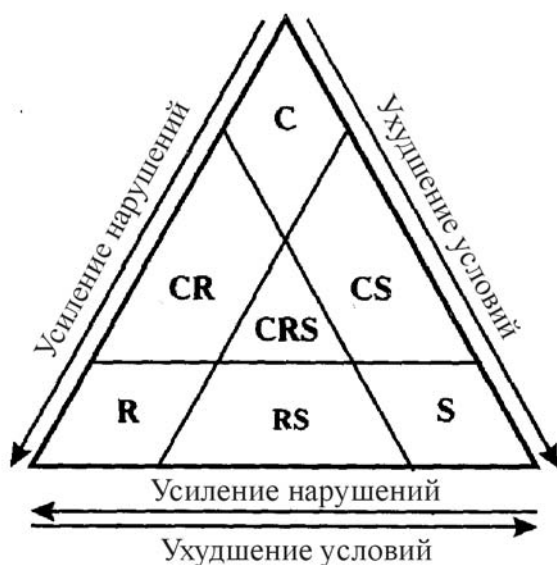


Рис. 19. Треугольник Грайма: C, R, S — первичные типы стратегий; CR, CS, RS, CRS — переходные (вторичные) типы стратегий

внезапно резко увеличивается количество ресурса (например, пустынные однолетники-эфемеры, которые за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром).

Эксплеренты одинаково неустойчивы как к абиотическому стрессу, так и к биотическому (влиянию конкурентов и фитофагов), и поэтому их реализованная ниша приближается к нулю. В то же время их фундаментальные ниши очень широкие, и при отсутствии конкуренции эксплеренты могут занимать обширный спектр местообитаний, что особенно наглядно проявляется

у синантропных видов с космополитными ареалами — полевых сорняков и растений пустырей.

У видов с разными типами стратегий различаются способы регулирования плотности популяций — зависимость плотности от смертности у виолентов, непосредственно экотопическое регулирование у пациентов и «оппортунистический» тип регулирования плотности (то есть формирование популяций, плотность которых не зависит от смертности, и при загущении уменьшается размер растений) у эксплерентов.

Первичные стратегии всегда связаны между собой вторичными переходными типами (рис. 19). Так, например, многие луговые злаки сочетают в своем поведении черты виолента, пациента и эксплерента, хотя и представленные в разном соотношении у разных видов. Кроме того, многие виды обладают пластичностью стратегии, когда при дефиците ресурса у некоторых виолентов или видов с вторичными стратегиями проявляются черты пациентности и формируется природный «бонсай». Примером этого могут служить миниатюрные сосны на верховых болотах, стелющиеся узколистные формы тростника на солончаках, кустарниковые формы дуба и осины на южной и северной границах ареала и т. д. Кроме того, особи одного и того же вида, но

разного возраста также чаще всего различаются по стратегиям. Так, понятие «виолент» применимо лишь к взрослым растениям, тогда как молодые индивидуумы тех же видов чаще всего являются пациентами.

2.6. КОНКУРЕНТНОЕ ИСКЛЮЧЕНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

Конкуренция — основной тип взаимоотношений растений при их совместном произрастании. Уровень ее может быть снижен, если у обитающих совместно видов будут разные экологические ниши.

Понятие экологической ниши является краеугольным камнем в фундаменте теории современной экологии. Ю. Одум образно назвал экологическую нишу «профессией вида в экосистеме». Если рассматривать фитоценоз как совокупность условий среды и видов растений, в результате жизнедеятельности которых производится органическое вещество, то «профессия» каждого вида будет определяться тем, из какого материала, в какое время, на какой территории и какое органическое вещество он производит.

Ниша — это диапазон всех факторов среды, в пределах которых возможно существование и воспроизведение вида в природе. Иными словами, экологическая ниша — это совокупность всех требований организма к условиям существования: занимаемому пространству (пространственная ниша), функциональной роли в сообществе (трофическая ниша) и диапазону факторов среды (многомерная ниша).

Сложность в разработке теории экологической ниши применительно к растениям связана с тем, что у них отсутствует пищевая специализация, которая у животных зачастую является одним из основных факторов дифференциации. У растений же один тип пищи: водный раствор элементов минерального питания, углекислый газ и солнечный свет. Тем не менее растения также обладают рядом свойств, которые позволяют им проявлять различия своих экологических ниш.

Разный тип распределения корневых систем. Ярким примером в данном случае могут служить, например, сообщества из тростника и саксаула в пустыне Гоби. Так, первый вид — гигрофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8—10 м, тогда как саксаул — типичное пустынное дерево с приповерхностным укоренением в верхних слоях почвы.

Разное время вегетации. Цветение в разное время зачастую снижает конкуренцию между различными видами, так как в период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов. Классический пример экологических ниш такого рода — ниши эфемеров и эфемероидов, которые используют ресурсы среды ранней весной, то есть тогда, когда другие растения использовать их еще не способны.

Разная требовательность к свету связана с различиями в приспособительных реакциях различных видов растений по отношению к данному фактору. Так, сциофиты имеют целый комплекс физиологических приспособлений к существованию в затененных местах (копытень, вороний глаз, кислица в лесу) и не могут существовать при избыточном освещении, тогда как гелиофиты требуют большое количество света.

Разная требовательность к элементам минерального питания. Например, многие злаки растут только на почвах, достаточно богатых азотом, тогда как бобовые могут практически не получать азота из почвы. Дело в том, что у них в корнях живут азотфиксирующие бактерии, которые и снабжают растения азотом.

При желании, факторы, которые могут быть причиной дифференциации ниш, можно перечислять до бесконечности: это и различия *во взаимоотношениях с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами, фитопатогенами*, и по отношению к другим факторам, которые определяют состав фитоценоза. И потому для лучшего понимания сути современного представления о нише необходимо иметь понятие о так называемом **гиперпространстве ниш**, то есть пространстве, которое нельзя представить физически в силу того, что число осей в нем превышает три. При этом каждый признак ниши рассматривается как ось гиперпространства и экологическая ниша трактуется как его небольшая часть — гиперобъем, определяемый зонами толерантности вида по каждому экологическому фактору-измерению (рис. 20). Гиперобъемы ниш различных популяций при этом перекрываются, в то время как их центры, соответствующие точке координат оптимальных условий существования вида в сообществе, дифференцированы. Разные виды растений обладают разной способностью к дифференциации ниш.

Различают два основных вида ниш — фундаментальную и реализованную.

Фундаментальная ниша — это та ниша, которую может занять вид при отсутствии конкуренции. **Реализованная ниша** —

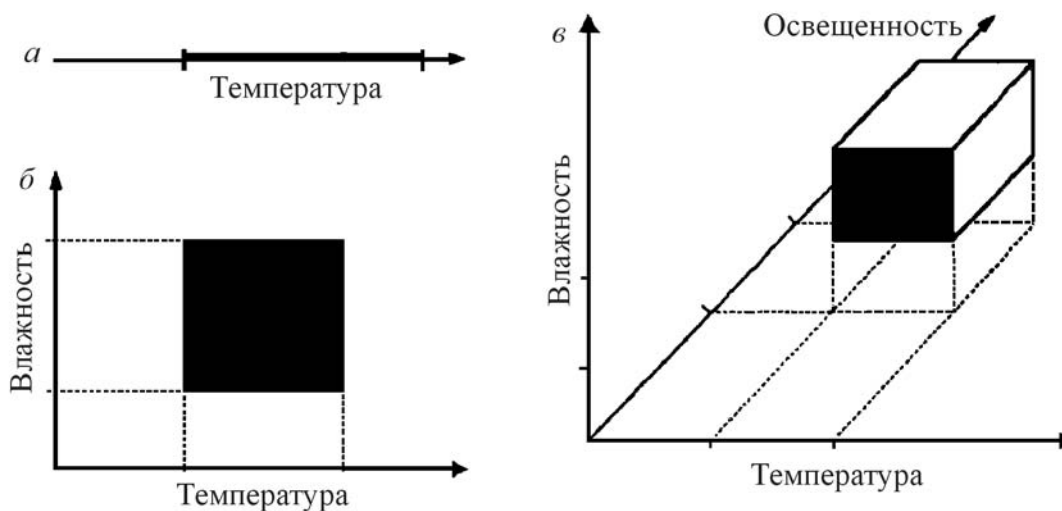


Рис. 20. Модель экологической ниши: а – одномерная ниша (определяется температурой); б – двумерная ниша (определяется температурой и влажностью); в – трехмерная ниша (определяется температурой, влажностью и освещенностью)

это та ниша, которую вид занимает при наличии конкуренции с прочими видами. Образно говоря, это та часть фундаментальной ниши, которую виду удастся отстоять от конкурентов.

Фундаментальные ниши растений в большинстве случаев очень широкие, хорошей иллюстрацией чего являются ботанические сады, где при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения, произрастающие в различных почвенно-климатических условиях. Но при этом они нуждаются в защите от более конкурентноспособных в данных условиях растений местной флоры.

Классическим примером, показывающим различия фундаментальной и реализованной ниш, являются опыты по удобрению естественных лугов и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти луга. Оказалось, что при внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны из травостоя выпадают типичные для таких лугов олиготрофные виды — полевица тонкая и душистый колосок, а эутрофы, такие, как ежа сборная и пырей ползучий, бывшие до этого второстепенными видами с небольшой долей участия в травостое, наоборот разрастаются. Можно подумать, что олиготрофные виды не выносят избытка в почве элементов минерального питания. Но оказалось, что и полевица тонкая, и душистый колосок в искусственном чистом по-

сее положительно реагируют на внесенные удобрения — их урожайность увеличивается в 2—4 раза. Объяснить такое, на первый взгляд удивительное явление можно, зная различия фундаментальной и реализованной ниш этих видов. При отсутствии конкуренции виды бедных почв хорошо растут в условиях богатого минерального питания, а при наличии конкуренции они вытесняются злаками богатых почв. Иными словами, их фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, тогда как реализованная — только бедные почвы, на которых они, благодаря биологическим и экологическим особенностям, являются сильными конкурентами.

С понятием фундаментальной и реализованной ниши очень тесно связаны такие понятия, как аут- и синэкологический ареал вида.

Ареал — это часть земной поверхности или акватории, в пределах которой встречается та или иная систематическая группа живых организмов или сообщество. **Аутэкологический ареал** — это максимальное пространство, которое может быть занято видом, его потенциальный ареал. Фактически аутэкологический ареал вида определяется шириной его фундаментальной ниши. В противоположность этому **синэкологический ареал** — это то пространство, которое вид реально занимает в природе, и он зависит, в первую очередь, от реализованной ниши вида.

3. СОСТАВ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (СИНМОРФОЛОГИЯ)

Фитоценоз, так же, как и любой другой растительный объект, можно рассматривать как систему. Согласно Л. Берталанфи (Bertalanfii, 1956), система представляет собой комплекс элементов, находящихся во взаимодействии. Любая система может быть охарактеризована своим составом, то есть совокупностью всех элементов системы, строением — пространственным соотношением элементов системы между собой, и функциональной структурой — совокупностью связей, возникающих между элементами системы. Поэтому, рассматривая фитоценоз как сложную систему, в его организации следует различать:

- состав фитоценозов;
- строение фитоценозов (их пространственную структуру) — распределение надземных и подземных органов растений, входящих в состав фитоценоза;
- функциональную структуру фитоценозов — совокупность связей между элементами фитоценоза.

3.1. СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Растительный покров представляет собой совокупность особей растений. Но в природе невозможно найти такой фитоценоз, который бы слагался из абсолютно идентичных растений. Практически любое растительное сообщество состоит из ценопопуляций разных видов, относящихся к разным жизненным формам и экологическим группам, играющих различные роли в природе. Да и в пределах одной ценопопуляции особи чаще всего различаются по возрасту, степени развитости или угнетенности и т. д. Поэтому для характеристики состава фитоценозов основное значение имеют такие признаки, как флористический состав фито-

ценозов, состав жизненных форм, популяционный состав, состав экоморф и количественные соотношения видов в фитоценозе. Последних два признака нами были подробно рассмотрены выше при рассмотрении абиотических факторов среды (состав экоморф) и при рассмотрении специфичности видов по воздействию на среду (количественные соотношения видов в фитоценозе). Поэтому ниже мы подробно остановимся на первых трех признаках, характеризующих состав фитоценозов.

Флористический состав фитоценозов

Флористический состав — это полная совокупность видов растений, встречающихся в пределах конкретного растительного сообщества. Флористический состав — важнейший конституционный признак, во многом определяющий структуру и функции сообщества. Это очень информативный признак, говорящий об экологических условиях, в которых находится сообщество, о его истории, степени и характере его нарушенности и т. д.

Флористический состав характеризуется рядом показателей. Первый — это **видовое богатство**, то есть общее количество видов, свойственное фитоценозу. Этот показатель может изменяться в пределах от 1 (монодоминантные одновидовые сообщества) до 1000 и более видов (некоторые тропические леса). По остроумному замечанию Р. Маргалефа (Margalef, 1994), видовое богатство в любом случае можно расположить между двумя крайними ситуациями: модель «Ноев ковчег» — видов очень много, но каждый представлен всего одной парой особей, и «чашка Петри» — микробиологическая культура, в которой представлено огромное число особей одного вида. Видовое богатство — это самая простая мера **альфа-разнообразия**, то есть биотического разнообразия на уровне фитоценоза.

При всем интересе к показателю степени видового богатства очевидно, что использование его в сравнительно-аналитических построениях во многих случаях некорректно. Так, к примеру, несравнимы в отношении видового богатства маленькое болотце и участок тропического леса. Поэтому в геоботанике гораздо чаще используется **показатель видовой насыщенности** — число видов, отнесенное к единице площади. Но здесь следует отметить тот факт, что для того, чтобы определить видовую насыщенность фитоценоза, необходимо в любом случае знать его видовое богатство.

Если выявлять видо-вое богатство с помощью вписанных друг в друга квадратных или круг-лых площадок увеличи-вающегося размера, то, как правило, с ростом площади учетной едини-цы будет увеличиваться число выявленных в фи-тоценозе видов. Если по-строить из полученных значений кривую, то она довольно хорошо будет отражать зависимость

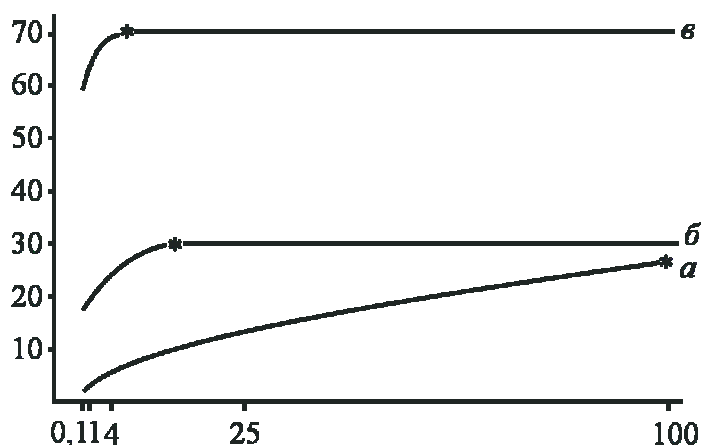


Рис. 21. Кривые «число видов / площадь» для пустыни (а), а также для пустынной (б) и луговой (в) степей; точка * соответствует минимальному ареалу (Миркин и др., 2002)

увеличения числа видов от размера учетной площадки. Как пра-вило, такая кривая вначале будет резко подниматься вверх, а по-том постепенно переходит на плато. Начало перехода на плато будет показывать, что на площадке данного размера уже выявле-но подавляющее число видов в фитоценозе. Как правило, чем бо-гаче видами фитоценоз, тем меньше размер площадки, при кото-ром кривая уходит на плато.

Размер площадки, при котором происходит «перелом» кри-вой (рис. 21) (хотя следует отметить, что не во всех случаях он четко выражен), называют **минимальным ареалом (ареал-ми-нимумом)**. В силу сильной корреляции флористических и физи-огномических признаков фитоценоза ареал-минимум очень час-то совпадает по площади с **ценоквантом** — участком однородно-го фитоценоза, достаточным для того, чтобы, помимо видового богатства фитоценоза, статистически достоверно оценить проек-тивное покрытие всех видов в нем. Очень сходным по смыслу с данными двумя терминами, но несколько более широким явля-ется введенное Л. Г. Раменским понятие площади выявления. **Площадь выявления** — величина учетной площадки, на кото-рой выявляются все существенные черты фитоценоза (флористи-ческий состав фитоценоза, его структура и количественное соот-ношение видов; в лесных сообществах, кроме этого — запас дре-весины и кривая распределения деревьев по классам диаметра).

Размер площади учета является очень важным фактором, влияющим на видовое богатство фитоценоза. Так, к примеру, в мелком масштабе наибольшим видовым богатством характери-

зуются альварные луга, встречающиеся в Эстонии и Швеции. Эти луга формируются на неглубоких почвах на карбонатных породах, поэтому они образованы маленькими по размеру растениями и даже на такой маленькой площади, как 1 дм², уместается до 40 разных видов. В курских степях В. В. Алехин на 1 м² насчитывал до 100 видов. В крупном масштабе (сотни квадратных метров) наиболее богаты видами тропические леса, где на площади 400 м² может произрастать до 2000 видов деревьев, лиан и эпифитов.

Факторы, которые определяют видовое богатство фитоценоза, многочисленны и сложно взаимодействуют. Именно поэтому видовое богатство является одной из наиболее трудно прогнозируемых характеристик фитоценоза. Так, к примеру, М. Пэлмер (Palmer, 1994) приводит 120 гипотез, объясняющих видовое богатство фитоценоза.

Рассмотрим основные факторы, влияющие на видовое богатство фитоценоза.

Флора, или пул видов. Это тот набор видов, из которого могут отбираться виды для формирования того или иного сообщества. Для естественных и большинства полуестественных сообществ этот фактор является определяющим при формировании сообществ. Но в то же время на рудеральные сообщества, которые возникают в условиях интенсивных и постоянных нарушений, этот фактор влияет относительно слабо, так как их основу составляют главным образом адвентивные виды, имеющие широкий ареал, иногда даже почти или полностью космополитный.

Возможность поступления диаспор. Следуя Р. Сернандеру, любую часть растения, служащую для его распространения, называют **диаспорой**. Поступление диаспор зависит, с одной стороны, от состава местной флоры. С другой стороны, на возможность поступления диаспор очень сильное влияние оказывает вероятность их заноса из других регионов, которая, в свою очередь, зависит от деятельности агентов переноса и отсутствия преград к поступлению диаспор. Особенно сильно этот фактор влияет на видовой состав изолированных сообществ, таких, как например высокогорные луга или удаленные друг от друга поляны в большом массиве леса. Интенсивность поступления диаспор в подобные сообщества связана с количеством семян, образуемым различными видами, и, как следствие этого, с вероятностью их заноса в подобное изолированное местообитание. При этом доминирующие виды, образующие семена в большом количестве,

имеют большую вероятность формирования полноценных популяций, чем редкие виды со слабой семенной продуктивностью.

Экотоп. Это экологический объем местообитаний, который определяется благоприятностью условий для произрастания растений, формирующих фитоценоз. Как было сказано ранее, каждый вид экологически индивидуален и характеризуется уникальным диапазоном толерантности по отношению к каждому экологическому фактору. Это приводит к тому, что конкретное местообитание могут населять лишь те виды растений, чьи диапазоны толерантности перекрываются с границами условий данного экотопа. Если местообитание благоприятно, почвы достаточно влажные, богаты элементами минерального питания и имеют нейтральную реакцию среды, а климат мягкий, то такое местообитание имеет большой экологический объем, то есть в одном фитоценозе потенциально могут произрастать многие виды. В экстремальных же условиях (пустыня, солончак, арктическая пустыня и т. д.) потенциально может расти лишь небольшое количество видов-пациентов, специально приспособленных к подобным условиям.

Переменность режимов экологической среды. В ряде случаев важным фактором сосуществования видов и повышения видового богатства являются флуктуации условий среды экотопа. При этом в результате флуктуаций очень сильно увеличивается спектр экологических условий конкретного экотопа. Дело в том, что процессы конкурентного исключения в растительных сообществах протекают довольно медленно, что позволяет в одном месте сосуществовать большому количеству видов, довольно сильно различающихся по экологическим нишам. Следует отметить, что это справедливо главным образом для кратковременных флуктуаций, когда виды, оказывающиеся в неблагоприятных условиях, угнетаются, но еще не вытесняются полностью из сообщества. Косвенно значимость этого фактора подтверждает тот факт, что переменность факторов среды характерна для многих отличающихся высоким видовым богатством экотопов, например лугов и степей.

Стратегический спектр видов. Это фактор, в очень сильной степени зависящий от условий местообитания. Если условия суровые и, следовательно, экологический объем местообитания невелик, то в фитоценозе будут преобладать пациенты. Если же условия среды благоприятны, то в составе фитоценоза с определенной долей вероятности может быть виолент. При его наличии ви-

довое богатство резко снижается, так как мощный виолент практически полностью использует ресурсы среды. Примером этого могут быть буковые и еловые леса, тростниковые заросли в поймах рек и др. Если же виолент отсутствует, то экологические ресурсы могут быть разделены между разными видами за счет дифференциации их экологических ниш. Это приводит к тому, что видовое богатство в подобных сообществах будет высоким. Такие условия создаются, к примеру, в дождевых тропических лесах, в степях, на лугах с умеренно сухими, но достаточно богатыми почвами.

По мере удаления от области благоприятных условий среды к области их пессимальных значений число видов в фитоценозах снижается. Подобное снижение в наибольшей степени выражено там, где некоторые виды способны абсолютно доминировать, так как это ограничивает возможность произрастания других видов. Примером могут быть результаты наблюдений в альпийском поясе Восточных Карпат, где в местах скопления экскрементов (стойбища) образуются заросли мощно развитого щавеля альпийского, где, помимо него, произрастает всего лишь 1—2 вида высших растений. В то же время в подобных условиях, но на бедной почве без скоплений экскрементов формируются фитоценозы с преобладанием белоуса, включающие более 30 видов.

Режим нарушений. Умеренный режим нарушений может несколько, а иногда и довольно значительно повышать видовое разнообразие сообщества, но только в том случае, если он препятствует усилению роли виолентов. Так, к примеру, травяной покров умеренно посещаемого отдыхающими широколиственного леса богаче видами по сравнению с заповедным лесом, где большую часть пространства ниш захватывает сныть. Видовой состав пойменных лугов, используемых в качестве сенокосов, всегда гораздо выше, чем некосимых, где формируются сообщества из нескольких доминирующих видов, а остальные вытесняются. Но если нагрузка нарушающего фактора будет высокой, то видовое богатство фитоценоза резко снизится, причем при периодическом действии фактора (вспашка, проход техники с нарушением растительного покрова и др.) преобладание получают эксплеренты, а при постоянном нарушении (интенсивный выпас скота) — пациенты.

Возможность совместного сосуществования многих видов растений возрастает при воздействии животных-землероев. Их деятельность приводит к увеличению гетерогенности среды. Об-

разование нарушенных мест с резко сниженной интенсивностью конкуренции обеспечивает возможность произрастания видов с малой конкурентной способностью, в том числе однолетников. Возникновение пятен, характеризующих различные этапы восстановления растительности после ее нарушения, обеспечивает возможность формирования флористически более богатых фитоценозов. В условиях гетерогенной среды особи отдельных видов могут быть распределены по различным микроместобитаниям. При этом особи видов в пределах одного сообщества могут не взаимодействовать с особями некоторых других видов, поскольку они приурочены к разным микроместобитаниям.

Антропогенный фактор. Под влиянием человека флористический состав фитоценозов претерпевает очень сильные изменения, причем как в сторону увеличения видового богатства, так, что гораздо чаще, в сторону его обеднения.

Так, человек нередко создает новые фитоценозы путем подсева или посадки растений, нередко чуждых местной флоре. Примером этого могут служить картофельные поля в Беларуси, лесные насаждения из североамериканских хвойных в Западной Европе, Новой Зеландии и др.

Зачастую человек преднамеренно вводит в уже существующие фитоценозы новые виды, иногда завезенные из других регионов. Примером этого может быть подсев *Lupinus polyphyllus* и *Sarothamnus scoparius* в наших сосновых лесах.

При непосредственном участии человека нередко происходит случайный занос растений из других мест, причем эти растения начинают успешно внедряться в местные фитоценозы. Таким образом занесены на территорию Беларуси *Acorus calamus* (Центральная Азия), *Elodea canadensis* и *Conyza canadensis* из Америки и др.

Иногда растения вначале интродуцируются в сады и парки в качестве декоративных или хозяйственно-полезных культур, откуда они успешно и, зачастую, массово расселяются в местные фитоценозы. Примером этого в Беларуси могут быть североамериканские виды: *Amelanchier spicata*, в настоящее время активно внедряющаяся в лесные ценозы, и *Echinocystis lobata*, зачастую массово произрастающей в поймах рек.

Очень часто в природные фитоценозы с полей поступают диаспоры сорных растений, которые способны, как правило, переноситься на большие расстояния ветром или водой.

Зачастую человек намеренно уничтожает растения, которые он считает нежелательными, но борьба с сорняками, как правило, приводит лишь к сокращению числа особей таких видов, а не к полному исключению их из состава фитоценозов. Использование лугов в качестве сенокосов может обуславливать исчезновение видов, размножающихся исключительно семенами, если сроки и кратность скашивания мешают их обсеменению. Воздействие человека на экотоп (иссушение, орошение, известкование, внесение удобрений) ведет к ограничению произрастания одних видов и к созданию условий, благоприятных для других. Велико значение в определении флористического состава фитоценозов такого фактора, как выпас скота, особенно интенсивный. Это, как правило, приводит к резкому сокращению количества видов, так как очень небольшое их количество способно существовать в таких условиях.

Время (возраст сообщества). Время является универсальным фактором, проявляющимся в любом сообществе. Однако значение данного фактора может сильно варьировать при формировании различных фитоценозов, как различной может быть и шкала времени. К примеру, в рудеральных сообществах, образованных главным образом видами-эксплерентами, видовое богатство нарастает по шкале месяцев и лет, в то время как в естественных климаксовых сообществах — по шкале геологического времени. Примером может служить видовое богатство сообществ-аналогов на серпентиновых почвах в горах Северной Америки, изученное Р. Уиттекером. Эти сообщества расположены на территориях, которые подвергались и не подвергались оледенению. Как оказалось, видовое богатство сообществ в районах, не испытывавших влияния ледника, было в 2 раза выше, чем у аналогичных сообществ, но сформировавшихся на территориях, подвергавшихся оледенению. Это связано в первую очередь с тем, что с увеличением длительности существования фитоценоза возрастают шансы поступления в него диаспор большего количества видов растений.

С понятием возраста фитоценоза очень тесно связано введенное Л. Г. Раменским в 1924 г. представление о **флористической полночленности и неполночленности фитоценозов**. Под флористически неполночленными фитоценозами он понимал сообщества, в состав которых входят не все виды растений, способные в них существовать. Раменским были выделены фитоценозы абсолютно полночленные, туземно полночленные, практически пол-

ночленные и явно неполночленные. Полночленность или неполночленность фитоценозов может быть точно установлена лишь при проведении опытов с подсевом семян видов, не входящих в их состав. Абсолютно полночленных фитоценозов в природе, вероятно, не существует, но проверить это невозможно, поскольку необходимо было бы провести посев всех видов растений, способных произрастать в условиях данного экотопа. Внедрение в фитоценозы случайно занесенных человеком из других регионов растений, а также сознательное введение в естественные сообщества многих видов (например, люпина многолистного в сосновые леса) дают основание говорить о широком распространении флористически неполночленных фитоценозов.

В то же время многие давно сформировавшиеся фитоценозы являются **туземно полночленными**, то есть в их состав входят все виды местной флоры, способные произрастать в данных условиях. Чтобы выявить флористическую неполночленность, необходимы длительные наблюдения, так как зачастую особи вида, случайно внедрившегося или сознательно введенного экспериментатором, существуют всего 1—2 года, а затем погибают, поскольку для них среда обитания в данном фитоценозе неблагоприятна. Необходимо также принимать во внимание, что некоторые виды в определенных условиях представлены лишь особями, находящимися в состоянии покоя (жизнеспособные семена, покоящиеся подземные органы). Установленная в отношении таких видов неполночленность является, таким образом, кажущейся (так называемая **ложная неполночленность** или **скрытая полночленность фитоценозов**). Чаще всего она является временным явлением. В этом случае покоящиеся особи переходят в активное состояние, как только для этого создаются благоприятные условия. Подобное иногда происходит периодически или эпизодически, а иногда — лишь при сплошном или локальном нарушении фитоценоза в результате сильного отклонения от средних метеорологических и гидрологических условий, а также при массовом размножении землероев.

Можно различать **первичную** и **вторичную**, или **антропически обусловленную, неполночленность**. Первичная неполночленность фитоценоза возникает при его формировании и постепенно ликвидируется по мере развития и усложнения структуры сообщества. Примером антропически обусловленной неполночленности может быть неполночленность, связанная с отсутствием обсеменения некоторых видов растений, размножающихся

исключительно семенами, при переходе от одноукосного к двукосному использованию лугов. Стоит отметить, что отсутствие обсеменения растений может происходить как без изменения экотопических условий (при сенокосном использовании), так и при их изменении (например, при выпасе скота).

Помимо флористической, различают еще так называемую **фитоценотическую неполночленность**, то есть то состояние, когда в фитоценозе некоторые виды присутствуют в количестве, меньшем минимально возможного для обеспечения их семенного размножения. Так, к примеру, перекрестно опыляющиеся растения могут находиться в фитоценозе в столь небольшом количестве и располагаться столь редко, что вероятность их опыления будет приближаться к нулевой. Как правило, фитоценотическая неполночленность фитоценозов через некоторое время переходит во флористическую, так как ценопопуляции таких видов растений просто вымирают.

Флористическая и фитоценотическая неполночленность фитоценозов может иметь большое практическое значение. Так, отсутствие в фитоценозах видов, которые потенциально могут войти в их состав (или если они имеются, но потенциально могут быть в гораздо большем количестве) и тем самым повысить их продуктивность или улучшить качество продукции, дает нам возможность внедрить их в сообщества. Примером может быть подсев семян бобовых для улучшения лугов или люпина в сосновых лесах. И наоборот, если в фитоценозах нет малоценных или вредных с точки зрения человека видов растений, способных произрастать в данных условиях, то необходимо принять меры для предотвращения внедрения таких видов в сообщество.

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, что объясняет сложность прогноза этой характеристики сообществ. Тем не менее если отвлечься от частных и рассматривать общие тенденции изменения видового разнообразия в глобальном масштабе, то можно говорить о некоем **главном градиенте разнообразия**. Р. Уиттекер определил его как изменения сообществ от высоких широт Арктики к тропикам на равнине и от высокогорий к равнинам. Самые богатые видами сообщества — тропические леса, саванны, в то время как самые бедные — сообщества альпийских и арктических пустынь.

Понятно, что коррективы к градиенту на равнине нужно внести при учете континентальности района, то есть его удале-

ния от океана и, соответственно, изменения количества осадков и характера изменения температуры в годичном цикле. Тепло без влаги, как и влага без тепла, не может служить источником улучшения условий и увеличения физического гиперпространства ресурсов, а стало быть, и альфа-разнообразия. По этой причине в низких широтах, если это пустыня, альфа-разнообразие будет низким. Аналогичная картина наблюдается и в горах. Градиент увеличения видового разнообразия будет наблюдаться только в том случае, если в районе, где расположена горная система, соотношение тепла и влаги оптимально, то есть если это район влажных тропиков или субтропиков. Если же, скажем, горная система расположена в пустыне, то изменение видового разнообразия будет описываться параболической кривой с максимумом в средней части градиента. Так, вначале оно будет возрастать, то есть пустыня сменится степью или саванной, а уж затем пойдет на убыль. Таким образом, высказанные Уиттекером положения о главном градиенте разнообразия должны восприниматься с осторожностью.

Весьма интересен вывод Уиттекера об известной независимости изменения богатства сообществ видами, относящимися к разным жизненным формам. Так, на градиенте север-юг (то есть от Арктики к тропикам) нарастает число видов деревьев, но уменьшается число трав. Это как раз и отражает удачливость системы жизненных форм Раункиера и дает возможность выводить так называемые «нормальные спектры» жизненных форм разных вариантов зональной растительности.

Состав жизненных форм

Эффективное использование ресурсов среды и нормальное развитие растений обеспечивается их морфологическим и анатомическим строением, специфическими физиологическими и биохимическими процессами, адекватными экологической обстановке. *Жизненная форма* растения — это его внешний облик, комплекс морфологических, анатомических и физиологических признаков, отражающий приспособленность вида к условиям среды. В сходных условиях среды организмы даже из систематически далеких групп могут иметь сходную жизненную форму (например, суккулентные кактусы и молочаи, растения-подушки из бобовых, сложноцветных, гвоздичных, зонтичных и др.). Термин «Жизненная форма» был предложен в 1884 г. датским ботаником Э. Вармингом.

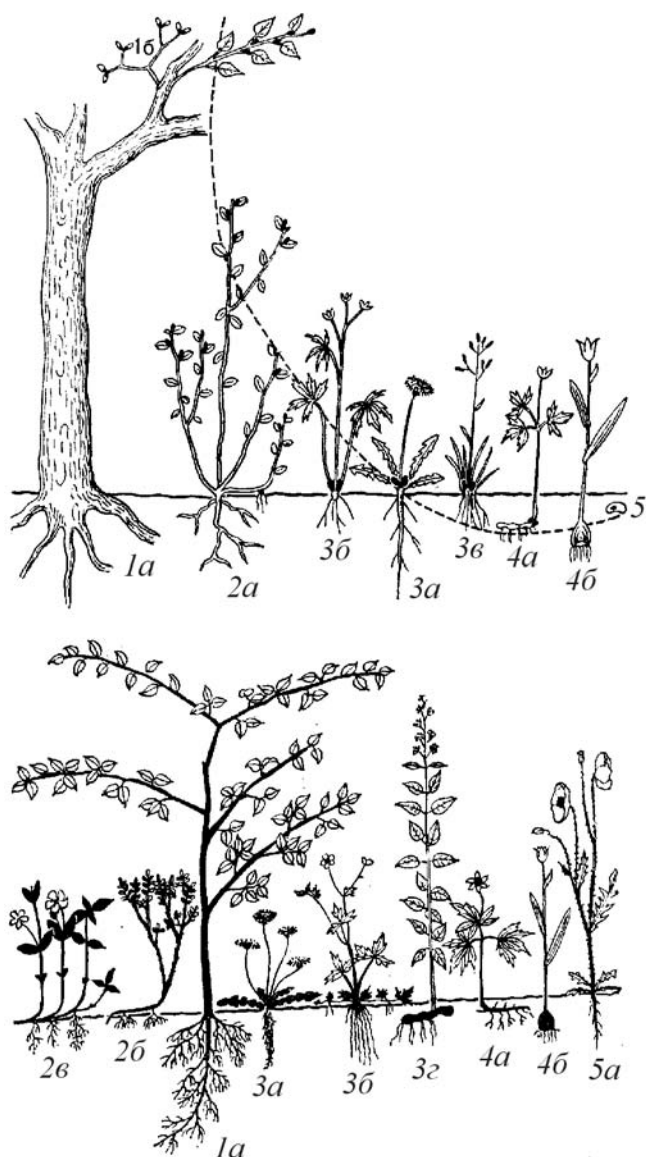


Рис. 22. Жизненные формы растений по Раункиеру (схема): 1 – фанерофиты (1а – тополь, 1б – омела); 2 – хамефиты (2а – брусника, 2б – черника, 2в – барвинок); 3 – геми-криптофиты (3а – одуванчик, 3б – лютик, 3в – кустовой злак, 3г – вербейник обыкновенный); 4 – геофиты (4а – ветреница, 4б – тюльпан); 5 – терофиты (5а – мак-самосейка). Вверху: пунктирная линия – уровень расположения зимующих почек; внизу – соотношение отмирающих и перезимовывающих частей (черным – остающиеся, белым – отмирающие на зиму) (Жизнь растений, 1974)

Несмотря на то что истоки учения о жизненных формах лежат в работах Теофраста, А. Гумбольта, А. Гризебаха, О. Друде, Е. Варминга, Ф. Клементса и других, «отцом» современной системы жизненных форм считается датский ботаник К. Раункиер. В 1905 г. им была предложена система жизненных форм, которая сыграла в экологии растений не меньшую роль, чем работы К. Линнея в области систематики растений. Раункиер свел все разнообразие внешнего облика растений к небольшому числу групп, выделенных по критерию положения и способа защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого).

Т. К. Горышина, анализируя эту систему, пишет: «Этот признак, на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комп-

лексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиологических» (1979, с. 280).

Раункиер выделил 5 основных типов жизненных форм, многие из которых, в свою очередь, подразделены на подтипы (рис. 22).

1. Фанерофиты — растения, у которых почки и концевые побеги, предназначенные для переживания неблагоприятного периода, расположены высоко над землей. Этот тип разделяется на 15 подтипов и включает в себя деревья, кустарники и лианы. Подразделение на подтипы осуществляется в зависимости от размера (мега-, мезо-, микро-, нанофанерофиты), типа почек (с защищенными и открытыми почками) и листопадности (вечно-зеленые и листопадные).

2. Хамефиты — растения, у которых предназначенные для перенесения неблагоприятного периода почки и концевые побеги развиваются на побегах, лежащих на поверхности земли или расположенных настолько близко к ней, что в областях, где зимой поверхность земли покрыта снегом, он закрывает их, а в теплых областях их частично закрывают отмершие остатки растений, лежащие на поверхности земли. Эту жизненную форму автор подразделяет на 4 подтипа: полукустарники, пассивные хамефиты, активные хамефиты и растения-подушки.

3. Гемикриптофиты — растения, побеги которых в начале неблагоприятного периода отмирают до уровня почвы, поэтому в течение этого периода остаются живыми только нижние части растений, защищенные землей и отмершими листьями. Они-то и несут почки, предназначенные для образования побегов следующего сезона с листьями и цветами. Эту жизненную форму автор подразделяет на 3 подтипа: протогемикриптофиты, частично розеточные гемикриптофиты и розеточные гемикриптофиты.

4. Криптофиты — растения, у которых почки или окончания побегов, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, расположены под поверхностью почвы или на дне водоема. Эта жизненная форма подразделяется на 3 подтипа: геофиты (корневищные, клубневые, клубнелуковичные, луковичные, корневые геофиты), гелофиты и гидрофиты.

5. Терофиты — растения, переживающие неблагоприятный сезон исключительно в виде семян.

Спектры жизненных форм отражают разнообразие экологических условий, в которых сформировалась растительность.

Подсчитывая процент видов, относящихся к той или иной жизненной форме, получают так называемые спектры жизненных форм в различных областях земного шара или в различных типах растительности планеты. Примеры таких спектров приведены в табл. 2.

Как мы видим, спектр жизненных форм той или иной области достаточно четко отражает ее климатические особенности. Так, в дождевом тропическом лесу явно преобладают фанерофиты, в сухом климате жарких пустынь — терофиты, а в степной, лесной и тундровой зонах господствуют гемикриптофиты. Стоит отметить и тот факт, что характерные различия спектров жизненных форм имеются и в пределах одной климатической зоны, но в разных фитоценозах.

Таблица 2

**Спектры жизненных форм флор основных биомов мира
(в %, по Уиттекеру, 1980)**

Биомы	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	66	17	2	5	10
Лес умеренно-теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно-холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	30
Пустыня	0	4	17	6	73
Глобальный, или нормальный, спектр	46	9	26	6	13

Система жизненных форм Раункиера получила широкое распространение в геоботанических исследованиях. Она не лишена некоторых недостатков, поэтому неоднократно предпринимались попытки ее модернизировать и развить. Одна из последних принадлежит Д. Мюллеру-Дембуа и Г. Элленбергу (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). Система, предложенная ими, — достаточно сложная и детальная. Она классифицирует растения по следующим девяти признакам:

- **типу питания** (автотрофы, полупаразиты, паразиты, сапротрофы);
- **анатомическому строению** (кормофиты, таллофиты);
- **характеру автономности стебля и типу укоренения** (укорененные в земле и с автономными стеблями, лианы, полуэпифиты, эпифиты, водные растения);
- **общей архитектонике растений** (с одним главным стеблем, многочисленными стеблями, растения-подушки, растения с розеточными листьями, полурозеточными листьями, ползучими неукореняющимися стеблями, ползучими укореняющимися стеблями, цепляющиеся растения);
- **степени одревеснения стеблей** (древесные, полудревесные, травы);
- **сезонной ритмике** (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые);
- **характеру органов вегетативного размножения** (имеющие столоны, корневища, луковицы, почки возобновления на стержневом корне);
- **наличию специфических тканей** (суккуленты, геломорфные растения);
- **дополнительным признакам.**

Таким образом, система Раункиера детализирована и включает пять рангов. Например, фанерофиты вначале разбиваются на деревья, кустарники, лианы и эпифиты. На следующих этапах деления происходит все большая детализация групп по указанным выше признакам. Так, деревья, в свою очередь, разбиваются на две группы: вечнозеленые и листопадные. Листопадные деревья разбиваются далее на хвойные и лиственные; лиственные — на деревья без подземных побегов и с их наличием.

Крайне интересна система жизненных форм, разработанная И. Г. Серебряковым. Эта система иерархична и достаточно слож-

на, имеет подразделение до 8 рангов: отдел — тип — класс — подкласс — группа — подгруппа — секция — жизненная форма. Так, все формы растений им разбиваются на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы (рис. 23). Отделы разбиты на типы. Первый — на деревья, кустарники, кустарнички; второй — на полукустарники и полукустарнички; третий — на поли- и монокарпические травы; четвертый — на земноводные, планктонные и водные травы. Каждый тип в свою очередь разделен на множество более мелких единиц.

И. Г. Серебряков обосновывал свою систему огромным фактическим материалом, и потому все приводимые им единицы, от высших до низших, реально существуют. Эта система удобна для использования на ограниченных территориях, когда из нее отбираются лишь те жизненные формы, которые встречаются в изучаемом регионе. Для обзоров же в глобальном масштабе или масштабе целых материков она не совсем удобна в силу своей большой громоздкости. В таких случаях удобнее либо компактная система Мюллера-Дембуа — Элленберга, либо еще более обобщенные системы жизненных форм.

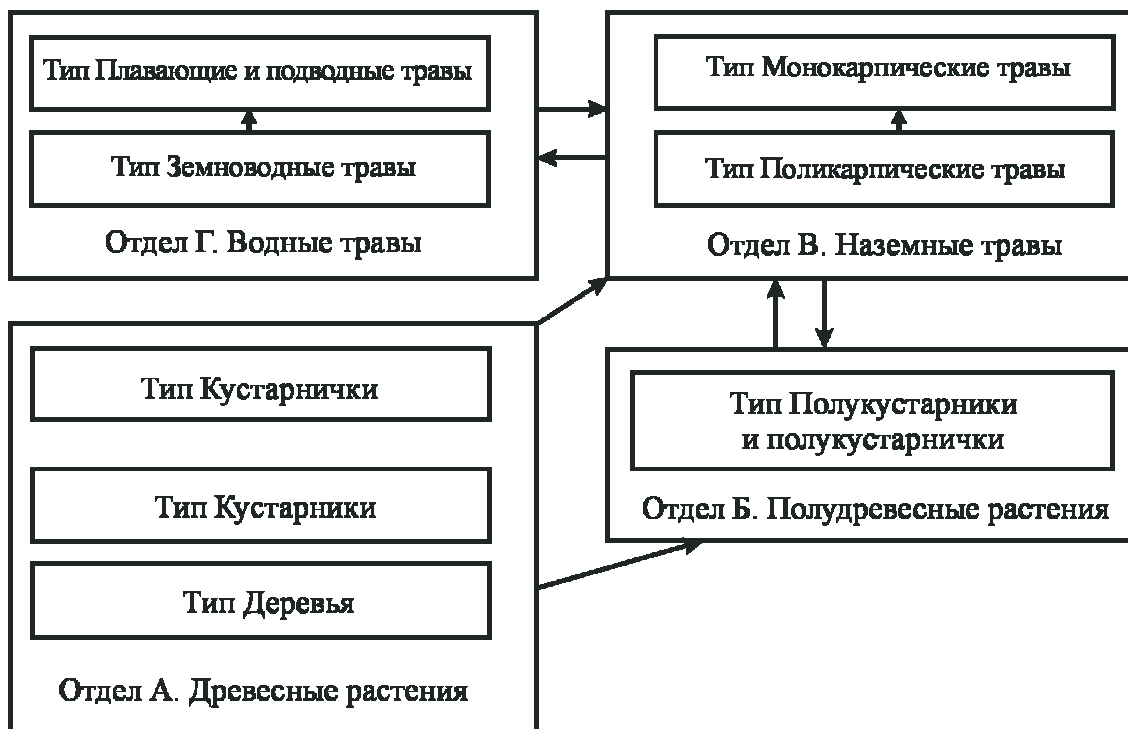


Рис. 23. Соотношение отделов и типов жизненных форм покрытосеменных растений (по И. Г. Серебрякову)

Ценопопуляционный состав. Структура и динамика ценопопуляций

Любой вид растений в природе обычно представлен не одним единственным растением, а большим числом особей, которые отличаются друг от друга по ряду показателей и составляют популяции. **Популяция** — это совокупность особей одного вида, обмен генами между которыми более вероятен, чем между ними и организмами другой совокупности, также представляющей популяцию. В пределах такой популяции осуществляется та или иная степень панмиксии, или свободного обмена генами.

Однако такое определение популяции (ее называют *менделевской популяцией*) неудобно для геоботаников и экологов, так как установление генетической общности совокупности растений — дело слишком сложное и трудоемкое. Поэтому фитоценологи пользуются таким понятием, как ценопопуляция. **Ценопопуляция**, или локальная (фитоценотическая) популяция — это группа особей одного вида на определенной экологически однородной территории, то есть в пределах одного растительного сообщества.

Соотношение размеров менделевских популяций и ценопопуляций может быть различным. Если экотоп занимает обширное пространство (например, равнина, занятая еловыми лесами или ковыльными степями), то размер ценопопуляций может быть больше размера менделевской популяции. И наоборот, если экотоп по размеру невелик, то ценопопуляция может быть меньше менделевской популяции. При этом одна менделевская популяция у вида с широкой экологической амплитудой может включать несколько локальных популяций из расположенных рядом сходных экотопов.

Ценопопуляция, как и любая другая биологическая система, имеет свой состав, структуру и определенные закономерности изменения во времени, то есть определенную динамику. Ценопопуляции между собой могут различаться по плотности, массе, распределению особей в пространстве, соотношению полов (для двудомных растений), виталитету (жизненности), генетической и возрастной структуре.

Плотность ценопопуляции

Плотность ценопопуляции — это количество особей, приходящихся на единицу площади. Определение плотности ценопо-

пуляций легко осуществляется у растений, размножающихся только семенным путем. Но у многих видов так называемых клональных растений, помимо семенного, происходит активное вегетативное размножение. Новые побеги, образующиеся вегетативным путем, называются **раметами** в отличие от всего генетически уникального растения, образовавшегося из семени, которое называется **генетой**.

Раметы могут быть связаны с материнским растением или со временем отделяются от него и становятся самостоятельными растениями, то есть формируется **клон** — генетически однородное потомство одного растения. В результате бывает трудно определить, какие побеги самостоятельны, а какие являются частями одного растения. В таких случаях счетной единицей при определении плотности ценопопуляции служит не особь, а побег.

Плотность ценопопуляции у разных видов может регулироваться двумя полярными типами: смертность особей может зависеть и может не зависеть от плотности популяции.

В первом случае (вспомним дуб в лесу) на определенной площади может вырасти строго определенное количество взрослых особей. Если появляется самосев, то развивающиеся растения в стадии «торчков» дожидаются освобождения места. Если место не освобождается, то такие «торчки» отмирают и на их место приходят более юные растения, обычно имеющие ту же судьбу. Если в какой-то момент место освобождается (например, срубили дуб), то на этом месте из «торчка» развивается взрослое растение.

В том же случае, когда плотность ценопопуляции не зависит от смертности, количество особей на единицу площади практически ничем не ограничено и, в случае очень высокой численности особей, растения за счет пластичности начинают уменьшаться в размерах, но при этом все же остаются способными давать потомство. Такой тип регуляции плотности характерен, главным образом, для эксплерентов. Так, например, у *Chenopodium album* в зависимости от плотности ценопопуляции растения могут различаться по массе в 20 000 раз.

Однако у большинства растений плотность ценопопуляций регулируется соотношением обоих типов: как зависимостью от смертности, так и пластичностью. То есть в определенных пределах проявляется зависимость плотности от смертности. В то же время в условиях большего загущения в ценопопуляции может вырасти немного больше растений, имеющих несколько более мелкие размеры. Кроме того, в ряде случаев возможна так назы-

ваемая экотопическая регуляция плотности: в крайне неблагоприятных условиях фактором регуляции плотности может быть сам абиотический стресс. При этом плотность ценопопуляции вида будет зависеть, с одной стороны, от приспособленности вида к данным условиям (его пациентности) и, с другой стороны, от степени неблагоприятности (сопротивления) среды.

Масса ценопопуляции

Масса популяции, как и ее плотность, определяется на единицу площади. Популяции разных видов могут существенно различаться по массе. Виды, популяции которых в сообществе преобладают по массе, называются **доминантами**, виды с малой массой популяции — **второстепенными**, а виды, занимающие промежуточное положение — **содоминантами**.

Выраженность доминантов в различных растительных сообществах неодинакова. Иногда, особенно в лесных сообществах умеренного климата, даже при сравнительном богатстве видового состава в покрове доминируют, преобладают один или два-три вида, тогда как остальные виды представлены в малом количестве, часто как примесь. Такие сообщества называют **моно-** или **олигодоминантными**. Но чаще, особенно на лугах, в степях, тропических лесах и др. формируются многовидовые сообщества, в которых достаточно большое количество видов имеет примерно одинаковое и сравнительно небольшое обилие. Такие сообщества называются **полидоминантными**.

Существует несколько способов определения массы ценопопуляции. Это учетные площадки, модельные деревья, и наконец, количественное участие растений популяции в сообществе может определяться косвенными методами. Чаще всего для этого используется показатель проективного покрытия, которое справедливо названо наиболее осязаемым и реальным свойством растительности. **Проективное покрытие** — это та часть поверхности почвы, которую занимают проекции особей ценопопуляции. Проективное покрытие тесно связано с другими признаками обилия вида, в частности с массой растений.

Распределение особей в пространстве

Особи популяций различных видов распределены в пространстве по-разному. Различают 4 основных способа распределения (рис. 24).

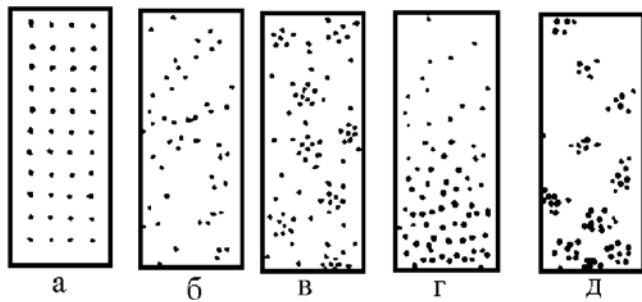


Рис. 24. Типы распределения особей ценопопуляции в пространстве: *а* – регулярное распределение; *б* – случайное распределение; *в* – групповое распределение; *в-г* – клинальное распределение (*г* – случайно-клинальное распределение; *д* – контагиозно-клинальное распределение)

Регулярное распределение — особи ценопопуляции расположены примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. В природе такое распределение встречается редко, но часто встречается в растительных сообществах, созданных человеком (например, в посевах пропашных культур, в сквере с регулярно посаженными деревьями).

Следует отметить, что даже при регулярных посадках, например в лесных культурах, регулярное распределение растений со временем меняется из-за неравномерной элиминации растений в силу их разной жизнеспособности и конкуренции друг с другом. Нарушают регулярное распределение и внешние причины.

Случайное распределение — расстояние между особями подчиняется закону случайного распределения и положение каждой особи не зависит от положения других особей. Случайное распределение возникает при следующих обстоятельствах: равномерное распределение зачатков, однородность экотопа и биотопа, равномерное распределение особей других видов, либо находящихся в равноправных конкурентных отношениях с особями рассматриваемой ценопопуляции, либо не зависящих от них. Нарушение этих условий может приводить (по-видимому, всегда приводит) к отклонениям от случайного распределения.

Групповое распределение (пятнистое, контагиозное) — особи в пространстве распределены группами (куртинами). Пятнистое распределение в сообществах у многих растений определяют такие их биотические особенности, как, например, осыпание плодов вблизи материнского растения, вегетативное размножение и др. Кроме того, при неблагоприятных условиях многие растения могут образовывать группы в тех участках фитоценоза, где слабее конкуренция и легче выжить.

Клинальное распределение выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей на определенной террито-

рии. По-видимому, главная причина такого размещения состоит в постепенном изменении в пространстве условий произрастания (например, при движении по склону). Возможны разные варианты клинального распределения. Так, распределение может быть *случайно-клинальным*, когда вероятность появления особи в определенной точке постепенно меняется на территории (увеличивается или уменьшается), и *контагиозно-клинальным* — при постепенном изменении числа и размеров скоплений.

Случайное, групповое и клинальное распределение растений в ценопопуляции широко распространено в природе, причем тип распределения зависит от особенностей биологии видов, экологических условий и популяций других видов, с которыми данная ценопопуляция взаимодействует.

Наиболее простым показателем пространственного распределения вида является его *встречаемость*, метод изучения которой разработан К. Раункиером. Для оценки встречаемости вида в ценопопуляции регулярно или в случайном порядке закладывается серия пробных площадок. Затем рассчитывают отношение числа площадок, на которых встречен вид, к их общему числу и выражают его в долях единицы или в процентах.

Соотношение полов в ценопопуляции

У двудомных растений соотношение мужских и женских особей в среднем составляет 1:1. Однако в тех случаях, когда для ценопопуляции ухудшаются экологические условия, увеличивается доля мужских особей, более устойчивых к действию неблагоприятных факторов. Дело в том, что регуляция плотности зависимость от смертности у разных полов часто происходит по-разному. Такая закономерность изучена у можжевельника и тополя.

Виталитет (жизненность) ценопопуляции

Виталитет — это жизненность (степень процветания или угнетения) организма. Виталитет выражается и в интенсивности цветения и образования семян, то есть, в так называемом *репродуктивном усилии*. Методы изучения виталитета ценопопуляций детально разработаны Ю. А. Злобиным.

Определение виталитета ценопопуляции может проводиться по-разному в зависимости от характера выбранного признака. Вначале выбирается признак, отражающий виталитет (масса,

высота растения, площадь фотосинтезирующей поверхности, размер соцветия, количество образующихся плодов и семян и др.) и получается выборка из нескольких десятков результатов измерений растений по выбранному признаку. Затем полученную выборку ранжируют от минимума к максимуму и делят вариационный ряд на три равные части — крупные, промежуточные и мелкие особи (а, b и с). По соотношению участия этих групп растений в ценопопуляции оценивается ее виталитет. Данный метод определения виталитета довольно простой, но неприменим в том случае, если распределение особей по анализируемому признаку сильно ассиметрично. В данном случае по общей совокупности всех выборок, которые входят в изучаемую совокупность, вычисляется среднее арифметическое и находятся его доверительные интервалы. Все особи, виталитет которых ограничен диапазоном $X \pm t_{0,05}Sx$, составляют второй (b) класс, особи с большими значениями войдут в первый класс, а с меньшими — в третий. Этот прием также не лишен недостатков, так как иногда несколько заужает объем среднего класса, да и само положение границ классов обусловлено дисперсией используемого параметра.

По соотношению участия крупных, промежуточных и мелких особей растений в ценопопуляции оценивается ее виталитет.

Процветающие ценопопуляции характеризуются преобладанием особей первого (а) класса. Критическое условие их выделения: $(a+b)/2 > c$.

Равновесные ценопопуляции характеризуются равенством встречаемости особей разных классов, при этом $(a+b)/2 = c$.

Депрессивные ценопопуляции характеризуются преобладанием особей третьего (с) класса виталитета. Критическое условие для их выделения: $(a+b)/2 < c$.

Иными словами, чем больше доля крупных и средних по размеру особей в ценопопуляции, тем выше ее виталитет.

Причины гетерогенности ценопопуляции по признакам размеров, массы растений и др. могут быть разными. Это может быть разнокачественность семян, варьирование условий прорастания семян, экологически или генетически обусловленная разница в темпах роста различных растений, деятельность фитофагов или паразитов, ассиметричность конкуренции и др.

Виталитетный спектр ценопопуляции — важная оценка ее состояния. Например, если редкий или исчезающий вид представлен депрессивной ценопопуляцией, то возможно его полное исчезновение.

Генетическая структура ценопопуляции

Ценопопуляция может быть генетически однородной, что, по-видимому, встречается довольно редко, или, что гораздо чаще, генетически гетерогенной. Дело в том, что гетерогенность ценопопуляции повышает ее устойчивость к биотическому и абиотическому стрессу, а также увеличивает полноту использования ресурсов. Так, к примеру, ценопопуляции таких злаков, как *Agrostis gigantea*, *Elytrigia repens* или *Festuca pratensis*, на пойменных лугах чаще всего состоят из 3—8 **экотипов** — генетически обусловленных свободно скрещивающихся вариантов вида, которые по-разному развиваются в разные по климатическим условиям годы. Это генетическое разнообразие растений повышает их устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды.

Наблюдая за изменчивостью растений в природе, следует иметь в виду, что не всякое изменение является наследственно закрепленным. Существуют и **модификации** — отклонения от «нормальных» по своим особенностям особей, происходящие под воздействием условий существования и не наследуемые. Модифицированное растение, приспособленное к определенным условиям местообитания, называется **экадой**. Экада может быть **эдафической** или **климатической** в зависимости от факторов, играющих основную роль в ее возникновении. Хороший пример эдафической экады — болотные формы сосны (рис. 25). В зависимости от быстроты нарастания сфагновых мхов и степени обводненности болота у сосны меняются характер кроны, размеры ствола, длина хвои и многие другие признаки растения. К климатическим экадам можно отнести, например, флаговидные сосны, растущие на крутых горных склонах.

Следует еще раз отметить основное различие между эко-типом и экадой — при изменении усло-

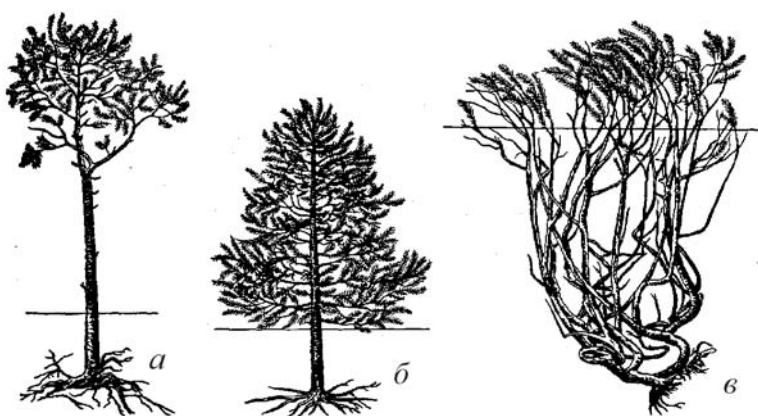


Рис. 25. Болотные формы сосны: *a* — *f. litwinowii* Sukacz.; *б* — *f. wilkommii* Sukacz.; *в* — *f. pumila* Abolin

вий существования растений в сообществе экотипы, если они не погибнут, останутся неизменными, в то время как экады через некоторое время изменят свои признаки.

Возрастная структура ценопопуляции

Особи растений, входящие в состав ценопопуляции, как правило, различаются по возрасту. Но, к сожалению, определить абсолютный возраст растений по их внешнему виду достаточно сложно, зачастую и вовсе невозможно. Поэтому у большинства растений устанавливается их относительный возраст, то есть тот, на который растение «выглядит». В этом случае говорят о выделении **онтогенетических групп растений**.

У растений, размножающихся семенами, за основу выделения онтогенетических групп принято разграничение жизненного цикла на четыре периода, внутри которых, как правило, осуществляется более дробное деление (табл. 3).

- **Латентный** (период первичного покоя) — период, когда растение находится в состоянии семян; ценопопуляция при этом представлена банком семян, находящемся в почве.

- **Виргинильный** (девственный) — период от прорастания семян до начала генеративного размножения особи. В пределах виргинильного периода выделяются растения следующих возрастных состояний:

- проростки, характеризующиеся смешанным питанием за счет питательных веществ семени и собственной ассимиляции, а также наличием структур семени (семядолей, первичного корня);

- ювенильные растения, имеющие несформированные признаки взрослых особей, наличие листьев иной формы и расположения, чем у взрослых растений, иной тип нарастания и ветвления побегов, потеря связи с семенем, отсутствие семядолей;

- имматурные растения, характеризующиеся развитием листьев и корневой системы переходного типа; у растений появляются некоторые взрослые черты в структуре побегов, но в то же время еще сохраняются отдельные элементы первичного побега;

- виргинильные растения — растения, у которых появляются основные черты типичного взрослого растения (характерные листья, побеги и корни), но генеративные органы еще отсутствуют.

Периодизация онтогенеза цветковых растений

Период	Возрастное состояние	Обозначение
Латентный	Семена	sm
Виргинильный	Проростки	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
	Виргинильные	v
Генеративный	Молодые генеративные	g1
	Средние генеративные	g2
	Старые генеративные	g3
Сенильный	Субсенильные	ss
	Сенильные	s
	Отмирающие	sc

• **Генеративный** — период, когда растение размножается семенами. В его пределах выделяются растения следующих возрастных состояний:

○ молодые генеративные растения, характеризуются появлением генеративных органов; процессы новообразования у таких растений преобладают над отмиранием, у них также окончательно формируются взрослые структуры;

○ средние генеративные растения, имеют уравновешенные процессы новообразования и отмирания, у них наблюдается максимальный прирост биомассы и семенной продуктивности;

○ старые генеративные растения, характеризуются преобладанием процессов отмирания над процессами новообразования, у подобных растений резко снижаются генеративные функции, а также происходит ослабление процессов корне- и побегообразования.

• **Сенильный** (старческий) — период, когда растение уже не способно к семенному размножению и обречено на отмирание. Растения, находящиеся в сенильном периоде, разделяется:

○ на субсенильные растения, которые уже совершенно не плодоносят, процессы отмирания у них резко преобладают над

новообразованием, упрощается жизненная форма, зачастую характерно вторичное появление листьев переходного (имматурного) типа;

- *сенильные растения*, характеризуются накоплением отмерших частей растений, полным отсутствием почек возобновления и других новообразований;

- *отмирающие растения*, имеют немного живых корней и подземных побегов, иногда сохраняют спящие почки, но не имеют живых надземных побегов.

По соотношению групп особей различного онтогенетического состояния можно говорить об онтогенетическом составе, или спектре, ценопопуляций. При этом выделяются три основных типа ценопопуляций.

- **Инвазионные ценопопуляции.** В ценопопуляции подобного типа основную часть растений представляют собой виргинильные особи. Растения приживаются в фитоценозе, еще только обосновываются в нем, и потому не совершают своего полного цикла развития. Отсутствие плодоносящих особей при этом может быть связано с несколькими причинами. Во-первых, период внедрения растений в сообщество может быть еще слишком малым, и они просто еще не успели перейти к плодоношению. Во-вторых, в данном местообитании могут быть крайне неблагоприятные условия для развития данных растений, и поэтому они не переходят в генеративное состояние. Причем условия могут быть настолько плохими, что растение погибает уже в состоянии всходов. Такие ценопопуляции иногда выделяются в отдельную группу и называются *инвазионно-регрессивными*. Но даже в таких условиях могут формироваться ценопопуляции, существующие достаточно длительное время. Это возможно в том случае, если будет осуществляться постоянное поступление семян растений извне.

- **Ценопопуляции нормального типа.** В ценопопуляциях этого типа представлены особи всех возрастных групп, то есть в данном случае растения проходят весь цикл своего развития. При этом процент генеративных особей будет очень сильно зависеть от степени благоприятности условий окружающей среды. Так, в том случае, если ценопопуляция находится в оптимальных условиях, то процент генеративных особей в ценопопуляции будет наиболее высоким, тогда как при неблагоприятных условиях их будет очень мало.

• *Ценопопуляции регрессивного типа.* В ценопопуляциях этого типа генеративное возобновление растений прекратилось. При этом растения могут еще цвести и плодоносить, но появляющиеся проростки очень быстро гибнут. Растение может цвести и плодоносить, но не образовывать жизнеспособных семян, или же цвести, но не плодоносить. И наконец, растения в ценопопуляции могут вообще утратить способность к цветению и лишь вегетировать.

Кроме этих основных типов, которые очень удобны для оценки положения вида в сообществе и прогноза его дальнейшего поведения в сообществе, иногда выделяется еще один специальный тип — *ложноинвазионные ценопопуляции*. Они образуются у тех видов растений, которые имеют в почве банк семян или вегетативных зачатков (корневищ, клубней, луковиц и т. д.). Обычно эти растения находятся в состоянии покоя и отсутствуют в составе травостоя. Но если на покоящиеся зачатки растений подействует какой-либо фактор, способный вывести их из покоящегося состояния, то происходит массовое развитие растений и вид может стать доминантом в сообществе.

Фактором, выводящим зачатки растений из состояния покоя, может быть, например, нарушение целостности верхнего слоя почвы. При этом усиливается аэрация почвы и аэробные микроорганизмы переводят аммонийные формы азота в нитратные. Это приводит к прорастанию семян и почек на вегетативных органах у растений-нитрофилов, к числу которых относятся многие эксплеренты. Именно поэтому в луговых сообществах при нарушениях развиваются ложноинвазионные ценопопуляции рудеральных видов. Эти же виды могут появиться и в лесу на месте вывороченного ветром старого дерева. В целом ложноинвазионные ценопопуляции играют важную роль, так как со вспышек обилия рудералов начинается процесс восстановления сообществ при различных нарушениях.

Ценопопуляцию, в которой представлены растения всех возрастных групп, называют **полночленной**, а при отсутствии определенных групп — **неполночленной**. Как правило, ценопопуляции инвазийного или регрессивного типа будут неполночленными, то есть будут отсутствовать либо виргинильные особи (в регрессивных ценопопуляциях), либо генеративные и сенильные (в инвазийных ценопопуляциях). В то же время нормальные ценопопуляции могут быть как полночленными, так и неполночлен-

ными. При этом неполночленность ценопопуляции будет временной и обусловленной, к примеру, перерывом в плодоношении или циклическим влиянием экологических факторов.

Так, далеко не всегда отсутствие виргинильных и обилие генеративных особей в ценопопуляции будет свидетельствовать о ее деградации. У многих растений могут наблюдаться «волны» развития (так называемые «**популяционные волны**» или «**волны жизни**»), когда ценопопуляция целиком переходит в генеративное и сенильное состояния, с последующим возобновлением за счет ранее воспроизведенных зачатков. Такие флуктуации, к примеру, происходят с некоторыми клеверами на лугах. В лесах, образованных мощными эдификаторами (например, буком, елью), популяции этих видов долгое время могут быть представлены только генеративными особями. Подрост, если он и появляется, оказывается в основном нежизнеспособным и не может обеспечивать смену предыдущего поколения. Однако при разрушении древостоя возникают условия для появления ювенильных особей и, в конце концов, формируется новый древостой.

Кроме того, ценопопуляции растений могут находиться в очень сильной зависимости от колебаний численности других организмов. Так, к примеру, если в растительном сообществе доминирующий вид растений испытывает депрессию, то его основные конкуренты будут, наоборот, иметь пик своей численности (клевер и злаки). «Волны жизни» у растений могут быть также связаны и с их взаимоотношениями с фитофагами и фитопаразитами.

3.2. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ

Как уже неоднократно говорилось, фитоценоз представляет собой сложную систему. Морфологическая структура любой системы определяется пространственным расположением отдельных структурных элементов.

Как правило, фитоценозы могут быть расчленены на достаточно хорошо отграниченные в пространстве (по вертикали и горизонтали), а иногда и во времени элементарные структуры. Их принято называть **ценоэлементами**.

К основным ценоэлементам фитоценозов относят **ярусы** и **микрोगруппировки**. Первые характеризуют вертикальное, а вторые горизонтальное расчленение растительных сообществ.

Вертикальная структура фитоценоза

Вертикальная структура фитоценозов характеризуется объемом среды, в котором размещены органы растений, и особенностями размещения в отдельных горизонтах среды их массы, объема, поверхности соприкосновения со средой. Объем используемой среды определяется высотой надземных органов растений и варьирует в широких пределах. Так, некоторые водорослевые фитоценозы и сообщества накипных лишайников имеют высоту менее 1 см, тогда как леса из дугласии и секвойи на Тихоокеанском побережье США, некоторые типы тропических лесов и эвкалиптовых лесов Австралии — 70—80 м и даже более. Используемый объем может быть однородным в пределах всего фитоценоза или изменяться в вертикальном направлении. При этом возможны два полярных варианта, связанные плавными переходами: **ярусность** и **вертикальный континуум**.

Представления о **ярусности** сформировались в конце XIX — начале XX в. в работах фитоценологов, которые исследовали бореальные и широколиственные леса умеренной зоны. Так, впервые ярусность была описана в 1863 г. австрийским ученым А. Кернером. В еловом лесу он выделил древесный ярус, папоротниковый ярус и моховой ярус. Затем шведский ученый Р. Гульт выделил в лесах северной Финляндии 7 ярусов:

- 1) верхний древесный ярус;
- 2) нижний древесный ярус;
- 3) подлесок;
- 4) верхний травяной ярус;
- 5) средний травяной ярус;
- 6) нижний травяной ярус;
- 7) напочвенный ярус.

На сегодняшний день общепризнанно, что ярусное расчленение фитоценозов является результатом коэволюции видов, которые приспособились к использованию света различной интенсивности. При этом ярусное расчленение фитоценоза представляет собой экологическое дополнение одних видов другими, то есть ведет к более полному использованию ресурсов окружающей среды, в первую очередь света. Помимо количества и состава света, ярусы будут также различаться особенностями теплового режима, влажности воздуха, содержанием углекислого газа и т. д. Различные ярусы будут также различаться по высоте и мощности. Например, в лесах мощность древесного яруса может дости-

гать 10—20 и более метров, а мохового покрова — всего несколько сантиметров.

Существуют два подхода к выделению ярусов. В пояснение **первого подхода** сформулировано положение о том, что «...включать в каждый ярус надо все надземные части входящих в него растений. Приняв это, приходится признать, что ярусы в лесу не располагаются один над другим, а они как бы вставлены один в другой... В нижнюю часть древесного яруса вставлен ярус кустарников, а в еще ниже расположенную часть древесного яруса и нижнюю часть кустарникового яруса вставлен травяно-кустарничковый и т. д.» (Корчагин, 1976).

При таком подходе к выделению ярусов возникает ряд трудно разрешимых вопросов. К примеру, не совсем ясно, к каким ярусам следует относить эпифиты и лианы, а также молодые растения (подрост) деревьев, кустарников, кустарничков и трав? Так, эпифиты и лианы часто рассматривают как межъярусные растения. Подрост же, а также угнетенные взрослые особи некоторые исследователи рассматривают как полог того яруса, который данные растения могли бы образовать с течением времени или же в благоприятных условиях, то есть относят их к ярусу, образованному взрослыми нормально развитыми особями того же вида. Но при таком подходе никогда не следует забывать о том, что молодые и угнетенные растения находятся в экологических условиях нижележащих ярусов и испытывают на себе такое же влияние расположенных выше ярусов. Кроме того, зачастую подавляющее большинство молодых и угнетенных растений рано отмирает и в принципе не может принять участие в формировании яруса, образованного их взрослыми особями. Следовательно, отнесение их к данному ярусу не совсем правомерно.

Поэтому основанием для отнесения растений к определенным ярусам должен быть не вид, а особи, или, точнее, группы особей, достаточно однородные по размещению их органов ассимиляции в отдельных горизонтах среды. При этом различные группы особей одного и того же вида в зависимости от того, в каком горизонте сосредоточена основная масса их ассимилирующих органов, могут участвовать в формировании не одного, а нескольких ярусов (Работнов, 1992).

При **втором подходе** ярусы рассматриваются как отграниченные друг от друга горизонты фитоценоза, в которых сосредоточена основная масса ассимилирующих органов растений. При этом именно неравномерность распределения фотосинтезирую-

щих органов растений и будет служить основанием для выделения ярусов. При таком подходе ярусы представляет собой ни что иное, как **фитоценоотические горизонты** — структурные части биогеоценоотических горизонтов, выделение которых в биогеоценозах обосновано Ю. П. Бялловичем (1960). По Ю. П. Бялловичу, «биогеоценоотический горизонт есть вертикально обособленная и по вертикали далее не расчлененная структурная часть биогеоценоза. Сверху донизу биогеоценоотический горизонт однороден по составу биогеоценоотических компонентов, по взаимосвязи их, происходящим в нем превращениям веществ и энергии и в этих же отношениях отличается от соседних биогеоценоотических горизонтов, служащих ему кровлей и постелью».

Каждый фитоценоотический горизонт характеризуется не только составом видов, но и составом органов этих растений. Кроме того, каждый горизонт будет характеризоваться свойственными ему средой и взаимоотношениями с консортами (фитофагами, паразитными грибами, эпифитами и др.). Так, в лесах можно выделить следующие фитоценоотические горизонты:

1) кроновый, включающий кроны деревьев (ветви, листья) совместно с эпифитами;

2) стволовой, включающий стволы деревьев с эпифитами и лианами, а также подлесок;

3) травяной, травяно-кустарничковый или кустарничковый, включающий прикорневую часть стволов с эпифитами, травами и кустарничками, а также нижнюю часть подлеска;

4) припочвенный, включающий напочвенные мхи и лишайники, низкорослые травы, нижние части растений, входящих в состав более высоко расположенных горизонтов.

Таким образом, некоторые виды принимают участие в формировании всех четырех фитоценоотических горизонтов (деревья), другие — только трех (кустарники), двух (травы и кустарнички) или только одного (напочвенные мхи и лишайники).

При выделении ярусов таким образом становится понятно, куда относить лианы, эпифиты и подрост. Лианы и эпифиты входят в состав тех ярусов, в которых располагаются их фотосинтезирующие органы и к которым принадлежат части древесных растений, служащих им местом прикрепления или опорой. Подрост в зависимости от его высоты может включаться в состав припочвенного, травяно-кустарничкового или кустарничкового ярусов.

В противоположность ярусным лесам умеренной зоны в природе достаточно часто (пожалуй, гораздо чаще, чем ярусные) встречаются фитоценозы, в которых ярусность абсолютно отсутствует или выражена очень слабо — такие фитоценозы формируют **вертикальный континуум**. Ярким примером этого могут быть тропические леса, масса и листовая поверхность в которых располагается непрерывно и четко отграниченные друг от друга горизонты, то есть скопления надземных органов (в том числе листьев), отсутствуют (рис. 26). В таких лесах от поверхности почвы и до верхней границы сообщество буквально «набито» листьями разных видов.

По мнению А. Г. Воронова (1980), четкую дифференцированность лесных сообществ на ярусы следует считать вторичным явлением, вызванным изменением условий окружающей среды в неблагоприятную сторону — аридизацией климата, понижением температуры и т. д. При этом условием формирования четкого ярусного строения является недостаток в наборе жизненных форм, которые в данных условиях не бывают настолько многообразны, чтобы заполнить все пространство фитоценоза по вертикали.



Рис. 26. Профильная диаграмма тропического леса на острове Калимантан (Борнео). Изображена полоса леса длиной около 60 м и шириной около 8 м. Показаны деревья высотой более 7 м

Фитоценозами, в которых практически отсутствует ярусность, является также и большинство травяных сообществ. Отсутствие расчленения на ярусы в них связано:

- с небольшой высотой травостоев;
- образованием их растениями одной жизненной формы — многолетними травами;
- присутствием в травостоях особей с различной высотой надземных органов, в том числе и в пределах отдельных ценопопуляций;
- отсутствием у высоких растений приверженности листьев к какому-то определенному горизонту.

В травяных фитоценозах ярусность выражена лишь там, где развит моховой покров — в таких фитоценозах можно различить два яруса: травяной и моховой. Там, где ярусность не выражена, нет смысла искусственно выделять ярусы, важнее изучать разновысотное размещение листьев отдельных видов. Выраженность, равно как и отсутствие ярусности — одинаково важные признаки структуры фитоценозов.

Как уже было сказано, распределение растений по вертикали дает возможность сосуществовать многим особям различных видов на ограниченной площади и, таким образом, позволяет им максимально использовать ресурсы среды. Ярусное распределение растений снижает конкуренцию между ними и обеспечивает устойчивость сообществ.

В растительном покрове различают господствующие и подчиненные ярусы. Господствующие ярусы занимают, как правило, верхнее положение, они занимают больший объем, сильнее трансформируют среду, оказывают влияние на все ниже расположенные ярусы. Но между тем бывают случаи, когда господствует и нижний ярус, например ярус сфагновых мхов на верховом болоте, хотя над ним расположен ярус болотных кустарничков. Конечно, и подчиненные ярусы влияют на господствующие. Например, травы обогащают почвы в лесах, что благоприятно для деревьев.

В растительном покрове отмечено явление, которое было названо **инкубацией ярусов**. Оно состоит в усложнении покрова путем наложения ярусов. Примером этого могут служить сообщества лесотундры, где при движении с севера на юг одноярусные моховые сообщества постепенно превращаются в двух-трехъярусные — сначала появляется ярус кустарничков, а затем и деревьев. Это можно наблюдать и в горных районах на

верхней границе леса. В противоположность этому явлению, выпадение отдельных ярусов носит название **декумбации**.

Основываясь на различной глубине укоренения различных растений в фитоценозе, некоторые исследователи, помимо надземной ярусности, различали ярусность подземную. Однако многочисленными исследованиями, проведенными в разных странах и во многих типах фитоценозов, было установлено, что, за очень редким исключением, общая масса подземных органов закономерно уменьшается сверху вниз, не обособляясь в ярусы. При выделении фитоценологических горизонтов в почве выделяется то большее, то меньшее обособление самых поверхностных горизонтов: опадочного (подстилки) в лесах и дернины на лугах. В этих горизонтах сосредоточена основная масса всасывающих корней у растений, что обусловлено повышенным содержанием здесь элементов минерального питания в результате интенсивной деятельности сапротрофов, разлагающих и минерализующих опад.

Горизонтальная структура фитоценоза

Как уже было сказано выше, регулярное распределение особей растений в пределах одной ценопопуляции — крайне редкое явление. Также редко можно встретить и регулярное или случайное распределение ценопопуляций в фитоценозе. Все это приводит к тому, что горизонтальная структура растительности — очень сложное явление как по своей природе, так и по методам ее установления. Для объяснения природы горизонтальной структуры сообщества очень удобна несложная модель вариации растительности, разработанная В. И. Василевичем. В основе этой модели лежит закон разложения дисперсии, на котором основан метод дисперсионного анализа:

$$\sigma^2 = \sigma_a^2 + \sigma_b^2 + \sigma_z^2,$$

где σ_a^2 — это доля вариации растительности, которая порождена изменениями условий среды. В этом случае чередуются разные сообщества и их сочетание называется **комплексом**. Комплексность порождает **бета-разнообразие** растительности.

σ_b^2 — это доля дисперсии, которая вызвана непосредственно эффектами взаимодействия растений (конкуренция, взаимное средообразование и др.). В результате действия этих внутренних факторов, если они достаточно сильны, формируются закономерно повторяющиеся пятна растительности, которые называют

микрoгруппировками, а их сочетание называется **мозаичностью**. При этом повышается **альфа-разнообразие**.

σ_z^2 — это так называемый шум, то есть случайные изменения растительности, связанные с малоуловимыми вариациями условий среды, случайностями при разбросе семян и т. д. При этом возникает **пестротность** фитоценозов.

Таким образом, изучая горизонтальную неоднородность растительного покрова, следует различать как минимум три понятия — **пестротность, мозаичность и комплексность**.

Пестротность фитоценозов — случай, когда микрoгруппировки не выражены и неоднородность носит случайный характер.

Но, как уже было сказано выше, регулярное и, отчасти, случайное распределение особей в ценопопуляциях встречается довольно редко. В большинстве фитоценозов ценопопуляции разных видов также распределены не случайно и образуют группы. При этом в большинстве случаев в горизонтальной структуре фитоценоза выявляются закономерно повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, связанным с фитоценоотическими причинами (рис. 27). Это



Рис. 27. Фрагмент березово-лиственничного леса близ Джалинды (верхнее Приамурье) с тремя типами микрoгруппировок (по Ярошенко, 1961): а) микрoгруппировка *Larix dahurica* — *Betula platyphylla* — *Saussurea umbrosa* — *Linnaea borealis*; б) микрoгруппировка *Larix dahurica* — *Vaccinium vitis-idaea* — *Pirola incarnata*; в) микрoгруппировка *Betula platyphylla*) — *Calamagrostis langsdorfii* — *Sanguisorba officinalis* — *Sanguisorba parviflora*

явление называется **мозаичностью** фитоценозов, а элементы мозаики — **мик로그руппировками**.

Несколько в стороне стоит такое понятие, как **парцелла** — структурная часть горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающаяся от других частей составом и свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. Таким образом, парцелла включает в себя, помимо элементов фитоценоза, все другие элементы биоценоза, а также экотоп. Хотя следует отметить, что парцеллы чаще всего отграничиваются по ведущему элементу растительности, и поэтому пространственно парцелла и мик로그руппировка чаще всего будут совпадать.

Если обратиться к истории изучения мозаичности растительного покрова, то неоднородность сложения фитоценозов, в частности связанная с групповым ростом некоторых видов, была отмечена еще в первой трети XIX в. Однако на первых этапах развития фитоценологии на это не обращалось пристального внимания, и исследователи главным образом подчеркивали однородность растительных сообществ. Лишь со второй половины XX в. постепенно начинает преобладать представление о гомогенно-мозаичном и мозаичном сложении фитоценозов. При этом особое внимание придается мозаичности, возникающей при различных нарушениях и связанной с флуктуационной и сукцессионной изменчивостью.

Мозаичность может быть **плавной**, с нерезкими границами между мик로그руппировками, и **контурной**, с относительно резкими границами. В настоящее время различают несколько типов мозаичности по ее происхождению.

Фитогенная мозаичность обусловлена конкуренцией, изменением фитосреды или спецификой жизненных форм растений (способность к вегетативному размножению и образованию клонов).

Вариантом фитогенной мозаичности может служить формирование **клоновых мозаик** — неоднородностей фитоценоза, связанных с вегетативным размножением растений. Клоны очень часто образуются у плаунов и корневищных растений. Так, к примеру, полное описание клоновых мозаик у папоротника орляка сделал английский ботаник А. Уотт. Вначале папоротник разрастается круглым пятном; постепенно, вследствие старения, его продуктивность в центральной части пятна снижается и, вследствие этого, уменьшается мощность подстилки, защищающей корневища от мороза. В результате этого в центре пятна

корневища орляка начинают подмерзать и папоротник постепенно вытесняется злаками, а микрогруппировка имеет вид кольца из папоротника, внутри которого растут злаки. Постепенно кольцо распадается на отдельные части, каждая из которых разрастается в новый круглый клон со стареющей центральной частью и т. д.

Вариантом фитогенной мозаики может служить также мозаичность, связанная с образованием многими растениями кочек, подушек и др. Кочкообразующие растения, особенно при большом их числе (например, осоки и пушицы на болотах), создают резко дифференцированные условия произрастания растений на кочках и между ними.

Довольно редко, но все же в природе встречаются **аллелопатические мозаики**, примером которых могут служить шалфейные скрэбы в Северной Америке. Скрэбы — это особый тип фитоценозов, где среди пышной травяной растительности разбросаны куртины колючих кустарников. В шалфейном скрэбе, изученном Г. Мюллером, вокруг кустов шалфея, который выделяет большое количество эфирных масел, образуются не занятые растительностью «пролысины». Периодически в скрэбе происходят пожары, что приводит к формированию равномерного травяного покрова. Однако через 5—7 лет из сохранившихся в почве корневищ восстанавливается шалфей, и вокруг его разрастающихся куртин образуются новые «пролысины».

К фитогенным мозаикам можно также отнести мозаичность, возникающую при неравномерном обсеменении растений или неравномерном поступлении диаспор извне, а также с неравномерным приживанием всходов.

Эдафотопическая мозаичность связана с неоднородностями почвы как среды обитания (неровности микрорельефа, различный дренаж, неоднородность почв и подстилки, их мощности, гумусированности, гранулометрического состава и т. д.).

Зоогенная мозаичность вызывается влиянием животных, как прямым, так и косвенным, — выеданием, вытаптыванием, откладыванием экскрементов, деятельностью землероющих животных и т. д.

Антропогенная мозаичность связана с деятельностью человека — вытаптыванием вследствие рекреационной нагрузки, выпасом сельскохозяйственных животных, выкашиванием травяных и вырубкой лесных растительных сообществ, ресурсными заготовками и т. д.

Экзогенная мозаичность обусловлена внешними абиотическими факторами среды — влиянием ветра, воды и т. д.

Очень широко в природе распространена **демутационная мозаичность**, связанная с восстановлением растительности в нарушенных местах. По происхождению демутационная мозаичность может быть различной — нарушение целостности фитоценозов может происходить в результате деятельности животных, особенно землероев, деятельности человека (вырубка лесов, вспашка, кострища и т. д.), а также в результате воздействия внешних факторов — например ветровал. В дальнейшем в таких местах происходит зарастание нарушенных участков. Обычно при смене растительных микрогруппировок, характеризующих отдельные фазы демутации, то есть восстановление растительного покрова, создается сложная мозаичность, характерная для данного типа фитоценоза, для каждой фазы демутации, для определенного типа нарушений. В некоторых случаях мозаичность усложняется тем, что в результате нарушения создается комплекс различных условий произрастания растений. Так, например, при вывале деревьев образуются углубления (с удалением верхних, наиболее плодородных горизонтов почвы), возвышения из осыпавшейся с корней дерева почвы и гниющие стволы деревьев (валежник), и в каждом из данных микроместообитаний демутация идет по-своему.

В отличие от мозаичности, которая характеризует *внутриценотическую* горизонтальную неоднородность, **комплексность** — это неоднородность растительного покрова на *надфитоценотическом* уровне. Она проявляется в закономерном чередовании в пределах одного ландшафта отдельных фитоценозов.

Комплексность растительного покрова определяется микроили мезорельефом, который служит своеобразным перераспределителем нагрузки основных экологических факторов и тем самым дифференцирует ландшафт на местообитания с различными экологическими режимами.

Как уже говорилось, мозаичность и комплексность зачастую очень сложно разграничить. Так, Е. М. Лавренко считал, что эти явления помогают различить два признака: размеры пятен и характер влияния друг на друга растений в пятнах. При мозаичности размеры пятен измеряются несколькими дециметрами или немногими метрами, тогда как при комплексности — несколькими метрами или десятками метров. Кроме того, при мозаичности растения, обитающие в разных пятнах, постоянно взаимо-

действуют, в то время как при комплексности такое взаимодействие наблюдается лишь на границах пятен. Однако, как указывает П. Д. Ярошенко, этих признаков зачастую бывает недостаточно. Сущность критерия, предложенного им, заключается в том, что при мозаичности каждое пятно представляет собой одну единственную микрогруппировку, в то время как при комплексности каждое пятно в свою очередь состоит из микрогруппировок, то есть комплексность — более сложное явление, чем мозаичность. А Г. Воронов полагает, что наиболее надежным признаком, по которому мозаичность отличается от комплексности — это присутствие общего эдификатора на разных участках, то есть влияние одного вида на остальные.

По нашему мнению, основным критерием при разграничении мозаичности и комплексности фитоценозов является их самостоятельность. В том случае, если растительность на выделенном участке способна существовать в том же виде на значительной территории, достаточной для определения всех ее морфологических и функциональных особенностей, такой участок следует считать фитоценозом, даже если на данной территории он имеет очень маленькую площадь. В том же случае, если выделенный участок не способен к самостоятельному существованию, он будет являться микрогруппировкой.

Вообще стоит сказать, что разграничение растительных сообществ — это, пожалуй, самый сложный и самый спорный вопрос геоботаники. Дело в том, что, в отличие от организмов, которые дискретны по своей природе, поскольку представляют отграниченные в природе и во времени (т. е. смертные) особи, фитоценозы образуют сплошной ковер на земном шаре, который прерывается лишь там, где он уничтожен человеком или где условия крайне неблагоприятны. В связи с этим довольно затруднительно даже само выделение единиц растительного покрова, не говоря уже об установлении границ между ними.

Первоначально, как уже говорилось, существование дискретных единиц растительности (еловый лес, сосновый лес, верещатник и т. д.) не вызывало сомнений, и расчленение растительного покрова на сообщества было необходимо для того, чтобы разобратся в его многообразии. Такие сообщества затем объединялись по сходству в типологические единицы, получившие название ассоциаций, формаций и др. Но в ходе дальнейших исследований постепенно накапливалась информация о том, что растительный покров по своей сути представляет собой непрерывное

явление, или континуум. При этом крайние сторонники континуума говорят о том, что имеется непрерывность в пространстве — топографический континуум, непрерывность во времени — временной континуум, и, наконец, имеется таксономический континуум — то есть достаточно полно собранные описания растительных сообществ не позволяют выделить среди них хорошо очерченные типологические единицы, а образуют непрерывный варьирующий ряд (Миркин и др., 2002).

В качестве основных факторов, приводящих к континууму, могут выступать следующие причины, которые уже обсуждались выше:

- 1) экологическая специфичность видов;
- 2) постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве;
- 3) «растекание» видов в пространстве.

Эти причины действительно приводят к тому, что растительный покров представляет собой непрерывное явление. Но в то же время на растительный покров воздействует целый ряд причин, которые приводят к его относительной дискретности, или квантованности. К этим причинам можно отнести:

- 1) дифференцированность экотопов;
- 2) трансформация среды растениями-эдификаторами;
- 3) катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов (например, пожары);
- 4) деятельность животных;
- 5) деятельность человека.

Перечисленные выше причины могут приводить к формированию участков растительного покрова с разными закономерностями пространственного сложения. Эти участки — кванты — могут быть разными: однородными, клинальными или гетерогенными, то есть состоящими из более мелких квантов.

Сопоставляя причины квантованности с причинами континуума, мы видим, что между ними нет взаимозависимости в том смысле, что чем сильнее выражены одни, тем слабее другие, и в крайнем своем выражении они не исключают друг друга. Континуум и квантованность — это коренные свойства растительного покрова и выражены они одновременно и повсюду. Следует особо подчеркнуть, что континуум имеет место не только на границах квантов, но и внутри их. Из этого следует, что границу в виде четкой линии между квантами установить в принципе невозможно, так как положение ее всегда неопределенно.

Это обстоятельство привело к тому, что в природе очень часто выделяются так называемые **экотоны (зоны напряжения)** — переходные зоны между двумя фитоценозами, где происходит их взаимопроникновение. Экотон может иметь значительную линейную протяженность, но, как правило, бывает уже соседних сообществ. Экотон имеет также ряд особенностей, отличающих его от соседних сообществ. Так, в экотоне имеется тенденция к повышению видовой насыщенности вследствие перекрытия экологических амплитуд видов разных экологических групп, то есть возникает так называемый **экотонный, или краевой, эффект**. Следует заметить, что выраженный экотонный эффект проявляется в достаточной степени лишь в зоне перехода между экологически контрастными местообитаниями (например, между лесом и лугом, лесом и болотом). Как правило, в этих условиях снижается конкуренция со стороны эдификаторов как одного, так и другого местообитания, что дает возможность произрастать гораздо большему числу видов. Причем некоторые виды специально приспособились к жизни в таких условиях и кроме экотонов нигде больше практически не встречаются. Это так называемые **экотонные, или краевые, виды**. Как правило, к экотонам оказываются приуроченными и многие виды, находящиеся на границах своих ареалов. Стоит отметить, что к таким видам растений относятся многие редкие и исчезающие виды, которые слабо конкурентоспособны, и поэтому могут расти только в условиях ослабленной конкуренции.

3.3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗА

Как уже было сказано, функциональная структура фитоценозов — это совокупность связей между элементами фитоценоза. Она определяется характером взаимоотношений между растениями в фитоценозе. Единицами функциональной структуры фитоценоза являются **ценоэлементы (мероценозы)**.

Ценоэлемент — это совокупность растений, обязанная существованием их взаимодействиями между собой. Важным признаком ценоэлемента является его несамостоятельность, то есть неспособность существовать без связей с иными ценоэлементами, вне влияния окружающих растений. В этом смысле он не может рассматриваться как «представитель» растительного покрова. В настоящее время выделено большое количество различных ценоэлементов, которые можно классифицировать как по их разме-

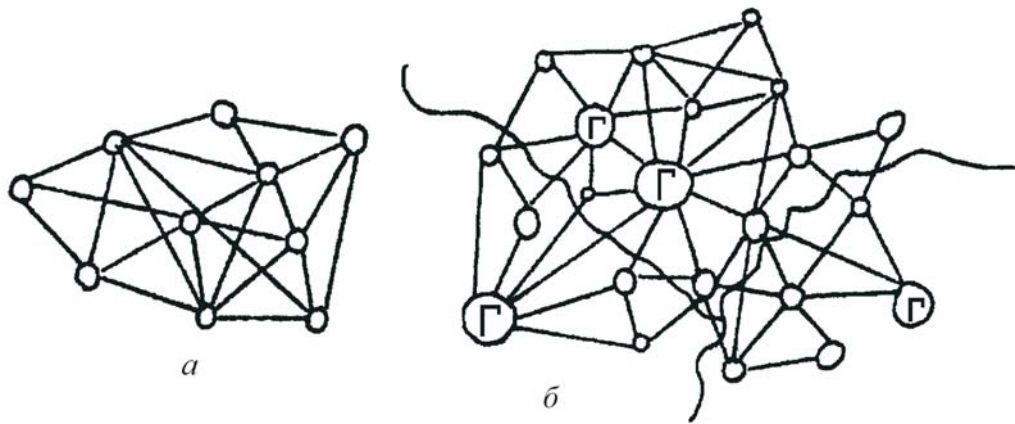


Рис. 28. Схема ценоячейки: а) ценоячейка в молодом древостое; б) ценоячейка в сформировавшемся древостое. Γ – господствующее дерево. Волнистой линией отмечена граница между ценоячейками

рам (то есть, по числу входящих в них особей растений), так и по тому, выделяются ли они в пределах одного яруса, нескольких, но не всех ярусов, или же включают в себя все особи по вертикали растительного покрова. Основными ценоэлементами являются ценоячейка и синузия.

Ценоячейка — это элементарная единица функциональной структуры фитоценоза, включающая группу непосредственно взаимодействующих между собой растений. Иными словами, ценоячейка — группа растений, объединенных индивидуальными топическими и трофическими конкурентными отношениями. Примером ценоячейки может служить, например, дерево в лесу и все растения в сфере его фитогенного поля. В молодом лесу, в котором еще не наблюдается сильной дифференциации древостоя и за центр ценоячейки можно принять любое дерево, в ее состав войдут все растения, непосредственно взаимодействующие с центральным, а ее граница будет определяться крайними растениями, еще связанными с центральным. В сформировавшемся же древостое, где организующим началом выступают господствующие особи деревьев, именно они становятся центрами ценоячеек, куда входят окружающие их угнетенные и подчиненные растения (рис. 28) (Ипатов, Кирикова, 1999).

Ценоячейки морфологически неуловимы, и их перекрытие служит источником возникновения фитоценотического континуума, то есть непрерывности растительного покрова. Следует отметить, что в понимании ценоячейки у разных авторов существуют некоторые нюансы. Так, В. С. Ипатов, предложивший в

1963 г. этот термин, считает, что ценочейки могут быть выделены только в пределах одного яруса, а В. И. Василевич — в пределах всех ярусов по фитогенным полям ценотически наиболее мощных растений (например, по деревьям в лесу).

Синузия. Давно было обнаружено, что некоторые ярусы, например образованные черникой, брусникой и др., входят в состав разных фитоценозов. Это послужило основой для выделения Р. Гультом связующих ярусов и близнецовых групп лесных фитоценозов, в которых все ярусы сходны, кроме древесного. Представление об относительной самостоятельности ярусов наибольшее развитие получило в учении о **синузиях** как элементарных структурных и функциональных единицах фитоценозов. Впервые термин «синузия» был использован швейцарским ученым Э. Рюбелем, лекции которого слушал Г. Гамс. Но лишь после опубликования Гамсом его докторской диссертации термин «синузия» получил широкое распространение. Особое место в разработке проблемы синузий занял выдающийся эстонский ученый Т. Липпмаа.

Синузия — это структурно-функциональная часть фитоценоза, которая обособлена в пространстве по вертикали или во времени и отличается, кроме этого, морфологической, флористической, экологической и фитоценотической обособленностью. Синузии образованы растениями одной или близких жизненных форм, поэтому входящие в их состав растения обладают, как правило, сходными потребностями и сходно трансформируют среду в благоприятную для себя и своих партнеров сторону. Полисинузиальность (то есть существование в фитоценозе одновременно нескольких синузий) характерна для сложных ярусно дифференцированных сообществ, сформированных различными жизненными формами (например, леса). В таких случаях синузия представляет собой не что иное, как ярус или его часть (например, сезонные синузии). Травяные сообщества, как правило, моносинузиальны.

По Т. Липпмаа, фитоценозы представляют собой комбинации элементарных синузий («одноярусных ассоциаций»), а абстрактные типы фитоценозов (ассоциации) — комбинации типов синузий. Т. Липпмаа обосновал целесообразность применения синузиального метода изучения фитоценозов и изучил более детально, чем кто-либо из других исследователей, некоторые ярусы. Он справедливо полагал, что разработанный им метод изуче-

ния синузий способствует более глубокому пониманию структуры растительных сообществ.

По признаку автономности выделяют различные типы синузий — как тесно связанные с определенными типами фитоценозов, так и сравнительно самостоятельные, зависящие в основном от условий экотопа. Например, в Беларуси синузия напочвенных лишайников формируется почти исключительно в сосновых лесах, в то время как синузия черники — в лесах, образованных рядом видов деревьев (сосной, елью, дубом, грабом, березой).

Несколько особняком стоит уже рассматривавшееся выше понятие **консорции**, которое иногда также относится к элементам функциональной структуры фитоценоза. Это не совсем правильно, так как консорция едва ли может быть отнесена к элементам собственно растительного покрова. Дело в том, что консорция, как было уже сказано, включает в себя не только растения-автотрофы, но и представителей иных трофических уровней. Именно поэтому консорция — это элемент экосистемы в целом, а не только растительного покрова, и именно через консорции растительный покров включается в экосистему.

4. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (СИНДИНАМИКА)

Растительные сообщества не являются константными образованиями, а постоянно изменяются во времени. Причем изменения происходят на различных уровнях: уровне отдельных особей растений, уровне ценопопуляций и фитоценотическом уровне. Так, на уровне особей изменчивость проявляется в изменении размеров растений, в их фенологическом развитии. На ценопопуляционном уровне происходит изменение возрастного спектра, численности, проективного покрытия, фитомассы и других признаков ценопопуляции. В пределах сообщества с течением времени изменяется видовой состав, количественные соотношения между видами, строение, функциональные связи между видами и др.

Причины изменений растительных сообществ могут быть разнообразными. Они могут происходить либо под влиянием самих растений (**эндогенез**), либо под влиянием внешних по отношению к фитоценозу факторов: изменения экотопа, влияния организмов-консортов, человека (**экзогенез**). Как правило, динамику растительных сообществ совместно обуславливают как эндогенез, так и экзогенез, но их вклад в зависимости от конкретных условий может быть различным: то один, то другой играет определяющую роль.

Факторы, приводящие к изменениям растительных сообществ, могут различаться по значимости, силе и длительности действия. При незначительном или кратковременном их влиянии фитоценоз способен изменяться в некоторых пределах, сохраняя при этом свои свойства и не переходя в другой фитоценоз. В этом случае говорят об **изменчивости фитоценоза во времени**. Шкала времени, в которой происходят подобные изменения, может различаться: сутки, месяцы, сезоны, годы. В том же случае, если сила воздействия фактора на фитоценоз превышает опреде-

ленный пороговый уровень, фитоценоз теряет свои характерные свойства и переходит в другой фитоценоз, характеризующийся своим составом, строением и функциональными связями. В этом случае говорят о **сукцессиях растительности**.

4.1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ ВО ВРЕМЕНИ

Фитоценозы способны в определенных пределах изменяться, не переходя при этом в другие фитоценозы. Они изменяются в пределах суток, года, от года к году, а также при увеличении возраста особей видов-эдификаторов. Кроме этого, на изменчивость фитоценоза зачастую влияют ритмы развития отдельных видов (периодичность цветения, плодоношения и др.). В соответствии с этим различают суточную, сезонную, разногодичную и возрастную изменчивость фитоценозов. Помимо этого, можно выделять изменчивость, связанную с мелкими нарушениями.

Суточная изменчивость фитоценозов

Суточные ритмы слабо воздействуют на большинство растительных сообществ. Так, у некоторых растений (латук, виды клеверов и др.) в течение суток способен изменяться угол наклона листьев; у туранговых тополей, растущих в поймах среднеазиатских рек, листовые пластинки во время солнцепека повернуты к солнечным лучам ребром, а утром и вечером — широкой стороной.

Суточная изменчивость, к примеру, сильно влияет на характеристики сообществ пресноводного планктона: днем многие планктонные водоросли располагаются на глубине, в толще воды, а при снижении освещенности утром и вечером поднимаются к приповерхностному слою.

Гораздо важнее по сравнению с суточной изменчивостью для растительных сообществ сезонная, разногодичная и возрастная изменчивость фитоценозов.

Сезонная изменчивость фитоценозов

Фитоценозы существуют в разных климатических условиях и отличаются друг от друга по составу. Это приводит к тому, что каждый фитоценоз характеризуется свойственной ему сезонной изменчивостью. Этот тип изменчивости фитоценозов связан с из-

менением в течение года условий произрастания растений и с присутствием в составе фитоценозов видов растений, различающихся по ритму сезонной вегетации. Факторы сезонной изменчивости регулярно, из года в год, влияют на растительное сообщество. Следствием подобной регулярности является то, что с высокой долей уверенности характер и направление изменений фитоценоза можно предсказать заранее.

Изменение условий произрастания в течение года может быть обусловлено:

- особенностями самого климата;
- особенностями фитоклимата;
- особенностями гидрологического режима;
- воздействием человека и животных.

С **особенностями климата** связаны сезонные изменения светового и теплового режимов, а также обеспеченность растений водой. За исключением области распространения дождевых тропических лесов, где в течение года не происходит значительных колебаний в условиях произрастания растений, на большей части земного шара климат характеризуется сезонностью — то есть существенными изменениями длительности фотопериода, интенсивности света, поступления атмосферных осадков, а также температуры в течение года. При этом для растительности этой части земного шара характерна смена в течение года по крайней мере двух сезонов: вегетационного (периода активной вегетации растений) и периода покоя (или полупокоя) если не всех, то, по крайней мере, большинства компонентов фитоценозов. Следует учитывать, что наступление периода покоя может быть связано с двумя диаметрально противоположными причинами: либо периода низких температур (зима), либо, наоборот, периода высоких температур и связанного с этим дефицита влаги.

В некоторых типах сообществ в течение года может быть два периода покоя и, соответственно, два периода активного роста растений. Так, например, в степях имеется период зимнего покоя, связанный с низкими температурами. Затем весной и ранним летом большинство растений активно вегетирует и цветет. Летом из-за высоких температур и дефицита влаги наступает период летнего полупокоя, когда степь «выгорает». И наконец, осенью, когда начинается дождливый сезон, растения опять начинают активно вегетировать.

Особенности гидрологического режима имеют значение для определения сезонной изменчивости фитоценозов, расположен-

ных в пониженных элементах рельефа — низинах, поймах рек, которые в течение определенного достаточно длительного времени заливаются паводковыми или натечными водами. В этих местообитаниях на сезонную изменчивость фитоценозов накладывается колебание гидрологического режима. При этом могут изменяться: время начала затопления, его длительность, быстрота схода воды с поверхности почвы и другие факторы.

Так, в связи с затоплением, в поймах можно различать период подводной вегетации растений и период после схода талых вод. Там же, где растения начинают вегетировать до наступления паводка, и в то же время период подводной вегетации достаточно длителен, можно выделить целых три сезонных состояния фитоценозов: до затопления, период подводной вегетации и послепаводковый период. В таких условиях фитоценозы могут быть представлены видами, которые начинают и заканчивают свою вегетацию в разное время:

- начинают и заканчивают вегетацию до затопления;
- начинают вегетацию до затопления, прекращают его во время пребывания под водой и продолжают свой рост после схода воды;
- вегетируют как до затопления так и во время половодья, образуя подводные побеги, а также после схода воды;
- начинают свою вегетацию только в послепаводковый период.

Изменение **фитоклимата** в течение сезона наиболее сильно проявляется в листопадных лесах, где условия произрастания растений, образующих нижние ярусы, меняются в течение вегетационного периода. Так, в широколиственных лесах сезонное изменение фитоклимата приводит к формированию ранней весной синузии весенних эфемероидов (хохлатки, ветреницы, гусиные луки, чистяк, пролеска и др.). Эта синузия существует недолго — до разворачивания листьев деревьев, а потом в травяном ярусе начинают доминировать травы, вегетирующие в летнее время.

Весенние эфемероиды обладают целым комплексом приспособительных черт: холодостойкостью, высокой фотосинтетической активностью и способностью поглощать воду и элементы минерального питания при более низкой температуре почвы по сравнению с другими совместно обитающими с ними растениями. Результатом подобной приспособленности является их более сильная конкурентоспособность за питательные вещества по

сравнению с другими растениями. Кроме того, поглощая элементы минерального питания ранней весной, эфемеры и эфемероиды предотвращают возможность их вымывания в более глубокие горизонты почвы в тот период, когда корневые системы других видов растений малоактивны.

Человек, как фактор, воздействующий на сезонную изменчивость фитоценозов, наиболее резко влияет на травяные сообщества, используемые в качестве сенокосов или пастбищ. Так, в результате использования фитоценозов в качестве сенокосов происходит отчуждение основной массы наземных органов растений, не успевших к периоду скашивания полностью завершить вегетацию. Это приводит к резким изменениям структуры травостоев и условий произрастания растений. В дальнейшем, по мере отрастания скошенных растений, формируется новый травостой, который может в очень большой степени отличаться от ранее существовавшего по структуре, внешнему виду, количественным соотношениям между видами и другим показателям. Аналогичное воздействие человек может оказывать на фитоценозы, интенсивно используя их в качестве пастбищ. При этом на пастбищах, помимо отчуждения надземных органов растений при выпасе скота, на сезонную изменчивость влияет еще и неравномерность поедания разных видов растений, а также отложение ими экскрементов. Все это в совокупности приводит к формированию все возрастающей от весны к осени временной мелкоконтурной мозаичности.

В течение года в фитоценозах может изменяться их структура, состав и количественные соотношения между компонентами фитоценозов.

Изменение **структуры фитоценозов** в течение вегетационного периода особенно сильно заметно в сообществах, образованных травянистыми растениями, хотя в лесах, особенно листопадных, это также довольно широко распространенное явление. Там, где травянистые сообщества не используются человеком, с начала вегетации к середине или концу лета происходит увеличение высоты и сомкнутости травостоев, а также площади листьев, изменяется вертикальное распределение надземных органов и листовой поверхности. Затем, после достижения кульминации в формировании травостоя, к концу вегетационного периода идет его постепенная деградация.

Сезонные изменения **состава фитоценозов** иногда могут быть довольно значительными. Если говорить о флористическом

составе фитоценозов, то он в течение года и вегетационного сезона обычно не меняется. Но не следует забывать о том, что численность особей и состав ценопопуляций различных видов при этом могут быть подвержены весьма значительным колебаниям. Подобные колебания возможны в результате того, что в течение года и вегетационного периода особи разных видов растений неравномерно возникают и отмирают, переходят из одного онтогенетического состояния в другое, из активного состояния в покоящееся и наоборот. При этом изменение численности особей в течение года, как правило, наиболее сильно выражено у растений, размножающихся преимущественно или исключительно семенами. Это объясняется, в первую очередь, тем, что семена разных видов в разное время попадают в почву, прорастают, теряют жизнеспособность и др.

Очень часто, особенно во все тех же луговых фитоценозах, в течение одного вегетационного сезона могут очень сильно изменяться **количественные соотношения** между разными видами. Это связано с тем, что различные виды способны активно расти, накапливать большую биомассу, цвести и плодоносить в разное время, сменяя друг друга. При этом различия между видами в течение одного сезона могут быть настолько сильными, что может происходить полная, а зачастую и неоднократная смена видов-доминантов.

С сезонной динамикой структуры фитоценозов и различиями в фенологических ритмах разных растений связано такое довольно широко встречающееся понятие, как **смена аспектов** фитоценоза. Под сменой аспектов понимают изменения внешнего вида фитоценозов в течение года или вегетационного периода. Как правило, при этом основное значение имеют фазы цветения некоторых видов, закономерно меняющиеся в течение вегетационного периода, хотя в ряде случаев не меньшее значение имеет и фаза плодоношения. Так, например, в сообществах с большим участием одуванчика различают аспекты как в фазе его цветения, так и в фазе его плодоношения. Для ковыльных степей хорошо выражен аспект плодоношения ковылей и т. д.

Смены аспектов отражают смену сезонного состояния фитоценозов и их компонентов, в том числе продуктивность, что тесно связано с изменением условий произрастания как внутри ценоза, так и в пределах окружающей местности. Поэтому соответствующие аспекты природных фитоценозов служат достаточно точными показателями наступления или окончания сроков раз-

личных видов хозяйственной деятельности человека: времени начала и окончания выпаса скота, скашивания травы для заготовки сена, лучшего времени посева сельскохозяйственных культур и др.

Разногодичная изменчивость фитоценозов (флуктуации)

Параметры любого растительного сообщества не остаются неизменными, а колеблются год от года. Их значения в разные годы оказываются то большими, то меньшими по отношению к среднему значению за определенный, но не слишком большой период, то есть колеблются около средней характеристики. Изменяются сроки прохождения фенологических фаз, обилие видов и их соотношение, фитомасса, иногда происходит изменение и во флористическом составе. Причина, определяющая эти изменения, заключается в колебаниях погодных условий — количества солнечной энергии, поступающей к растениям, температурного режима, количества осадков. Меняющиеся условия существования дают при этом преимущества то одним, то другим видам, что приводит к изменению системы взаимодействий между растениями. Такие колебательные изменения растительных сообществ были названы флуктуациями. Термин “флуктуация” впервые применил в 1939 г. Х. Глизон.

Флуктуации (от лат. *fluctuatio* — колебания) — ненаправленные различно ориентированные или циклические (с циклом, как правило, не более 6—10 лет) разногодичные обратимые изменения растительного покрова, то есть такие изменения, которые завершаются возвратом сообщества к близкому к исходному состоянию.

Различают следующие типы флуктуаций в соответствии с причинами их возникновения:

- **экологические**, обусловленные различиями в метеорологических и гидрологических условиях экотопа;
- **фитоциклические**, отражающие особенности жизненного цикла некоторых видов растений и (или) их неравномерное по годам семенное или вегетативное размножение;
- **зоогенные**, связанные с различиями в воздействии растительноядных и роющих животных, в особенности животных-землероев и насекомых;

- **фитопаразитарные**, обусловленные массовым размножением фитопаразитарных грибов и др.

- **антропоические**, вызванные различиями в форме и интенсивности воздействия человека.

Экотопические флуктуации. Каждый год является своеобразным по целому комплексу климатических условий: количеству атмосферных осадков, их распределению в течение года, периода вегетации, в отдельные месяцы и декады; средней температуре, температуре отдельных периодов вегетации и другим показателям. Кроме того, что самое важное, сочетание теплового режима с количеством атмосферных осадков также является уникальным для каждого года. Так, в регионах с умеренным и холодным климатом мощность снегового покрова может сильно колебаться по годам, что, соответственно, будет сильно влиять на перезимовку различных видов растений. В отдельные годы климатические показатели могут настолько сильно отклоняться от средних значений для данного региона, что растения начинают испытывать влияние климата, характерного для более южной или, наоборот, более северной зоны.

Очень большое значение имеет также сочетание метеорологических условий данного года с условиями предыдущих лет. Так, нередко исключительно засушливые или очень дождливые годы могут следовать один за другим, и тогда наблюдается чередование периодов засушливых и дождливых лет. При этом повторение «благоприятных» и «неблагоприятных» лет оказывает на фитоценозы особенно сильное влияние.

С изменениями климата тесно связаны различия в гидрологическом режиме отдельных лет, которые также очень сильно могут изменять условия произрастания растений. К примеру, в поймах рек от года к году изменяется длительность половодья и, соответственно, мощность отлагающегося при этом наилка. В бессточных западинах могут наблюдаться большие различия в длительности и сроках заливания натечными водами. Там, где почвенно-грунтовые воды расположены близко к поверхности почвы, по годам варьирует глубина их залегания и сезонная динамика этого показателя.

Иногда косвенное (через деятельность почвенных организмов) влияние влажности и температуры почвы имеет для растений большее значение, чем непосредственное. Так, с изменением по годам среды обитания растений и почвенных организмов варьируют темпы накопления органического вещества в почве и

минерализации растительных остатков и, следовательно, обеспеченность растений элементами минерального питания.

Выраженность экотопических флуктуаций в одних и тех же метеорологических и гидрологических условиях в очень сильной степени зависит от состава и структуры фитоценозов. К примеру, в лесах флуктуации выражены гораздо слабее по сравнению с лугами и степями. При этом в лесных сообществах наиболее значительные изменения происходят в нижнем травяном ярусе. Это связано, в первую очередь, с тем, что лесные фитоценозы, по сравнению с травяными, благодаря свойственному им фитоклимату более устойчивы к колебаниям метеорологических условий отдельных лет. Дело в том, что деревья, имеющие многолетние надземные побеги, реагируют на изменения в метеорологических условиях не столь резко, как травы. Крайним же вариантом выраженности экотопических флуктуаций могут служить пустыни, где в наиболее благоприятные периоды года дают «вспышки» различные виды растений-однолетников. Так, Р. Уиттекер пишет, что в пустыне Сонора имеются «комплекты» видов для разных вариантов благоприятных периодов, и для выявления всего потенциально возможного видового состава пустыни требуется срок не менее 10 лет.

Фитоциклические флуктуации. Данный тип флуктуаций наиболее хорошо изучен в луговых сообществах, где некоторые виды травянистых растений могут доминировать лишь периодически в течение короткого времени. Это связано, главным образом, с особенностями жизненного цикла этих видов или же с обсеменением и массовым приживанием всходов лишь в отдельные годы, что и обуславливает фитоциклические флуктуации.

Так, пожалуй, наиболее изученными объектами, которые характеризуются цикличностью участия в луговых фитоценозах, являются различные виды клеверов. Они довольно широко распространены в луговых фитоценозах, но чаще всего не играют значительного участия в формировании травостоя. Однако бывают отдельные годы с особенно благоприятными условиями произрастания для клеверов. Это приводит к тому, что до этого времени угнетенные, практически не цветущие особи развиваются в пышно развитые, с обильными генеративными побегами растения, и клевера становятся преобладающими в фитоценозе видами. Но при этом у них происходит изменение жизненного цикла — если в угнетенном состоянии клевера являются типичными поликарпиками, то в благоприятных условиях произрас-

тания они становятся моно- или дикарпиками. Из-за этой биологической особенности клеверов пышное развитие их особей завершается отмиранием в тот же или на следующий год.

Фитоциклические флуктуации имеют место не только в луговых, но и в лесных фитоценозах. Так, к примеру, дуб черешчатый обильно плодоносит в среднем лишь один раз в четыре года. Вследствие этого на следующий год после этого в фитоценозе будет особенно много его всходов.

Зоогенные флуктуации обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных. Так, примером зоогенных флуктуаций может служить изменение состава и структуры широколиственных лесов в результате вспышек численности непарного шелкопряда. В годы своего массового развития он уничтожает практически всю листву на деревьях, что приводит, с одной стороны, к сильному ослаблению древесного яруса, а с другой — к обильному удобрению земли экскрементами гусениц. Результатом подобного дополнительного питания и улучшения режима освещения становится повышение продуктивности травяного яруса в таких лесах в 1,5—2 раза.

Очень интересные зоогенные флуктуации фитоценозов наблюдаются в степях Монголии. В отдельные годы там массово размножается полевка Брандта, которая почти полностью выедает дернины ковылей и разрыхляет поверхность почвы. Это приводит к массовому развитию еще одного злака — колосняка китайского, в результате чего степь изменяется до неузнаваемости. Однако через 4—5 лет ковыли восстанавливаются, а колосняк опять становится второстепенным видом, хотя и с большим количеством покоящихся корневищ в почве, всегда готовых массово развиться при ослаблении ковылей.

Колебания численности животных очень часто могут быть тесно связаны с изменениями метеорологических и гидрологических условий местообитания. Эти факторы могут влиять на животных как непосредственно, так и косвенно, через сдвиги в составе и продуктивности фитоценозов. Примером подобного сочетания может служить массовое размножение нестадных саранчовых, которое чаще всего наблюдается в засушливые годы, неблагоприятные для большинства видов растений, составляющих фитоценозы. При этом сочетание неблагоприятного воздействия метеорологических условий и массового развития фитофагов, естественно, вызывает более выраженные флуктуации фитоценозов.

Антропогенные флуктуации связаны с изменением интенсивности или формы антропогенного влияния на фитоценозы. Например, при разном режиме пастбы может изменяться состав травостоя пастбищ. При периодическом, чаще всего бессистемном внесении минеральных удобрений изменяется состав естественного луга. У расположенных в сфере влияния промышленных предприятий фитоценозов состав может очень сильно изменяться под действием однократных или периодических выбросов загрязняющих веществ.

Кроме того, роль человека может проявляться и в изменении выраженности экотопических флуктуаций. Примером влияния подобного рода может служить периодическая очистка человеком мелиоративных каналов на мелиоративно-производных лугах, что очень сильно изменяет гидрологический режим их фитоценозов.

Для того чтобы понять **механизм флуктуаций**, следует помнить, что при формировании фитоценозов в их состав в первую очередь входят те виды, которые способны достаточно длительное время совместно сосуществовать при колебаниях условий произрастания, а также при изменениях силы и формы воздействия видов-консортов. В том случае, если экотоп более или менее константен, в состав фитоценозов будут входить виды, имеющие сходные экологические амплитуды. В случае же сильной погодичной изменчивости условий произрастания в состав фитоценозов будут способны войти виды зачастую с очень сильно различающимися экологическими нишами. Это будет определять большую стабильность фитоценозов при изменении условий обитания по годам или периодам лет.

Как уже было сказано, экотопические и сходные с ними флуктуации вызываются ненаправленными, различно ориентированными и обычно краткосрочными сдвигами в условиях произрастания, например смена засушливого года годом дождливым. Соответственно этому происходят ненаправленные, по-разному ориентированные изменения фитоценозов в пределах то большего, то меньшего отклонения от «среднего состояния». Флористический состав при этом остается постоянным — «исчезновение» или «появление» видов в большинстве случаев только кажущееся. Дело в том, что в неблагоприятные для некоторых видов годы их особи могут переходить в покоящееся или угнетенное состояние, и в результате этого будет создаваться впечатление, что они исчезли. В благоприятные же годы покоящиеся осо-

би становятся активными, а угнетенные — развивают более мощные надземные побеги.

При флуктуациях, даже со значительным отклонением от «среднего состояния», всегда происходит возврат к состоянию, близкому к исходному, что отличает их от сукцессий. Флуктуации происходят одновременно с сукцессиями, «накладываются» на них, то ускоряя, то задерживая их. Часто длительность флуктуационных циклов совпадает с длительностью 10—11-летних циклов солнечной активности.

Возрастная изменчивость фитоценозов

Возрастная изменчивость фитоценозов, по В. Н. Сукачеву, это «изменение фитоценозов в связи с онтогенезом эдификаторов». Как уже было сказано, отдельные особи, входящие в состав популяции вида, в связи с различиями в возрасте и жизненном состоянии сильно отличаются друг от друга по массе подземных и надземных органов и по интенсивности влияния на среду и другие растения. Следовательно, роль вида в фитоценозе определяется не только его численностью, экологическими особенностями, но и возрастным составом его популяции. А так как возрастной состав год от года не остается одинаковым, изменяются и особенности фитоценоза. Не следует забывать и о том, что внешними условиями существования вида в фитоценозе определяется и длительность прохождения им отдельных возрастных стадий, и урожайность семян, способность семян прорасти и т. д.

Возрастные изменения фитоценозов удобнее всего рассматривать на примере лесных фитоценозов. Дело в том, что в лесах изменения структуры и состава видов в фитоценозе происходят при сохранении лесообразующего значения доминирующего вида деревьев. Эти изменения протекают «внутри» лесного фитоценоза и охватывают промежуток времени, как минимум равный продолжительности жизни одного поколения доминирующей древесной породы (обычно от 40 до 300 лет). Эти смены определяются изменениями режимов различных экологических факторов, которые, однако, не выходят за пределы определенной нормы, характерной для данного типа леса. При этом происходит закономерное повторение определенных морфологически однородных стадий развития лесного фитоценоза.

Примером онтогенетических изменений может служить развитие лесного сообщества от стадии молодняка до приспевающего

и спелого леса. В результате подобного развития происходит не только изменение возраста деревьев-эдификаторов, но и происходят соответствующие изменения экологических условий фитоценоза, а также изменяется соотношение различных компонентов растительного покрова. При этом не стоит забывать о том, что данные изменения не выходят за рамки одного фитоценоза, так, например, ельник-кисличник и в возрасте 30—40 лет, и в возрасте 150—180 лет остается все тем же ельником-кисличником. На лугах или в степях онтогенетические изменения возрастного состава доминирующих растений, так же как и в лесах, будут сопровождаться соответствующими сменами сопутствующих видов.

С онтогенетическими изменениями очень тесно связаны процессы возобновления внутри сообществ, например замена отмирающих особей другими. Так, одной из характерных особенностей дождевого тропического леса является непрерывное из года в год изменение в расположении отдельных видов деревьев в древостое. Дело в том, что в подобном растительном сообществе вероятность выживания дерева того же вида на месте погибшего крайне низка, так как число лесообразующих видов деревьев очень велико. Это приводит к тому, что через 20—25 лет расположение деревьев в фитоценозе будет в значительной степени иным по сравнению с исходным. Естественно, что вслед за сменой вида дерева меняется и связанная с его экологическими особенностями микрогруппировка.

Все перечисленные выше изменения растительности происходят в пределах одного фитоценоза. В то же время эти изменения могут выйти за его пределы. Так, разногодичные изменения при увеличении амплитуды колебаний условий существования могут перейти в смены одного сообщества другим. Смены, вызванные возобновлением того или иного вида, при гибели большей части генеративных особей также способны привести к смене фитоценозов. В самом общем случае эти изменения называются сукцессионными процессами.

4.2. СУКЦЕССИИ

В природе отсутствуют фитоценозы, которые бы существовали вечно. Рано или поздно один фитоценоз либо сменяется другим, либо уничтожается под воздействием каких-либо внешних причин, включая деятельность человека. Подобная ограниченность существования фитоценозов во времени, их сменяемость

является одним из важнейших свойств растительного покрова. Это возможно в силу того, что фитоценозы являются открытыми системами, которые непрерывно испытывают воздействие меняющихся по своей интенсивности внешних факторов (космических, климатических, гидрологических, геоморфологических, антропоических и т. д.). Кроме того, фитоценозы являются системами, открытыми для внедрения новых видов растений и других организмов.

Все перечисленные выше причины и вызывают смены одних фитоценозов другими. Если нет изменений в воздействии внутренних и внешних факторов, то эти изменения необратимы и происходят в определенном направлении. Такой тип изменений называется сукцессиями.

Сукцессии — постепенные, **направленные**, как правило, **необратимые** изменения растительности, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними причинами и при которых изменяется видовой состав или количественное соотношение видов, то есть структура фитоценозов. Именно направленность и масштаб изменений — основное, что отличает сукцессии от флуктуаций.

Сукцессии включают в себя очень обширный и разнородный спектр процессов, происходящих в живой природе, и поэтому они нуждаются в какой-то классификации. Сукцессии можно классифицировать по достаточно большому числу критериев, например:

по масштабу времени:

- на **быстрые**, протекающие в масштабе десятилетий,
- **средние**, длящиеся столетиями,
- **медленные**, продолжающиеся тысячелетиями,
- **очень медленные** (десятки тысяч лет);

по обратимости:

- на **обратимые**,
- **необратимые**;

по степени постоянства процесса:

- **постоянные**,
- **прерывающиеся**;

по происхождению:

- на **первичные**, то есть те, которые начинаются на субстратах, где никогда не было растительности,
- **вторичные**, происходящие на месте уже сформировавшихся фитоценозов после их нарушения или уничтожения;

по характеру изменения структуры и видового состава:

- на **прогрессивные** (в результате сукцессии увеличивается видовое богатство, повышается продуктивность)

- **регрессивные** (в результате сукцессии уменьшается видовое богатство и снижается продуктивность)

Следует отметить, что между видовым богатством фитоценоза и его продуктивностью нет жесткой положительной зависимости и поэтому иногда при обеднении видового богатства фитоценоза его продуктивность может, наоборот, увеличиваться. В таких случаях по тенденциям изменения видового богатства и продуктивности отдельно различают прогрессивные и регрессивные сукцессии.

по антропогенности:

- на **антропогенные** (вызванные влиянием человека),

- **природные** (происходящие по естественным причинам)

по причинам:

- на **автогенные** — изменения фитоценозов вызываются внутренними по отношению к фитоценозу причинами (взаимоотношения растений, отношения растений к условиям среды, и т. д.)

- **аллогенные** — изменения фитоценозов вызываются внешними по отношению к фитоценозу причинами.

Кроме этого, по предложению В. Н. Сукачева различают по два типа автогенных и аллогенных сукцессий.

Автогенные сукцессии разделяются на сингенез и эндоэкогенез. При **сингенезе** изменения происходят под влиянием взаимоотношений между растениями. Этот быстрый процесс можно наблюдать главным образом на богатом субстрате. В данном случае под влиянием наличия или отсутствия банка семян в почве, способа доставки семян к месту сукцессии, длительности жизни за несколько лет происходит формирование фитоценоза, состоящего главным образом из однолетников-эксплерентов. В дальнейшем растения-однолетники постепенно заменяются многолетниками и им на смену приходят виды, сочетающие в себе особенности эксплерентов, патиентов и виолентов. При **эндоэкогенезе** в результате жизнедеятельности растений изменяются условия среды. Примерами подобных сукцессий могут служить процессы, происходящие при формировании почвы на скалах, зарастании озер и т. д.

Оба типа сукцессий очень тесно связаны. При сингенезе также происходит изменение условий среды, но, по сравнению с ро-

лью взаимоотношений растений, роль этих изменений незначительна, так как почва не успевает существенно и тем более необратимо измениться. При эндоэкогенезе взаимоотношения между растениями также определенным образом влияют на изменения в фитоценозе, но гораздо слабее, чем преобразование фитоценозом собственной среды обитания.

Аллогенные сукцессии разделяются на гологенез и гейтогенез. **Гологенез** — сукцессии, являющиеся следствием процессов развития ландшафтов, обусловленных как природными, так и антропогенными причинами (например, формирование речной поймы, строительство водохранилищ и т. д.). **Гейтогенез** — сукцессии, обусловленные внешними факторами, которые не связаны с общими тенденциями развития ландшафта и имеют, главным образом, антропогенную природу.

Автогенные сукцессии

Автогенные сукцессии очень разнообразны, они могут быть первичными и вторичными, прогрессивными и регрессивными, быстрыми и медленными. Как правило, они необратимы и протекают постоянно. Несмотря на спонтанность этих сукцессий, их может вызвать также и человек, нарушающий растительность. При этом на месте нарушения начинаются восстановительные автогенные сукцессии.

Все разнообразие автогенных сукцессионных процессов можно свести к четырем принципиальным моделям сукцессии, которые были предложены Дж. Коннелом и П. Слэйттером (Connell, Slatyer, 1977) и Д. Боткиным (Botkin, 1981).

Модель благоприятствования. В ходе сукцессии, протекающей по этой модели, смена видов связана с постепенным улучшением условий среды, и поэтому она протекает как прогрессивная. Такую сукцессию при зарастании скал изучал один из крупнейших американских фитоценологов, основоположник учения о сукцессиях, Ф. Клементс. Для процесса зарастания скал он выделял стадии накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников, деревьев. Растения и связанные с ними гетеротрофные организмы в ходе сукцессии этого типа постепенно преобразуют горную породу и создают почву. По мере улучшения условий среды возрастает продуктивность фитоценоза, усложняется его структура, появляется ярусность и повышается видовое богатство (рис. 29).

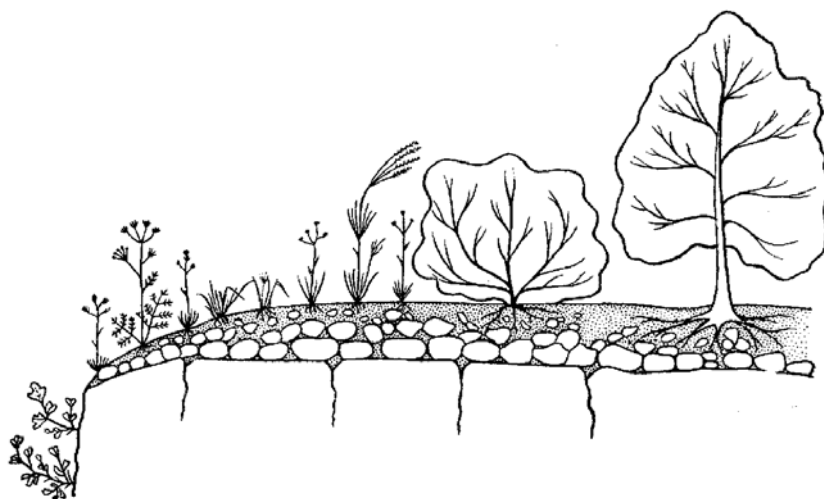


Рис. 29. Схема сукцессии на известняковых скалах в районе Праги, южная экспозиция (по Клике)

Этой же модели соответствует естественный процесс зарастания отвалов пустой породы на месте горных выработок, если порода является благоприятным субстратом для жизни растений. Если же она непригодна для растений, то человек может помочь началу сукцессии, покрывая поверхность породы слоем почвы или торфа. Ускорить сукцессию, протекающую по модели благоприятствования, можно высевом травосмеси или внесением удобрений, что практиковали американские экологи на Аляске при восстановлении растительного покрова после нефтяных разработок.

Модель толерантности. Смена видов в ходе сукцессии, протекающей по этой модели, происходит в результате ухудшений условий среды. Подобные сукцессии в природе распространены, по-видимому, не менее часто, чем сукцессии, соответствующие предыдущей модели. Как правило, подобные сукцессии наблюдаются тогда, когда растения, заселяя местообитания с исходно благоприятными условиями среды, постепенно расходуют ресурсы, что приводит к усилению конкурентных взаимоотношений между ними. В результате видовой состав меняется в направлении усиления роли видов с выраженным свойством патиентности.

Примером проявления модели толерантности может служить сукцессия, происходящая на вырубке в том случае, если она начинает использоваться в качестве сенокоса или пастбища. При этом начинают формироваться сенокосные или пастбищные травостой, типичные для данной зоны. Так, к примеру, в лесной зоне на смену крупнотравью, состоящему из иван-чая, таволги

вязолистной и др. и развивающемуся вследствие минерализации лесной подстилки и корней вырубленных деревьев, приходят злаково-разнотравные фитоценозы с участием вейников, пырея ползучего, овсяницы луговой, ежи сборной. По мере того как с урожаем из почвы выносятся элементы минерального питания, продуктивность фитоценоза постепенно снижается и крупные злаки сменяются мелкими — полевицей тонкой, трясункой средней, душистым колоском.

Если же продолжается использование этого фитоценоза и дальше, то при продолжении сенокосения в нем постепенно начинает доминировать белоус торчащий; если же такой фитоценоз используется как пастбище, то формируются сообщества, состоящие главным образом из манжеток. Белоусники и манжетковые луга — это самые бедные луговые сообщества, практически непригодные ни для какого дальнейшего использования человеком. Именно поэтому описанная сукцессия, протекающая по модели толерантности, крайне нежелательна. Применяя удобрения и правильно используя рубки, можно воспрепятствовать этому и задержать сукцессию на стадии ценных в кормовом отношении и продуктивных злаков.

Еще одним примером сукцессии, протекающей по модели толерантности, может служить процесс самовосстановления елового леса на месте рубки. Как правило, в подобных условиях вначале формируются мелколиственные леса, состоящие из ольхи, березы или ивы. Затем под их пологом поселяется более устойчивая к затенению и, соответственно, с более выраженным свойством патиентности ель, которая постепенно вытесняет мелколиственные породы (рис. 30). Под пологом ели развиваются еще большие патиенты — мхи и теневыносливые кустарнички и травы.

Модель ингибирования. Эта модель соответствует регрессивным сукцессиям, когда процесс приостанавливается в результате появления в фитоценозе видов, создающих условия, неприемлемые для внедрения в фитоценоз новых видов. Сукцессии, протекающие по подобной модели, описаны, например, в Англии на гарях, где развивается густой покров кукушкина льна. При сильном развитии мохового покрова семена деревьев не могут достигнуть поверхности почвы и прорасти, поэтому такие фитоценозы десятки лет могут сохраняться в виде зеленомошной гари.

Аналогичный процесс происходит в пустынях Средней Азии, где при отсутствии выпаса поверхность почвы покрывается плотной коркой из мхов и водорослей (ее называют карахарсанг). В результате нарушается семенное возобновление пустынных деревьев и кустарников и происходит деградация всей экосистемы.

Характерно, что и на гари, и в пустыне сукцессия по модели ингибирования обусловлена тем, что из экосистем исключаются животные. Если моховую гарь посещают олени, то они копытами

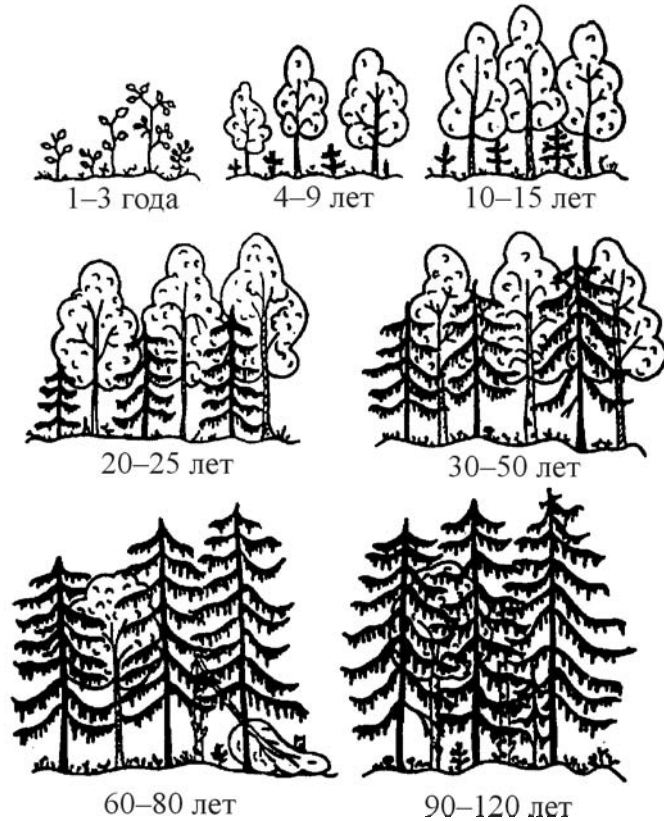


Рис. 30. Схема восстановления елового леса на вырубке (Новиков, 1979)

нарушают моховой покров и создают регенерационные ниши для возобновления деревьев. Подобным же образом пасущиеся в пустыне овцы и верблюды создают регенерационные ниши для поселения растений (Миркин и др., 2002).

Модель нейтральности. Этой модели соответствуют сукцессии, при которых изменения фитоценозов протекают как популяционный процесс, при котором происходит смена популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценозическими типами стратегий. Роль взаимодействия популяций при данном типе сукцессий незначительна, и предшественники практически не влияют на внедрение новых видов. Такие сукцессии крайне редки и чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов благоприятствования, ингибирования или толерантности.

Сукцессии, протекающие только по одной вышеизложенной модели, в природе, по-видимому, встречаются не так часто. В бо-

льшинстве же случаев разные периоды сукцессионного процесса протекают в соответствии с разными моделями. При этом сукцессия, как правило, начинается с модели благоприятствования или нейтральности и заканчивается моделью толерантности. Это связано с тем, что на самых ранних стадиях автогенных сукцессий конкуренция между растениями чаще всего ослаблена. Но в дальнейшем даже тогда, когда осуществляется сильная биотическая трансформация местообитания и улучшение условий произрастания растений, происходит обострение конкурентных взаимоотношений между видами.

Примером сукцессии со сменой модели является процесс зарастания озера и последующего развития на его месте верхового болота (рис. 31). Вначале, когда чаша озера наполняется отмирающими растениями и сапропелем, в результате чего повышается уровень дна, условия для роста растений могут улучшаться и на смену плавающим макрофитам (рдестам, телорезу, ряскам, многокореннику) приходят высокие полупогруженные растения — тростник, рогоз, камыш озерный, хвощ болотный. Постепенно озеро окончательно зарастает и превращается в так называемое

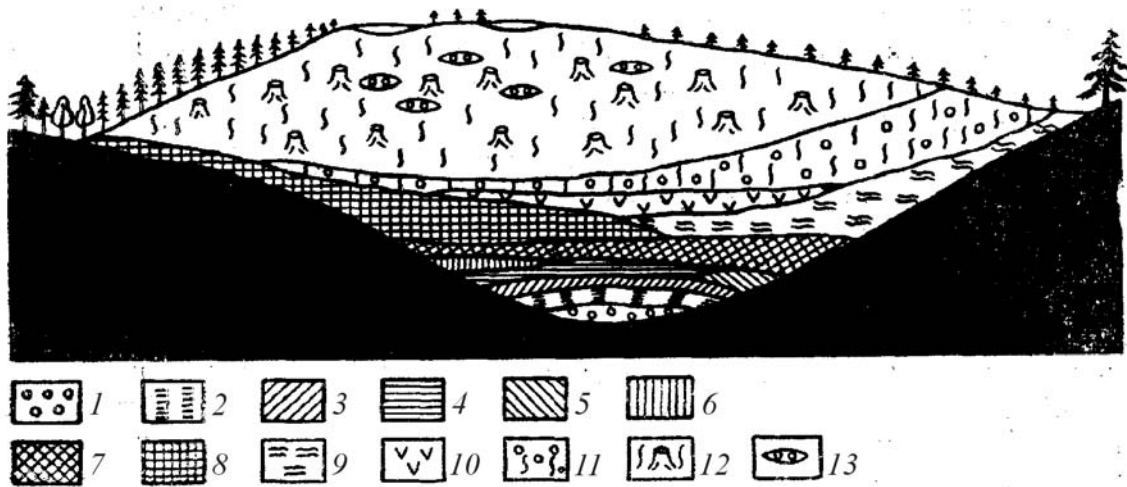


Рис. 31. Схема строения болота, образовавшегося зарастанием озера (по Сукачеву):

1 – пресноводный мергель, 2 – сапропелит, 3 – сапропелевый торф, 4 – тростниковый торф, 5 – камышовый торф, 6 – хвощевый торф, 7 – осоковый торф, 8 – осоково-ивовый торф, 9 – лесной торф, 10 – гипновый торф, 11 – шейхцериево-сфагновый торф, 12 – сфагновый торф с пнями сосны, 13 – отложения мочажин на сфагновом торфе

низинное, или эвтрофное (богатое) болото: на нем начинается процесс накопления торфа и поселяются осоки и ольха черная. В дальнейшем, в зависимости от особенностей местности, развитие заросших водоемов приводит или к возникновению лесных фитоценозов, или к образованию верхового болота, лишенного связи с грунтовыми водами, имеющего атмосферное питание и характеризующегося господством сфагновых мхов. Так при формировании верхового болота на смену растениям, требовательным к условиям питания, приходят виды, приспособленные к обитанию в условиях ограниченных ресурсов минеральных элементов: береза пушистая, вахта трехлистная, белокрыльник болотный. Это связано с тем, что год от года мощность слоя торфа увеличивается и растения, корни которых уже не достигают почвы, переходят на питание за счет торфа. Но так как минерализация торфа на болоте происходит медленно и не до конца, каждому новому поколению растений достается все меньше питательных элементов. При дальнейшем нарастании торфяного слоя условия питания еще больше ухудшаются, и все болото покрывается сфагновым мхом. Низинное болото превращается в верховое. На нем появляется толерантная форма сосны, а также клюква, багульник болотный, болотный мирт, подбел и др.

Аллогенные сукцессии

Аллогенные сукцессии обусловлены влиянием внешнего фактора, который действует на фитоценоз. При этом чаще всего по мере ухудшения условий среды происходит смена видов в направлении их более высокой патиентности и приспособленности к фактору, вызвавшему сукцессию, то есть такие сукцессии соответствуют модели толерантности. Реже аллогенные сукцессии протекают по модели благоприятствования, например, при удобрении лугов или эвтрофикации (повышении содержания в воде питательных элементов) водоемов. Но в этом случае уменьшается видовое богатство фитоценозов. В его отсутствие аллогенная сукцессия сменяется автогенной восстановительной.

При **гологенезе**, как уже говорилось, вследствие обусловленных различными причинами процессов развития ландшафтов сопряженно изменяется растительность целого ландшафта или его существенной части. Такие сукцессии могут быть природными и антропогенными.

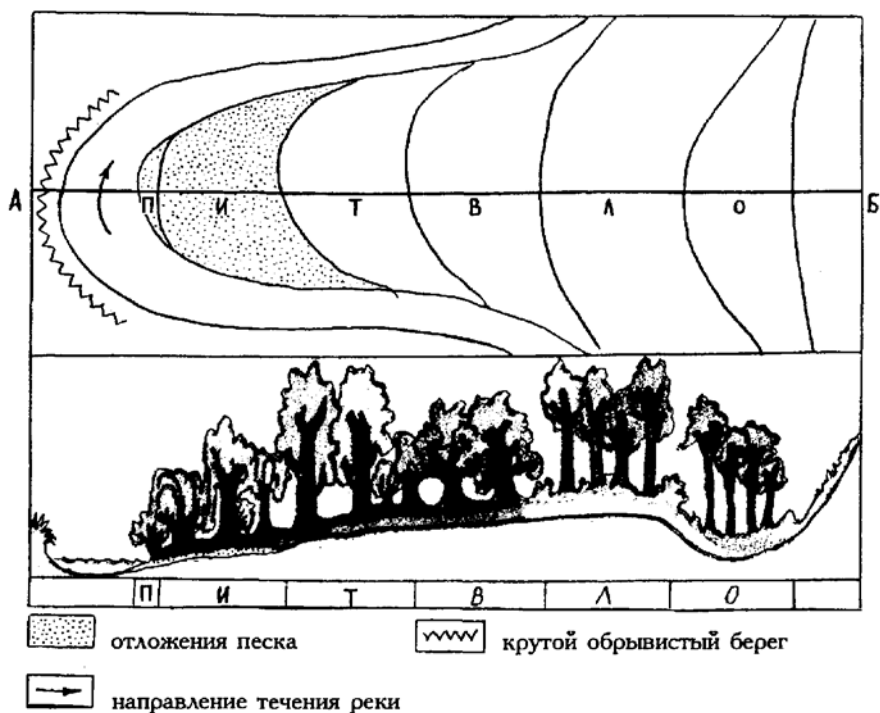


Рис. 32. Зоны речной поймы средней полосы европейской части России: П – пионерных сообществ, И – ивы, Т – тополя, В – вяза, Л – липы, О – черной ольхи; А–Б – поперечный профиль (Миркин и др., 2002)

Как пример природной гологенетической сукцессии можно рассматривать процессы изменения растительности, происходящие при развитии речной долины (рис. 32). С одной стороны, текущая в реке вода постоянно размывает и углубляет ее русло, а с другой — поверхность поймы повышается за счет отложения взвешенных частиц, переносимых водой во время паводка (так называемого наилка). Кроме того, при меандрировании с одной стороны русла реки постоянно разрушается часть высокого берега, а с противоположной — наращивается песчаный пляж. В результате вышеописанных процессов на вновь образующихся намываемых субстратах происходит смена растительности по ряду: пионерные группировки — ивняк — осинник — вязовый лес — липово-дубовый лес. Кроме того, к террасе будет примыкать притеррасная пойма — область выклинивания грунтовых вод, где формируются низинные болота из *Alnus glutinosa*.

Вырубая леса в границах водосбора, человек может ускорить эту сукцессию. Вырубки, как правило, приводят к усиленной

эрозии почвы, вследствие чего в пойму с весенними водами будет поступать большее количество смытой почвы. Это приведет к тому, что паводки станут более высокими, а процесс разрушения и формирования поймы активизируется. Облесением же водосбора человек может, напротив, снизить скорость процесса развития речной долины.

Как пример **антропогенного гологенеза** могут рассматриваться изменения растительности, происходящие в результате постройки крупных гидротехнических сооружений, например водохранилищ. Во-первых, в результате затопления водами водохранилища наземных фитоценозов на их месте формируются водные сообщества. Во-вторых, выше плотины повышается уровень грунтовых вод и происходит подтопление почвы. Это приводит к тому, что существовавшие ранее на данной территории леса и травяная растительность сменяются фитоценозами, устойчивыми к высокому уровню грунтовых вод. Так, к примеру, вместо липово-дубовых, еловых или сосновых лесов формируются ольшаники, а вместо сухих лугов — осоковые болота. Ниже же плотины, наоборот, происходит понижение уровня грунтовых вод и, как следствие этого, иссушение поймы, а в южных районах — еще и засоление почв. В-третьих, водохранилище изменяет климат, который становится более мягким и более ровным.

Оба рассмотренных примера показывают основную особенность гологенеза: под влиянием внешних факторов согласованно и закономерно изменяется совокупность фитоценозов на обширных территориях.

Гейтогенетические сукцессии — это изменения фитоценозов под влиянием действия внешних факторов, которые не связаны с общими тенденциями развития ландшафта. Как правило, основным фактором, вызывающим гейтогенетические сукцессии, является человек. В результате его деятельности происходят главным образом регрессивные сукцессии, называемые **дигрессиями**. Считается, что если в фитоценозе сохранилась хотя бы половина видов, то после прекращения действия фактора, вызвавшего дигрессивные изменения, возможно самовосстановление фитоценоза в результате процесса обратной трансформации, то есть вторичной автогенной сукцессии, которая называется **восстановительной** или **демутацией**.

Рассмотрим некоторые примеры подобных сукцессий.

Сукцессии под влиянием выпаса (пастбищные дигрессии). Это самый распространенный вариант сукцессии. Перевыпас и,

как следствие, происходящее при этом обеднение фитоценозов связаны с избыточным поголовьем скота. На сегодняшний день подобные сукцессии являются одним из самых тяжелых последствий хозяйственной деятельности человека.

Выпас действует на травяные фитоценозы двояко. С одной стороны, разные виды растений избирательно поедаются скотом, что в итоге приводит к изменению видового состава пастбищ. С другой стороны, чрезмерный выпас скота приводит к уплотнению почвы и изменению ее водного, воздушного и солевого режимов. В результате высокотравные и малоустойчивые к выпасу растения сменяются пастбищным низкотравьем: подорожником средним, клевером ползучим, одуванчиками, лапчаткой гусиной и др. При этом уменьшается видовое богатство фитоценоза, упрощается структура, снижается общее проективное покрытие.

Рассмотрим стадии пастбищной дигрессии.

1. Стадия недостаточного выпаса. Для этой стадии, когда пастбищная нагрузка на фитоценоз очень слаба или вообще отсутствует, характерно скопление большого количества отмерших надземных органов растений, что препятствует нормальному росту типичных луговых трав. Семенное размножение дерновинных злаков подавлено, места, освобождающиеся после отмирания старых дерновин, занимают главным образом корневищные злаки. Поскольку испарение с поверхности почвы из-за накопления опада уменьшается, происходит мезофитизация травостоя.

2. Стадия умеренного выпаса. Все дерновинные злаки хорошо развиты, много их молодых дерновин, что говорит об их успешном семенном размножении. Одно- и двулетние виды подавлены. В этой стадии луг дает максимальную продукцию.

3. Стадия чрезмерного выпаса. Начинают исчезать или очень сильно подавляться ценные в кормовом отношении виды растений. Вместо их в зависимости от условий окружающей среды начинают преобладать практически не поедаемые скотом виды: осоки и щучка на сырых лугах, крупные щавели на богатых почвах либо полыни на сухих почвах.

4. Стадия полного сбоя, или выгона. Из-за сильного механического разрушения дерновины копытами скота начинают преобладать однолетники со стелющимися побегами — спорыши, мятлик однолетний, дивалы и др.

В результате пастбищной дигрессии продуктивность травостоев может снижаться в десятки раз. Воспрепятствовать столь

нежелательным последствиям можно лишь внедрением пастбищеоборота, при котором нагрузка скота на пастбище нормируется и разным участкам периодически предоставляется отдых.

Рекреационные сукцессии — это сукцессии, протекающие в растительности под влиянием специфической деятельности человека в процессе отдыха: вытаптывание, выжигание, засорение фитоценозов и т. д. Основным фактором, влияющим на фитоценоз в данном случае, является вытаптывание. Поэтому рекреационная сукцессия будет отличаться от пастбищной главным образом тем, что в данном случае отбор будет идти на устойчивые к вытаптыванию виды без учета их кормовых качеств.

Я. П. Дидух и П. Г. Плюта (1994 г.) предлагают выделять следующие уровни рекреационной нагрузки:

- 1) рекреация отсутствует;
- 2) хотя и имеется определенная рекреационная нагрузка, но тем не менее сообщество еще сохраняет целостность своей структуры;
- 3) происходит смена доминирующих видов;
- 4) интенсивная рекреационная нагрузка ведет к локальному исчезновению растительного покрова, что дает возможность появиться в значительном количестве однолетникам, чаще всего эфемерам;
- 5) сбой, отсутствие травяного покрова из-за сильного вытаптывания.

В качестве примера можно рассмотреть антропогенную дигрессию в лесных сообществах. В лесах на ранних стадиях рекреационной сукцессии видовое богатство фитоценозов вначале повышается, так как лесные травы замещаются более устойчивыми к вытаптыванию луговыми растениями. Однако при усилении вытаптывания видовое разнообразие падает, начинают преобладать растения розеточных форм, устойчивые к вытаптыванию. В дальнейшем сукцессия захватывает подлесок и даже древесный ярус, так как уплотнение почвы препятствует возобновлению деревьев, ухудшает их состояние и даже может привести к усыханию древостоя.

Сукцессии под влиянием радиации. Эти сукцессии изучали Г. Вудвелл и Р. Уиттекер на экспериментальном полигоне на острове Лонг-Айленд (США). Результаты их исследований показали, что с повышением радиационной нагрузки, задаваемой гамма-излучением, изменения растительности происходят в обратной последовательности к сукцессии по модели благоприятство-

вания при зарастании скал. Вначале исчезают деревья, потом кустарники, затем травы, мхи и лишайники.

После катастрофы на Чернобыльской АЭС в окрестностях взорвавшегося реактора также произошло усыхание деревьев (эту зону назвали «бурым лесом»), но кустарники и травы сохранились.

Внешние воздействия, вызывающие аллогенные сукцессии, могут воздействовать на фитоценозы как прямо, так и косвенно. В последнем случае в роли посредников между абиотическими факторами и растениями могут выступать как автотрофные, так и гетеротрофные компоненты экосистемы. В качестве примера подобного опосредованного влияния можно рассмотреть влияние так называемых «кислых» дождей, когда с дождем в почву вносится довольно значительное количество связанного азота, на вересковые пустоши Шотландии. В результате проведенных исследований оказалось, что исчезновение из растительных сообществ вереска при воздействии «кислых» дождей вызывается, по меньшей мере, двумя факторами. Во-первых, оно связано с увеличением конкурентной способности нитрофилов (как правило, рудеральных заносных видов), во-вторых, с тем, что вереск, активно поглощая азот, начинает сильно повреждаться фитофагами.

Говоря о сукцессиях, нельзя не упомянуть о таком понятии, как «климакс» в растительности. **Концепция климакса** (устойчивого состояния, к которому «стремится» сообщество в ходе автогенной сукцессии) разрабатывалась американскими экологами еще в конце XIX — начале XX в. столетия. Наиболее полно она была развита Ф. Клементсом, представления которого получили название **моноклимакса** в растительности.

Суть взглядов Ф. Клементса сводилась к следующему. В пределах одной климатической зоны все фитоценозы в ходе сукцессии должны конвергировать к одному климаксовому сообществу. Например, в умеренном климате при достижении определенной мощности торфяной залежи болота должны зарости лесом, на скалах после образования почвы также должен вырасти лес и т. д. При этом в каждой климатической зоне в результате сукцессии все фитоценозы должны сойтись в один тип. Для тайги это будет еловый лес, для степной зоны — ковыльная степь, для тундр — сообщества мелких ив, осок и лишайников. Причем конечный результат данного процесса не будет зависеть от типа субстрата, на котором будут формироваться фитоценозы: на скалах, песках, глинах, торфянистых почвах в конечном итоге

сформируются растительные сообщества одного состава, с одинаковой структурой и функциональными связями.

Ф. Клементс считал, что климаксовый фитоценоз формируется очень долго — тысячи и десятки тысяч лет, причем допускалась возможность различных отклонений от основного климакса, который назывался климатическим. Так, сообщества, возникающие в результате постоянного действия человека, препятствующего формированию климакса (например, выпас), назывались **дисклимаксовыми**. Если же формированию климакса мешали местные экологические факторы (например, паводки в пойме реки), то образованные в этом случае фитоценозы назывались **субклимаксовыми** и т. д. К концу жизни (Клементс опубликовал свои работы в течение почти пятидесяти лет) он выделил около тридцати различных вариантов климакса. Климаксовые устойчивые фитоценозы Ф. Клементс противопоставлял **серийным**, т. е. сукцессионным. Смена серийных фитоценозов приводит к климаксу.

Представления Ф. Клементса о моноклимаксе стали предметом вполне справедливой критики. В результате была сформулирована концепция **поликлимакса**: в одной климатической зоне фитоценозы различных местообитаний изменяются в ходе сукцессии, но в один тип не конвергируют, а на песках, скалах, болотистых местообитаниях и т. д. формируются свои климаксовые сообщества.

В 50-х г., когда растительный покров начал рассматриваться как непрерывное явление, Р. Уиттекером был предложен третий вариант концепции климакса — **концепция климакс-континуума**. Главной чертой, принципиально отличающей ее от других концепций, явилась констатация того, что между климаксовыми фитоценозами существуют переходы, и поэтому количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности. При этом в каждой точке под влиянием уникального сочетания факторов формируется свой индивидуальный климакс.

Р. Уиттекеру также принадлежит оригинальная классификация климаксов, в качестве основного критерия которой рассматривается длительность жизни доминантов серийных и климаксовых сообществ.

• **Аклимакс**. В данном случае время генерации доминантов меньше цикла изменений условий среды и флуктуации сообществ постоянны. Климаксовые и серийные сообщества в таком случае неразличимы. Примером аклимакса могут служить сообщества планктона.

• **Циклоклимакс.** Такой тип устойчивого состояния сообщества, в котором время генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Как климаксовые сообщества, так и серийные в данном случае могут быть охарактеризованы главными доминантами-однолетниками. В качестве примера циклоклимаксовых сообществ могут рассматриваться некоторые сообщества пустынь, формируемые однолетними растениями.

• **Катаклимакс.** В данном случае генерация доминантов происходит в период между повторяющимися нарушениями среды, уничтожающими растительность. Это могут быть, к примеру, пожары, сели. Климаксовые и серийные сообщества в данном случае будут в большей или меньшей степени различаться.

• **Суперклимакс,** наблюдающийся, например, в тундре. В данных условиях формируются крайне низкая биомасса сообщества и более или менее стабильные популяции растений. При этом генерация доминантов длительна, а изменения среды незначительны. Все это приводит к тому, что серийные и климаксовые сообщества формируются из одних и тех же видов и различаются лишь своей структурой.

• **Эуклимакс.** По-видимому, наиболее широко распространенное устойчивое состояние фитоценоза, возникающее в условиях длительной генерации доминантов и более или менее непрерывно изменяющегося состава доминантов в ходе сукцессии. Данные фитоценозы характеризуются, как правило, высокой биомассой. Серийные сообщества при этом хорошо отличаются от климаксовых. Примером подобного процесса может служить классическая «кLEMENTсовская» сукцессия, которая приводит к развитию лесной растительности.

В современной фитоценологии концепция климакса играет важную роль, но климакс не абсолютизируется, а понимается как тенденция формирования фитоценозов зонального типа.

В заключение следует еще раз обратить внимание на то, что флуктуации, автогенные и аллогенные сукцессии не происходят независимо друг от друга, а представляют единый процесс изменения растительных сообществ. Это связано, в первую очередь, с тем, что лежащие в их основе процессы неотделимы друг от друга. Флуктуации, автогенные и аллогенные сукцессии есть составляющие непрерывного процесса изменения растительности. Различаются же они главным образом по степени обратимости изменений (флуктуации) и по преобладающим причинам, зак-

люченным либо в самих сообществах (автогенные сукцессии), либо вне их (аллогенные сукцессии). Но всегда следует помнить, что, во-первых, при флуктуации не может быть полной обратимости, так как не прекращается автогенная сукцессия, в то же время в ходе аллогенных сукцессий всегда наблюдаются эндогенетические процессы.

5. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНТАКСОНОМИЯ)

Любая отрасль знаний не может обойтись без упорядочения изучаемых объектов, их сортировки по тем или иным признакам, т. е. их **классификации**. Классификация является необходимым этапом любого исследования, так как без классификации, хотя бы предварительной, с одной стороны, трудно ориентироваться в материале и правильно планировать работу, а с другой — классификация очень важна при завершении исследования, когда подводятся итоги сделанного.

Актуальность и необходимость классификации растительности связана с тем, что без данной процедуры невозможно обойтись во многих случаях: при описании растительного покрова, производимого с теми или иными целями и для любого региона; при выработке типологии хозяйственных угодий (лесных, сенокосных, пастбищных, рекреационных и др.); при сельскохозяйственной оценке земель и т. д. Большое значение имеет также правильное решение вопросов классификации при разработке приемов рациональной эксплуатации, улучшения и преобразования растительных сообществ. Полученные экспериментальным путем, эти приемы затем рекомендуются для определенных типов сообществ, и необходимо обеспечить правильность и единообразие типологии, чтобы апробированные рекомендации применялись для тех типов, для которых они вырабатывались и предназначались. Да и любые данные, полученные при изучении растительности, должны быть всегда отнесены к тому или иному типу растительных сообществ, изучается ли продуктивность растительных сообществ, их структура или взаимоотношения между его компонентами, связи со средой, сезонная или погодичная изменчивость и т. д., так как лишь при таком условии эти данные могут быть правильно интерпретированы и использованы в дальнейшей работе. Отсюда ясно, насколько важно, чтобы прин-

ципы и методы классификации были достаточно четко разработаны.

В фитоценологии, изучающей растительный покров с точки зрения слагающих его растительных сообществ, классификация (**синтаксономия**) в очень сильной степени отличается от классификации отдельных организмов (**таксономии**). Если организмы по природе своей дискретны, то есть отграничены в пространстве и во времени (смертны), то к фитоценозам вообще неприменимы такие понятия, как «особь», «индивид» и др. Дело в том, что растительное сообщество отличается низкой степенью целостности и регуляция в нем является статистическим результатом случайного поведения отдельных компонентов сообщества. Кроме того, как мы уже не один раз говорили, растительность сочетает в себе два противоположных свойства — дискретность и непрерывность. И именно непрерывность растительности создает основные проблемы при классификации: при любой классификации непрерывность приходится сводить до дискретности, то есть разбивать растительный покров на условно однородные участки, которые зачастую (но далеко не всегда!) переходят один в другой. Но это не значит, что если растительность непрерывна и растительные сообщества более или менее постепенно переходят одно в другое, то их нельзя классифицировать. Если проводить аналогии с какими-либо бытовыми вещами, то растительный покров можно сравнить со звуковым рядом или со световым спектром. К примеру, еще никто не утверждал, что нельзя пользоваться названиями оттенков цвета только потому, что они являются субъективно различаемыми частями непрерывного светового спектра.

Типы сообществ, которые выделяются в процессе классификации (**синтаксоны**), — это абстрактные классы, в каждом из которых сгруппировано определенное количество сообществ на основе присущих им свойств. Сообщества можно классифицировать по целому ряду признаков: жизненной форме доминанта, видам-доминантам, ярусной структуре, видовому составу и т. д. Различные характеристики сообщества, которые используются для классификации, не изменяются параллельно друг другу. Использование разных признаков одних и тех же сообществ приводит к разным классификациям, к выделению различных типов сообществ. В любой классификации границы между типами сообществ более или менее произвольны, поскольку они определяются признаками, взятыми исследователем в качестве критерия

систематизации, и выбором способа проведения границ между типами. Не существует какого-либо единственно правильного способа разграничения сообществ. Поэтому были разработаны несколько отличных друг от друга систем классификации.

Если остановиться на методических подходах к классификации растительности, то, в первую очередь, следует различать два основных способа классификации: индуктивный и дедуктивный.

При **дедуктивном способе** классификация осуществляется «сверху», то есть путем деления имеющегося множества объектов на все более мелкие классы. При этом исследователю с самого начала должно быть известно все разнообразие объектов и их признаки, из которых он может выбрать те или иные для осуществления классификации. Примерами классификаций, произведенных дедуктивным способом, являются многочисленные физиогномические классификации растительности. В очень большой степени дедуктивным является геоботаническое районирование планеты и отдельных ее регионов.

При **индуктивном подходе** классификационная схема начинает строиться с низших таксономических единиц. В этом случае исследователь заранее не знает тех признаков, которые он положит в основу выделения тех или иных таксонов. Эти сведения он постепенно накапливает при последовательном изучении единичных объектов и в результате сообщества объединяются во все более крупные классы по степени сходства. В качестве примеров индуктивных способов классификации в геоботанике можно привести классификации Браун-Бланке, количественные методы классификации и др.

Перед тем как перейти к системам классификаций растительности, в том числе основанным на индуктивном подходе, следует остановиться на основных единицах синтаксономии. Дело в том, что если при дедуктивном подходе к классификации мы работаем сразу со всем массивом имеющейся информации, постепенно разделяя его на части, то при индуктивном подходе мы, наоборот, должны иметь наименьшие единицы, чтобы их компоновать по степени сходства во все более крупные классы. Именно поэтому при подобных вариантах классификации должны быть основные унифицированные единицы классификации, с которыми мы будем работать.

Такая основная единица в фитоценологии — **растительная ассоциация**, обычно называемая просто ассоциацией. Ассоциа-

ция — это типологическая единица, тип фитоценоза. Если каждый фитоценоз конкретен, то ассоциация в одно и то же время, как указывает П. Д. Ярошенко (1962), «в некоторой мере абстрактна как тип фитоценозов и в то же время конкретна как их совокупность». Каждый фитоценоз, относящийся к той или иной ассоциации, наряду с общими, свойственными всем сходным фитоценозам признакам, может обладать и некоторыми случайными, индивидуальными, которые при характеристике ассоциации отбрасываются.

На Брюссельском ботаническом конгрессе в 1910 г. было предложено считать ассоциацию основной единицей растительного покрова. Принятое конгрессом определение этого термина таково: «Ассоциация есть растительное сообщество определенного флористического состава с особыми условиями местообитания, особой физиономией». Но данное определение в достаточной степени нечетко, поскольку ничего не говорится о том, какая должна быть степень однородности флористического состава, что такое особые условия местообитания и особая физиономия (облик сообщества). В конечном итоге эта нечеткость определения привела к тому, что ученые различных геоботанических школ при использовании различных систем классификации растительности по-разному понимали объем ассоциаций и выделяли их на основании разных критериев.

Так, среди советских геоботаников, придерживающихся доминантного подхода к классификации растительности, наиболее четко формулирует основные особенности ассоциации В. Н. Сукачев, который в 1938 г. писал: «...растительная ассоциация, или тип фитоценоза, объединяет фитоценозы, характеризующиеся однородным составом, строением и в основном одинаковым сложением составляющих их синузий и имеющие одинаковый характер взаимоотношений как между растениями, так и между ними и средой». То есть ассоциация при такой трактовке должна включать фитоценозы, сходные по своей структуре, флористическому составу, доминантам в каждом ярусе, сезонной и разногодичной динамике и по условиям существования.

5.1. ФИЗИОГНОМИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Главный тип сообщества планеты, выделяемый по физиогномическим признакам, — это **биом** — совокупность сообществ и среды их обитания в пределах одной природной зоны. Биомы

выделяются главным образом на основании господства одной жизненной формы растений. По данному признаку существует несколько основных физиогномических типов сообществ:

- 1) леса (доминант — деревья);
- 2) злаковники (доминанты — травы, как правило, злаки и осоки);
- 3) редколесья (невысокие деревья, обычно образующие несомкнутый покров с хорошо развитым нижним ярусом);
- 4) кустарники (преобладают кустарники при общем проективном покрытии растений, как правило, не выше 50 %);
- 5) пустыни (покрытие растений очень низкое, обычно не выше 10 %).

Эти типы имеют различные переходы друг к другу и к некоторым другим типами. Каждый из перечисленных выше типов распространен в таком широком диапазоне условий среды, что в его пределах можно выделить более чем один тип биомов на основе крупных различий климата. Так, альпийские луга, степи и саванны — это различные биомы, хотя в каждом из них доминируют злаки или злаковидные растения; дождевые тропические леса, склерофильные леса, широколиственные леса умеренной зоны и тайга — это также различные биомы. С другой стороны, в некоторых сообществах, например в тундрах, доминирует не одна, а несколько жизненных форм; значимость этих форм в зависимости от условий среды меняется, и таким образом на данной территории возникает мозаика физиогномически разных сообществ. Поэтому такой биом, как тундра, выделяется главным образом по условиям среды.

Стоит отметить, что в отечественной географии биому соответствует природная зона — тундровая, хвойных лесов, широколиственных лесов, лесостепная, степная, полупустынная и т. д. На сегодняшний день существует несколько систем биомов (Х. Вальтера, Ю. Одума, Р. Уиттекера), из которых самая простая — система Ю. Одума (1986). Им выделяются следующие биомы (рис. 33).

• **Тундры** — безлесные пространства, расположенные севернее лесных биомов.

• **Тайга** — лесные территории с доминированием хвойных пород деревьев (ели, сосны, пихты, лиственницы).

• **Широколиственные листопадные леса** — южная часть лесной зоны с более теплым климатом. Основные доминанты лесов — дубы, липы, ильмы, березы, тополя (в т.ч. осина) и др.

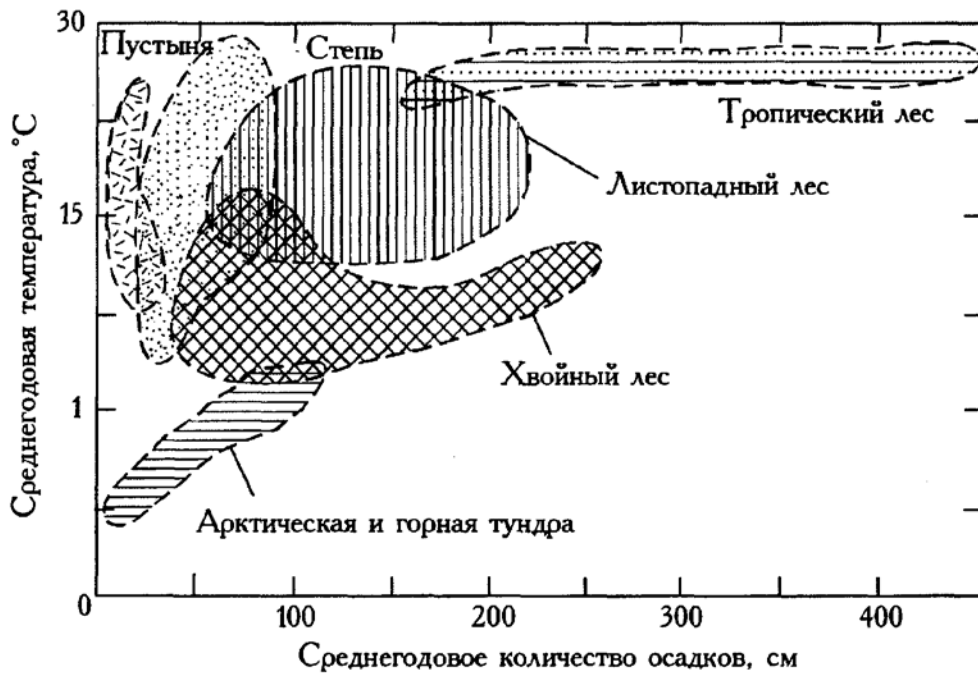


Рис. 33. Расположение шести основных биомов планеты в зависимости от среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков (по Одуму, 1986)

- **Степи** — безлесные пространства с черноземными почвами, растительный покров которых образован главным образом злаковыми сообществами с преобладанием ковылей, типчака и других засухоустойчивых растений. Между широколиственными лесами и степями расположен экотон — лесостепь, где чередуются участки леса и степи, в основном благодаря влиянию хозяйственной деятельности человека.

- **Саванны** — территории, где доминируют травяные сообщества с разреженным покровом деревьев в теплых и достаточно увлажненных условиях.

- **Чапараль, маквис и жестколистные леса** — биом засушливого климата с обильными зимними дождями, который распространён в Средиземноморье, Северной Америке и Австралии.

- **Пустыни** — пространства, где количество осадков меньше 250 мм в год. Растительность представлена главным образом эфемерами, кустарниками, кустарничками, реже деревьями (саксаул).

- **Полувечнозеленые сезонные тропические леса** — тропические регионы с периодами засухи летом или зимой.

• **Тропические дождевые леса** — тропические районы, где количество осадков превышает 2000 мм/год при постоянной температуре и отсутствии длительных засушливых периодов.

• **Тропический скрэб, или колючее редколесье**, — районы, где условия влажности промежуточны между пустыней и саванной, с одной стороны, и сезонным или дождевым лесом — с другой. Ключевой климатический фактор здесь — неблагоприятное распределение вполне достаточных в целом осадков.

Кроме этого, Ю. Одумом была предложена классификация биомов пресноводных и морских экосистем, которые мы не рассматриваем.

ДОМИНАНТНАЯ И ДОМИНАНТНО-ДЕТЕРМИНАНТНАЯ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Эти системы классификации растительности основаны на эколого-физиогномическом принципе, причем более всего применяется схема, основывающаяся при выделении единиц всех рангов на жизненной форме доминантных видов господствующей синузии.

Доминантная классификация растительности возникла при систематизации сообществ лесов умеренного климата с выраженными доминантами. Основными единицами этой классификации являются **формация** — совокупность сообществ с одним доминантом (реже с группой доминирующих видов одной жизненной формы), и **ассоциация**, которая выделяется по 2—3 доминантам.

Самая крупная синтаксономическая единица в данном случае — **тип растительности**, который выделяется по эколого-морфологическому принципу. Так, для Беларуси основными типами растительности будут лесная, луговая, болотная, водная, сегетальная и др. Тип растительности делится на **классы формаций**, которые выделяются по близости жизненных форм эдификаторов. В Беларуси в лесном типе растительности будут выделяться хвойные и лиственные леса. Классы формаций далее разделяются на **группы формаций**. Если мы возьмем хвойные леса, то они будут разделяться на светлохвойные (сосняки, листвяги) и темнохвойные (ельники, пихтачи) леса. Как мы видим, до этого выделение синтаксонов проводилось на основе экологической и физиогномической близости эдификаторов, то есть по их принад-

лежности к определенной жизненной форме или к близким жизненным формам. Далее же основными признаками для выделения синтаксонов различного ранга будут являться особенности структуры фитоценозов, точнее, сходство или различие их отдельных ярусов.

Формация — основная синтаксономическая единица «среднего» ранга. К одной формации относят все сообщества, характеризующиеся общим эдификатором (или общими эдификаторами). Так, различают формации сосны обыкновенной, ели европейской, ели сибирской, дуба черешчатого и др. Формации далее разделяются на **группы ассоциаций** или, для леса, на **типы леса**. Они выделяются по общности эдификаторов древесного и основного напочвенного ярусов. Примерами типов леса могут быть сосняк лишайниковый, сосняк мшистый, ельник кисличный и др. И наконец, наименьшей единицей классификации является **ассоциация**, к которой относятся фитоценозы с однородным видовым составом, выражающимся в общности основных доминантов и субдоминантов, одинаковой структурой, приуроченные к сходным условиям местообитания. Примерами ассоциаций будут являться сосняк вересково-лишайниковый, ракитниково-лишайниковый, можжевельниково-мшистый, березово-орляковый и др.

Доминантный подход в целом вполне оправдан применительно к таежным и подтаежным лесам, а его разрешающая способность достаточна для того, чтобы создавать системы, полезные и для теории и для практики. Доминантов в таежном лесу мало, они устойчивы во времени, а в напочвенном покрове очень хорошо выделяются эколого-физиогномические группы мхов, лишайников и трав, которые индицируют условия среды. Таким образом, понятия ельник-кисличник, сосняк-беломошник (с лишайниками) и т. д. являются вполне пригодными и для практической работы лесоустроителей, и для теоретических географических обобщений.

К числу достоинств данной классификации следует отнести простоту выделения таксономических единиц, поскольку на всех рангах этой системы выделение таксонов производится по признакам доминирования той или иной жизненной формы или того или иного вида (видов) в господствующей синузии. Это облегчало и упрощало работу по инвентаризации растительности на больших площадях, а также использование при составлении обзоров самого разнохарактерного, даже с неполными флористическими списками исходного материала. Стоит отметить, что

именно благодаря этой системе классификации удалось за короткий срок обобщить результаты работ по инвентаризации растительности и построить обозримую схему для огромных территорий бывшего Советского Союза.

Однако «эффект запечатления» привел к тому, что принципы доминантной классификации, приемлемые для леса, начали смещаться на луговую, болотную, степную и даже сегетальную растительность пашен, где они оказались абсолютно неприемлемы. Дело в том, что, как уже говорилось, доминанты в этих сообществах способны меняться не только в разные годы, но и в разные сезоны одного года. Поэтому по такой классификации одно и то же сообщество в разные сезоны года надо было относить к разным ассоциациям и даже формациям. Кроме того, качество такой классификации (причем любого типа растительности) ухудшалось различиями экологических и географических ареалов видов-доминантов. Так, формация эвритопа-космополита сосны обыкновенной, которая имеет очень широкий ареал (сосна может произрастать и на сфагновых болотах, и на известняковых скалах), была по объему несопоставима с формацией стенотопа ольхи черной, связанной с низинными эутрофными болотами; формация стенотопа-олиготрофа душистого колоска — с формацией эвритопа пырея ползучего и т. д.

Эти трудности, которые возникают при построении системы таксономических единиц растительности на основании ярусных доминант, объективно преодолеваются при использовании другого метода — **эколого-флористической классификации (метода Браун-Бланке)**, который будет рассматриваться ниже. Но дело в том, что в бывшем Советском Союзе данный метод в силу ряда, прежде всего, субъективных причин не был воспринят, и для того чтобы преодолеть сопротивление стереотипов, Б. М. Миркиным в конце 60-х гг. (1968 г.) был предложен паллиативный доминантно-детерминантный метод. Он учитывал, с одной стороны, характер доминантности различных видов, а с другой — довольно широко использовал такое понятие, как **виды-детерминанты** (виды — индикаторы условий, как правило, с малым обилием вида).

Согласно Б. М. Миркину, дефинирующая роль разных критериев должна быть неодинаковой в различных типах растительности. По данной классификации для группы типов растительности с устойчивыми (не подверженными погодичным флуктуациям) доминантами (леса, кустарники) использование доминан-

тов наиболее целесообразно и оправдано. Для группы же типов с относительно устойчивыми доминантами (болота, луга, степи) оно должно проводиться с известной осторожностью. Для группы типов с неустойчивыми доминантами (сорно-полевая растительность) использование доминантов полностью исключается. Используя как доминантный, так и детерминантный критерий, Б. М. Миркин предложил следующую иерархию таксономических единиц эколого-морфологической классификации растительности:

- **тип растительности** — выделяется по доминирующей жизненной форме;

- **подтип растительности** — по объему соответствует классу формаций (выделяется по близости жизненных форм эдификаторов);

- **секция подтипа** — экологическая группа сообществ, выделяющаяся по критерию детерминантов;

- **группа ассоциаций** — «по объему соответствует формации стенокотопного доминанта»;

- **ассоциация** — «объединяет сообщества с одним доминантом или группой доминирования в преобладающем по массе ярусе и группой детерминантных видов, отражающих общность условий среды и сходный цикл сезонной и многогодичной изменчивости»;

- **доминантная модификация** — низшая синтаксономическая единица, «отражающая колебания обилия видов, не имеющих индикаторного значения».

Следует еще раз отметить, что данный подход отражает определенную инерцию перехода от доминантного подхода к классификации растительности к флористическому и, по словам самого Б. М. Миркина, по эффективности уступает флористическому.

5.3. ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ (СИСТЕМА БРАУН-БЛАНКЕ)

Эколого-флористическая классификация основана на дедуктивно-индуктивном подходе, при котором главную роль играет процесс установления синтаксонов «снизу». Это происходит путем группирования сообществ по сходству флористического состава, который в значительной степени отражает экологические условия и стадию сукцессии. При этом упор делается на том, что

различные виды по-разному связаны с различными условиями произрастания, то есть с различными фитоценозами, формирующимися в данных условиях. Свойство видов быть более или менее прочно связанными с определенным типом фитоценозов Браун-

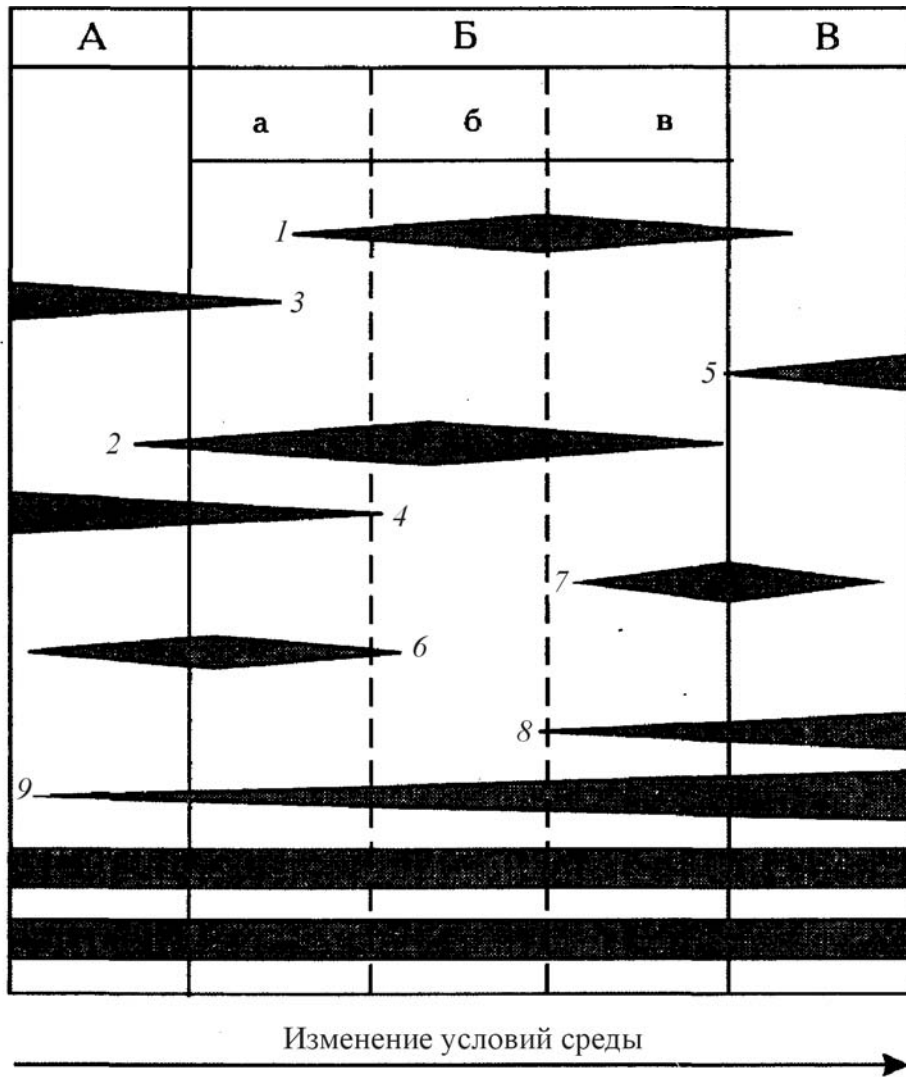


Рис. 34. Схема, показывающая основные варианты диагностических видов в системе Браун-Бланке:

А, Б, В – ассоциации; а, б, в – субассоциации; 1, 2 – характерные виды ассоциации Б; 3, 4 – характерные виды ассоциации А; 5 – характерный вид ассоциации В; 4, 6 – дифференциальные виды субассоциации а; 7, 8 – дифференциальные виды субассоциации в; субассоциация б выделяется по критерию отсутствия дифференциальных видов субассоциаций а и в; 9, 10, 11 – константные виды, которые могут быть характерными для классификационных единиц более высокого ранга (Миркин и др., 2002)

ун-Бланке называет верностью. Им различается пять уровней верности:

Верные виды (степень верности 5) — виды, исключительно или почти исключительно связанные с определенным типом сообществ.

Прочные виды (степень верности 4) — виды, встречающиеся и в других сообществах, но более редко и в меньшем числе или с пониженной жизненностью.

Благосклонные виды (степень верности 3) — виды, которые встречаются более или менее обильно во многих фитоценозах, но оптимальное их развитие связано с одним определенным типом сообщества.

Неопределенные виды (степень верности 2) — виды без явно выраженной связи с каким-либо определенным типом сообществ.

Чуждые виды (степень верности 1) — редкие и большей частью случайные включения из других растительных сообществ или же реликты ранее бывших растительных сообществ.

Система Браун-Бланке предполагает, что каждое растительное сообщество экологически специфично и данная специфичность проявляется во флористическом наборе, уникальном для каждого конкретного типа местообитания (рис. 34). Виды, характерные для конкретного синтаксона, называются **диагностическими**. Они в зависимости от уровня верности разделяются на три группы:

Характерные виды встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других, благодаря своей экологической специализации. Характерные виды могут быть выявлены только при наличии большого количества описаний, охватывающих основные типы фитоценозов в пределах достаточно большого района. К характерным видам при этом относятся верные, прочные и благосклонные виды. Как правило, это стенотопные виды.

Дифференцирующие виды диагностируют синтаксон границей своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов.

Константные виды встречаются с высоким постоянством и часто с высоким обилием, но проходят через этот синтаксон «транзитом». Виды, константные для низших единиц классификации, могут быть дифференцирующими или характерными для более высоких единиц классификации.

Основной таксономической категорией, или основной единицей растительности, в системе Браун-Бланке является ассоциация (табл. 3). Ассоциация школы Браун-Бланке — единица крупная, широкого объема, подразделяемая в свою очередь на более мелкие единицы, в то время как при доминантной классификации это единица узкого объема, зачастую являющаяся низшей единицей системы классификации. Она выделяется на основании анализа всего флористического состава и отличается собственными ей характерными видами, которые могут быть верными, прочными или же только благосклонными.

Вышестоящие таксоны, относящиеся к союзам, порядкам, классам, имеют свои характерные виды. Чем выше ранг, тем большим числом характерных видов обладает данный таксон. Класс — это единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса стоит на втором месте. Порядок — крупный вариант класса, устанавливаемый на основе флористических критериев. Союз чаще всего — географический или экологический вариант порядка.

Таблица 3

Обзор фитоценологических единиц системы Браун-Бланке

Ранг	Окончание	Примеры	
		лесные сообщества	луговые сообщества
Класс	-etea	Quercetea ilicis	Molinio-Arrhenatheretea
Порядок	-etalia	Quercetalia ilicis	Arrhenatheretalia
Союз	-ion	Quercion ilicis	Arrhenatherion
Ассоциация	-etum	Quercetum ilicis	Arrhenatheretum
Субассоциация	-etosum	Quercetum ilicis pubescentetosum	Arrhenatheretum brizetosum
Вариант	—	Quercetum ilicis pubescentetosum, Quercus coccifera-вариант	Salvia-вариант Arrhenatheretum brizetosum

Фация	-osum	—	Arrhenatheretum brizetosum bromo- sum erecti
-------	-------	---	--

Нижестоящие таксоны, относящиеся к субассоциациям, вариантам ассоциаций и фациям, не имеют своих характерных видов и отличаются лишь дифференциальными видами. При этом субассоциации и варианты представляют собой отклонения от основного типа ассоциации, обусловленные либо эдафически, либо климатически, либо хронологически. Более значительные отклонения дают основания для выделения субассоциаций, менее значительные — вариантов. Фация — самая мелкая единица, выделяемая в пределах вариантов по общности доминант.

К достоинствам системы классификации фитоценозов по методу Браун-Бланке следует отнести ее универсальность, развитую методологию, высокую информативность выделяемых синтаксонов, которые отражают экологические условия и сукцессионный статус сообществ, гибкость критериев классификации, открытость системы и совершенную систему номенклатуры.

6. ОРДИНАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Ординация растительности (от лат. *ordination* — расположенный в порядке) — упорядочение фитоценозов вдоль некоторых осей, определяющих характер варьирования растительности. Ординация является наиболее естественной процедурой, соответствующей непрерывности растительного покрова. Методы ординации делятся на **прямые** (ординация ведется по реальным факторам среды — экологическим, пространственным, временным) и **непрямые** (упорядочение объектов происходит вдоль направления изменения сходства между описаниями), **одномерные** (ординация вдоль одного фактора или одной оси) и **многомерные** (вдоль нескольких факторов или осей).

В качестве примера **прямой одномерной ординации** можно рассмотреть эдафо-фитоценотические ряды, разработанные В. Н. Сукачевым. Фитоценотический ряд показывает, как ассоциации или группы ассоциаций последовательно располагаются в зависимости от изменения какого-либо фактора. В природе ассоциации или группы ассоциаций, образующие эдафо-фитоценотический ряд, могут встречаться на разобщенных участках территории.

Проанализируем эдафо-фитоценотический ряд еловых лесов. При построении таких рядов рекомендуется выявлять «один как бы стержневой тип, в котором свойства группы представлены наиболее типично». Так для ельников наиболее типичным типом леса будет являться ельник кисличный, то есть условия существования, в которых будет формироваться этот тип леса, будут наиболее оптимальными для ели, и она в данных условиях будет в наибольшей степени проявлять свойства виолентности. Ряды, изображенные пересекающимися линиями, показывают изменения условий существования растительности. Так, ряд **A** характеризуется увеличением сухости и уменьшением богатства почвы, ряд **B** — увеличением увлажнения и ухудшением почвен-

ной аэрации, ряд *C* — увеличением почвенного богатства и аэрации, *D* — увеличением увлажнения проточной водой, *E* — переходный ряд от застойного увлажнения к проточному.

Таким образом, леса, относящиеся к формации ельников, весьма разнообразны. Они могут расти и вдоль ручьев в условиях проточного увлажнения, бывают сильно заболоченными или развиваются на богатых питательными веществами почвах, по типу сложных ельников и т. д. В то же время эти ряды представляют и сукцессионные серии смен при изменении условий существования в соответствующем направлении.

В качестве примера **прямой двухмерной ординации** рассмотрим разработанную для лесов Полесья эдафическую сетку П. С. Погребняка, который развивал взгляды Е. В. Алексеева. В основе лесотипологической системы Алексеева — Погребняка лежат два фактора: трофность (плодородие почв) и влажность (рис. 36). По **трофности** выделяют четыре ступени: боры, суборы, сложные суборы и дубравы, причем перечисленные названия условны. Так, к группе, названной дубравами, относят и бучины, и некоторые еловые, пихтовые и лиственничные леса, связанные с богатыми почвами. По **влажности** выделяют шесть ступеней: ксерофильные (очень сухие), мезо-ксерофильные (сухие), мезофильные (свежие), мезо-гигрофильные (влажные), гигрофильные (сырые) и ультрагигрофильные (болота). Всевозможные сочетания ступеней трофности со ступенями влажности дают

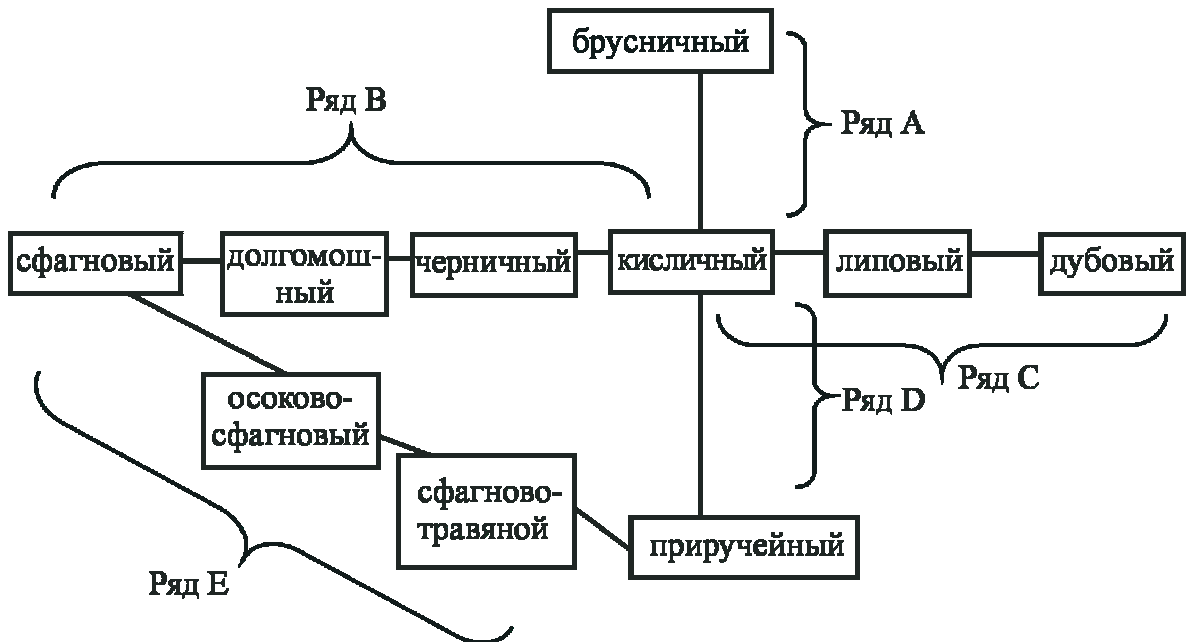


Рис. 35. Система рядов типов еловых лесов (*Piceeta*) (Сукачев, 1927)

	A	B	C	D	Гигротопы
0	Песчаный ковыль Бессмертник Cladonia		Перловник Осока волосистая	Мелкие осоки	Ксерофильные (очень сухие)
1	Толокнянка Сон-трава		Звездчатка		Мезо-ксеро- фильные (сухие)
2	Брусника Зеленые мхи		Узколист- ная медуница	Ясменник	Мезофильные (свежие)
3	Черника		Обыч- ная медуница	Женский папоротник	Мезо-гигро- фильные (влажные)
4	Молиния Голубика Сфагnum		Таволга бол- отная	Недо- строга	Гигрофильные (сырые)
5	Багульник Пушица Сабельник Клюква		Селезеночник Болотный папоротник Калужница		Ультра- гигрофильные (болота)
	Боры	Субари	Сложные субори	Дубравы	Трофотопы

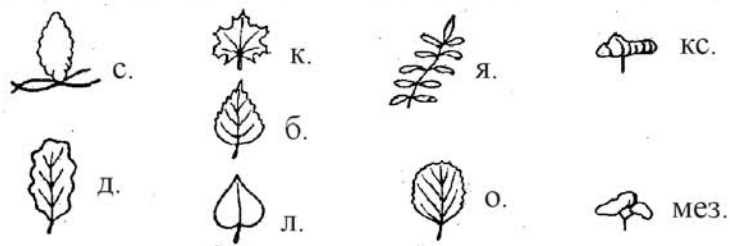


Рис. 36. Эдафическая сетка (классификационная схема) лесов украинско-белорусского Полесья и лесостепи. (Погребняк, 1963).

0 – 5 – обозначения гигротопов; А – D – обозначения трофотопов. Древесные породы: с. – сосна, д. – дуб, к. – клен остролистный, б. – береза, л. – липа, я. – ясень, о. – ольха; кс. – ксерофильные кустарники, мез. – мезофильные кустарники

24 варианта, которые могут быть изображены в виде сетки, где слева направо возрастает трофность, а сверху вниз — влажность местообитаний.

Система Алексеева — Погребняка очень наглядна и внешне весьма проста. Она имеет свои достоинства и недостатки. К достоинствам данной системы следует отнести то, что, во-первых, в данной системе приняты во внимание смешанные леса, имеющие в действительности широкое распространение. Во-вторых, в этой системе имеется возможность отразить все варианты классифицируемой растительности, также и в том случае, когда последняя проявляет ярко выраженные свойства континуума. К относительным недостаткам следует отнести то, что в ней к одному типу леса относятся не только коренные типы, но и производные. Таким образом, ельник и сменяющий его после вырубki березняк принадлежат, по П. С. Погребняку, к одному и тому же типу.

Сетка П. С. Погребняка разработана им только для типов леса. Сходный прием более широко и подробно был разработан и методически обоснован Л. Г. Раменским в применении к луговой, болотной и степной растительности.

Для того чтобы понять, что собой представляют **непрямые методы ординации**, мы рассмотрим так называемую **висконсинскую сравнительную ординацию**, которая была разработана группой американских геоботаников во главе с Дж. Кертисом. Первая ось проводится между двумя геоботаническими описаниями, которые менее всего сходны друг с другом (в качестве коэффициента сходства обычно используют коэффициент Сьеренсена или флористическую дистанцию). Эти описания сообществ определяют противоположные, концевые точки первой оси. Все остальные описания ранжируются между ними, а их координаты на первой оси определяются по теореме Пифагора. Пара концевых точек второй оси выбирается из следующих соображений: оба описания должны находиться в средней части первой оси, сходство между ними должно быть минимально и их координаты относительно первой пары точек — близки. В дальнейшем все описания ранжируются вдоль второй оси по тем же правилам.

Ординация не может заменить классификацию, так как ее результаты не позволяют осуществлять различные формы инвентаризации растительности. В то же время в качестве аппарата, способного извлечь значительную информацию об экологии и биологии видов и сообществ, ординация может облегчить процесс классификации: ординационные схемы при необходимости могут быть легко преобразованы в классификационные.

7. ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

Любое растительное сообщество занимает определенную часть земной поверхности, причем сходные растительные сообщества разбросаны на планете не беспорядочно, а достаточно закономерно. Эти закономерности определяются климатическими, почвенными, орографическими и другими особенностями. Выявлением закономерностей распространения различных фитоценозов и их нанесением на карты занимается такой раздел геоботаники, как **фитоценохорология**, включающая геоботаническое районирование и геоботаническое картографирование.

Геоботаническое районирование — это выделение внутренне однородных в отношении растительности районов, обладающих индивидуальными свойствами. При этом выделение территориальных единиц районирования является дедуктивным процессом, то есть осуществляется сверху вниз — от более крупных к более мелким единицам. Рассмотрим геоботаническое районирование, проведенное на основе доминантной классификации.

Самой крупной единицей геоботанического районирования является **доминион**. Это очень крупная единица — вся территория Европы, значительная часть Азии и Северная Африка входят в состав одного Голарктического доминиона.

Доминионы разбиваются на более мелкие территориальные единицы — **области**. Каждая область характеризуется преобладанием на плакорах определенного зонального типа растительности, определяемого жизненными формами видов-доминантов, а также специфическим набором других типов, свойственных неплакорным местообитаниям и сукцессионно связанных с зональными. Каждой области соответствует своя система вертикальной поясности. Если взять территорию нашей республики, то она расположена на стыке двух геоботанических областей — Евроазиатской таежной (хвойно-лесной) (северная и центральная

части Беларуси) и Европейской широколиственно-лесной (Полесье) областей.

Области в свою очередь делятся на **провинции**, которые выделяются по составу плакорных и сукцессионно связанных с ними неплакорных растительных сообществ, а если более конкретно — то по видовому составу эдификаторов. Провинции делятся в большинстве случаев на **подпровинции**, выделение которых связано с изменением состава видов-содоминантов плакорных или поясных (в горах) формаций, а также состава содоминантов в серийных или неплакорных формациях.

Провинции и подпровинции очень часто с севера на юг разделяются на внесистемные единицы — **подзоны (полосы)**. В пустынях и степях в разных подзонах наблюдается полная или частичная смена состава ценозообразователей плакорных формаций, в тайге же, к примеру, — изменяется состав и структура подчиненных синузий (кустарниковой, травяно-кустарничковой, мохово-лишайниковой).

Территория Беларуси (рис. 37), находясь в зоне сопряженности двух крупных геоботанических областей (Евразийской хвойно-лесной (таежной) и Европейской широколиственно-лесной), делится на три четко очерченные подзоны. В северной части значительно участие в составе фитоценозов элементов бореальной (таежной) флоры. Леса здесь относятся к дубравно-кустарниковым темнохвойным (южнотаежным). Для юга республики характерно участие в фитоценозах западноевропейских элементов; леса здесь преимущественно широколиственно-сосновые (полесские). На стыке указанных территорий (центральная часть республики) выделяется довольно хорошо очерченная третья подзона, в пределах которой имеет место смешение как западноевропейских элементов, так и бореальных. Контуры этой полосы определяются в основном перекрытием области сплошного распространения ели европейской ареалом граба обыкновенного.

Таким образом, зональность растительности Беларуси очерчивается:

- в пределах Евразийской хвойно-лесной (таежной) области — подзоной дубово-темнохвойных южнотаежных (широколиственно-еловых) лесов;
- подзоной грабово-дубово-темнохвойных подтаежных лесов (елово-грабовых дубрав);
- в пределах Европейской широколиственно-лесной области — подзоной широколиственно-сосновых лесов (грабовых дубрав).

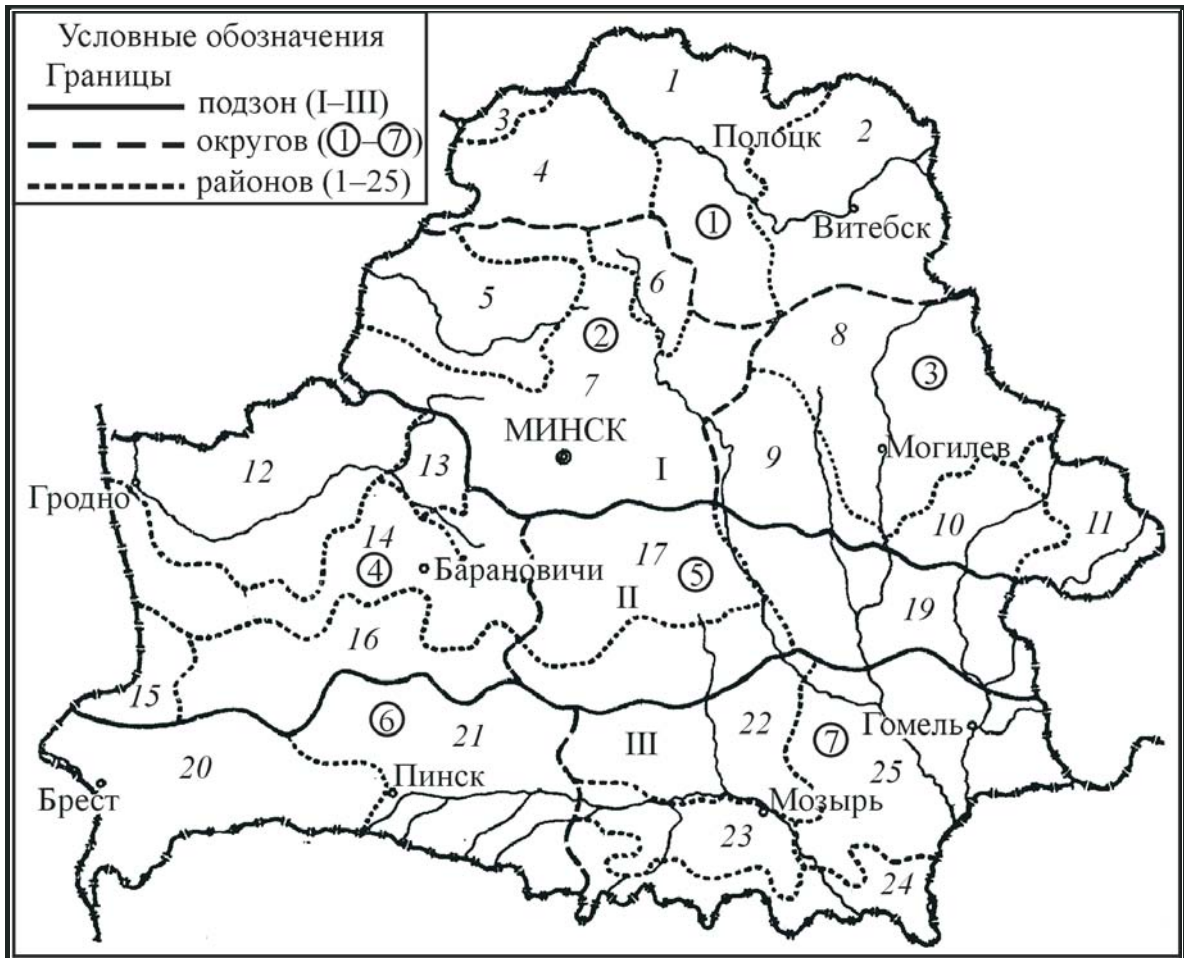


Рис. 37. Геоботаническое районирование Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965).

Подзоны: I – дубово-темнохвойных лесов; II – грабово-дубово-темнохвойных лесов; III – широколиственно-сосновых лесов. Геоботанические округа: 1 – Западно-Двинский; 2 – Опшмянско-Минский; 3 – Оршанско-Могилевский; 4 – Неманско-Предполесский; 5 – Березинско-Предполесский; 6 – Бугско-Полесский; 7 – Полесско-Приднепровский. Геоботанические районы: 1 – Полоцкий; 2 – Суражско-Лучесский; 3 – Браславский; 4 – Дисненский; 5 – Нарочано-Вилейский; 6 – Верхне-Березинский; 7 – Минско-Борисовский; 8 – Оршанско-Приднепровский; 9 – Березинско-Друтский; 10 – Сожский; 11 – Беседский; 12 – Неманский; 13 – Налибокский; 14 – Волковысско-Новогрудский; 15 – Беловежский; 16 – Западно-Предполесский; 17 – Центрально-Березинский; 18 – Центрально-Предполесский; 19 – Чечерско-Приднепровский; 20 – Бугско-Припятский; 21 – Пинско-Припятский; 22 – Центрально-Полесский; 23 – Припятско-Мозырский; 24 – Южно-Полесский; 25 – Гомельско-Приднепровский

В Беларуси подзоны показывают постепенное замещение с продвижением с севера на юг темнохвойных лесов широколиственными.

Подпровинции делятся на **округа**, которые отражают специфические сочетания растительных группировок и являются геоморфогенными и долготно-климатическими образованиями.

И наконец, наименьшей единицей геоботанического районирования является **геоботанический район**, который представляет собой закономерное сочетание определенных типов фитоценозов, определяемое экологической близостью почвенных, геоморфологических и гидрологических условий. В Беларуси выделено 7 геоботанических округов и 25 геоботанических районов.

8. ЧЕЛОВЕК И ЕГО РОЛЬ В ИЗМЕНЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

На сегодняшнее время ни один из экологических факторов не оказывает настолько существенного и всестороннего влияния на растительные сообщества, как деятельность человека. Это влияние постепенно возрастает с момента возникновения человеческой цивилизации и на сегодняшний день практически невозможно найти такое растительное сообщество, на которое бы человек в той или иной степени не оказывал влияния.

Природа антропогенного влияния на растительный покров существенно отличается от влияния абиотических и биотических природных факторов. Дело в том, что антропогенное влияние всегда является внешним по отношению к экосистеме. В конечном результате действие человека сводится или к изменению параметров экотопа, то есть изменению абиотических факторов, или к непосредственной трансформации структуры и состава экосистемы.

Характер воздействия человека на растительные сообщества чрезвычайно многообразен и в большинстве случаев негативен. Он, в первую очередь, зависит от уровня развития промышленности и сельского хозяйства: степени распаханности земель, развития сети путей сообщения, уровня загрязнения окружающей среды отходами производства и т. д. При этом воздействие человека на растительный покров может быть осознанным и неосознанным, прямым и косвенным. Так, зачастую неосознанно человек распространяет многие виды растений. Осознанно человек трансформирует отдельные фитоценозы и даже целые ландшафты: вырубает или, наоборот, сажает леса, распахивает земли, производит добычу полезных ископаемых и др. Иногда очень сложно разграничить осознанное и неосознанное влияние человека на природу. Так, к примеру, добывая полезные ископаемые открытым способом, человек осознанно уничтожает раститель-

ность в местах добычи. В то же время при создании карьеров изменяется уровень грунтовых вод, что, в свою очередь, может сильно воздействовать на окружающие растительные сообщества.

Основными видами антропогенного воздействия человека на природу являются непосредственное воздействие на растительный покров (вырубка лесов, создание искусственных фитоценозов, выпас домашних животных, осушение или, наоборот, орошение, воздействие на растения выбросов и сбросов промышленных предприятий и др.), а также завоз в тот или иной регион новых видов растений, которые в новых для себя условиях способны входить в состав естественных или полустественных фитоценозов. Все это в конечном итоге приводит к сокращению ареалов или полному исчезновению различных видов растений и даже целых растительных сообществ.

Создание культурных и полукультурных фитоценозов на сегодняшний день является, пожалуй, наиболее существенным фактором влияния человека на окружающую среду. По степени воздействия человека принято выделять следующие типы фитоценозов (Фурсаев, Хохлов, 1940):

- *нетронутые фитоценозы*, то есть те, которые не подверглись в процессе развития осознанному или неосознанному воздействию человека. Их видовой состав и структура сохранились в состоянии, зависящем только от физико-географических и биотических условий;

- *природные фитоценозы* — подверглись невольному воздействию человека или же возникли в результате его деятельности, не направленной непосредственно на изменение состава фитоценоза (высечка, выпас и др.);

- *окультуренные фитоценозы* — природные фитоценозы, у которых в результате экстенсивного воздействия человека в той или иной степени изменены структура и состав;

- *полукультурные фитоценозы* — целенаправленно созданы человеком на месте природных фитоценозов, измененных коренным образом (искусственные лесные насаждения, сеяные луга и др.);

- *культурные фитоценозы* — созданы человеком, который постоянно контролирует их на протяжении всего времени их существования, при этом человеком создается и регулируется видовой состав, строение и даже условия произрастания видов в фитоценозе.

Интенсивная деятельность человека привела к тому, что во многих сильно освоенных им регионах планеты преобладают культурные, полукультурные и окультуренные фитоценозы, тогда как нетронутые фитоценозы практически отсутствуют. Так, к примеру, только в Беларуси на более чем 30 % территории естественные сообщества полностью уничтожены — земля используется в качестве пашен, дорог и поселений человека. Еще порядка 20 % площади республики занимают различные полуестественные или сильно антропогенно трансформированные территории: сенокосы, пастбища, сады, пустыри и др. Среди лесов также значительную долю составляют лесокультуры, то есть леса, посаженные человеком на сплошных вырубках или необлесенных территориях. Все это приводит к тому, что на сегодняшний день на территории республики практически не осталось нетронутых фитоценозов, не подвергшихся влиянию человека.

Вырубка лесов может иметь разный характер. В зависимости от целей вырубки могут быть санитарными, рубками ухода, выборочными и сплошными. При санитарных и рубках ухода в лесном фитоценозе человек вырубает больные или плохо растущие деревья, что способствует лучшему росту остальных растений и, тем самым, созданию более продуктивных растительных сообществ. При выборочных рубках человек изымает из фитоценоза либо деревья отдельных видов, либо достигшие определенного возраста деревья и оставляет остальные виды. В этом случае воздействие человека на растительное сообщество более глубокое и может приводить к смене одного фитоценоза другим. Наконец, при сплошных рубках фитоценоз уничтожается целиком. При этом восстановление леса на рубках будет в первую очередь зависеть от характера дальнейшего хозяйственного использования территории человеком, и уж потом — от комплекса физико-географических условий и экологических факторов, воздействующих на данное местообитание. Так, использование освободившейся из-под леса территории в качестве пашни или сенокоса делает невозможным естественное восстановление леса, выпас скота также препятствует этому процессу или очень сильно его замедляет. Довольно часто исчезновение леса может вести к сильному изменению экологических условий местообитания. К примеру, при неглубоком залегании грунтовых вод вырубка леса может приводить к заболачиванию территории; уничтожение леса на горных склонах и на склонах коренных берегов рек может приводить к сильной эрозии почв и даже к полному их смыванию.

Характер воздействия на фитоценозы *выпаса домашних животных* в значительной степени зависит от особенностей растительного покрова, продолжительности и интенсивности выпаса, породы выпасаемых животных. При выпасе животные избирательно поедают те или иные виды растений, ветви деревьев и кустарников, что приводит к изменению конкурентных отношений между видами в фитоценозе. Кроме того, животные уплотняют почву, что меняет ее воздушный и водный режимы. В некоторых регионах планеты выпас скота определяет состав и строение растительного покрова на значительных территориях. Так, в странах Средиземноморья чрезмерное поголовье коз явилось причиной почти полного исчезновения лесов и смены их кустарниковой и кустарничково-травяной растительностью. На сырых лугах перевыпас может приводить к их заболачиванию, а в степях, наоборот, к большей ксерофитизации растительности и даже к опустыниванию; выпас на легких рыхлых почвах — к их эрозии.

Осушение переувлажненных территорий резко изменяет экологические условия местообитания (главным образом водный и воздушный режимы почв), что приводит к коренной смене растительных сообществ. При этом мелиорация может приводить как к положительным изменениям в составе и структуре растительности (особенно с точки зрения ее хозяйственного использования), так и к резко отрицательным. Очень часто трансформированные в результате осушения территории человек использует в качестве сельскохозяйственных угодий, но зачастую неправильная агротехника приводит к полной или частичной деградации плодородных торфянистых почв. Понижение уровня грунтовых вод в результате мелиоративных мероприятий приводит к обмелению или даже полному исчезновению многих малых рек, уменьшению водосбора средних и крупных рек и, как следствие этого, трансформации, в большинстве случаев негативной, растительного покрова на значительных территориях.

Орошение также приводит к значительным изменениям в растительном покрове. В результате орошения изменяются водный, температурный, солевой режимы, что ведет к смене ксерофитных растительных сообществ более мезофитными или даже гигрофитными. Это позволяет человеку использовать орошенные территории в качестве сельскохозяйственных угодий. Но, к сожалению, на орошенных землях очень остро стоит проблема вторичного засоления почв. В результате повышения уровня

грунтовых вод и, как следствие этого, повышенного испарения воды, соли из глубоких горизонтов почвы постепенно подтягиваются к ее поверхности. В конечном итоге это приводит к тому, что изначально незасоленные или слабо засоленные почвы превращаются во вторичные солончаки и солонцы с соответствующей растительностью.

Воздействие на растения выбросов и сбросов промышленных предприятий может быть как прямым, так и опосредованным. Так, многие организмы, особенно хвойные и лишайники, чувствительны к содержанию в воздухе соединений серы (главным образом оксидов). Очень часто это ведет к полной или частичной гибели лишайников, чрезмерной дефолиации и, соответственно, к сильному ослаблению деревьев. Следствием этого, как правило, является сильная деградация лесных сообществ в окрестностях крупных промышленных предприятий. Кроме того, так называемые «кислотные дожди» и пыль, выбрасываемая в воздух, сильно изменяют химизм почв, что тоже приводит к изменениям в составе и структуре растительных сообществ. Пыль, покрывающая листья, негативно влияет на процессы фотосинтеза у растений. Тяжелые металлы, в большом количестве выбрасываемые в атмосферу с выхлопными газами автотранспорта, повышают уровень мутаций и негативно сказываются на генеративном размножении многих видов растений.

Завоз человеком новых видов растений. На сегодняшний день человек является весомым фактором, влияющим на изменение ареалов многих видов растений. Помимо сокращения ареалов, о чем говорилось выше, он во многих случаях является фактором, который способствует проникновению и расселению большого числа видов растений на незанятые ими территории. При этом большую роль играет развитие сети транспортных коммуникаций, торговые отношения и войны, применение привозных семян сельскохозяйственных растений и многие другие факторы. Такие виды, которые называются заносными (адвентивными), могут различаться по времени и способу заноса, а также по степени натурализации.

По времени заноса выделяют:

- *археофиты* — виды, появившиеся до XVI в. (*Atriplex patula*, *Fallopia convolvulus*, *Urtica urens*, *Acorus calamus* и др.);
- *кенофиты (неофиты)* — виды, появившиеся в более позднее время.

По способу заноса различают:

- *ксенофиты* — виды, занесенные случайно. К этой группе относится подавляющее большинство адвентивных видов;

- *эргазиофиты* — виды, занесенные преднамеренно. Чаще всего это культивируемые человеком виды, вышедшие из культуры и расселяющиеся без помощи человека (например, *Pinus banksiana*, *Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Echinocystis lobata* и др.);

- *ксеноэргазиофиты* — переходная группа видов, способ заноса которых на сегодняшний день не выяснен.

- По степени натурализации различают:

- *эфимерофиты* — виды, неспособные закрепиться на новой для себя территории;

- *колонофиты* — виды, прочно закрепившиеся на новой территории, но не распространяющиеся в новые местообитания;

- *эпикофиты* — заносные виды, которые способны внедряться только в нарушенные местообитания с ослабленными конкурентными отношениями (например, рудеральные или сегетальные сообщества);

- *агриофиты* — виды, которые в новом для себя местообитании являются настолько конкурентоспособными, что с большим или меньшим успехом входят в состав естественных растительных сообществ.

Обогащение аборигенной флоры и растительности заносными видами получило название *синантропизации*. С одной стороны, этот процесс приводит к обогащению флоры, но, с другой стороны, многие заносные виды способны крайне отрицательно воздействовать на аборигенные растительные сообщества. Так, к примеру, многие из них являются карантинными растениями и злостными сорняками (амброзии, *Galinsoga parviflora*, *Conyza canadensis* и др.). Некоторые растения-агриофиты, внедряясь в естественные сообщества, способны коренным образом их изменять (к примеру, *Amelanchier spicata* и *Physocarpus opulifolius*, образующие густой подлесок в лесах, *Echinocystis lobata*, массово разрастающийся в поймах рек и практически полностью вытесняющий местные травянистые растения).

Все вышесказанное в конечном итоге приводит к существенным, в ряде случаев нежелательным и необратимым преобразованиям фитоценозов, так как каждый вид является их уникальным элементом, связанным множеством функциональных свя-

зей с другими видами сообщества. Кроме того, каждый вид растений является реальным или потенциальным источником различных ресурсов, исходным материалом для селекционной работы, носителем уникального генофонда и в дальнейшем может быть использован человеком, даже если сейчас он никаким образом не используется.

На сегодняшний день данная проблема решается несколькими путями. Во-первых, многие редкие и исчезающие виды растений включаются в Международную и региональные Красные книги, то есть охраняются как международными, так и национальными законодательными актами. Так, в Беларуси в первое издание республиканской Красной книги (1983) было включено 85 видов растений, подлежащих охране, а во второе (1993) — 180 видов растений, что составляет порядка 10 % естественной флоры республики.

Помимо создания Красных книг, в различных регионах планеты создается сеть особо охраняемых природных территорий как международного, так и регионального масштаба: заповедники, национальные парки, заказники, памятники природы. В них, помимо охраны редких и исчезающих видов растений и животных, сохраняются целые уникальные природные комплексы. По данным на 2002 год в Беларуси функционируют и охраняются государством Березинский биосферный и Полесский радиационно-экологический заповедники, 4 национальных парка (Беловежская пуща, Браславские озера, Припятский и Нарочанский), 567 заказников и 905 памятников природы. Всего на сегодняшний день различными категориями охраны охвачено более 7,5 % территории нашей республики.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова, В. Д. Классификация растительности / В. Д. Александрова. Л. : Наука, 1969.

Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г. Вальтер ; пер. с нем. М. : Мир, 1982.

Василевич, В. И. Статистические методы в геоботанике / В. И. Василевич. Л. : Наука, 1969.

Василевич, В. И. Очерки теоретической фитоценологии / В. И. Василевич. Л. : Наука, 1983.

Воронов, А. Г. Геоботаника / А. Г. Воронов. М. : Высш. шк., 1973.

Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. Мн. : Наука и техника, 1982.

Григора, І. М. Основи фітоценології / І. М. Григора, В. А. Соломаха. Київ : Фітосоціоцентр, 2000.

Дедю, И. И. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. Кишинев : МСЭ, 1990.

Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1989.

Ипатов, В. С. Фитоценология / В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова : учебник. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999.

Миркин, Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ : учебник. М. : Логос, 2001.

Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. М. : Наука, 1989.

Миркин, Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б. М. Миркин. М. : Наука, 1985.

Работнов, Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. 3-е изд. М. : МГУ, 1992.

Работнов, Т. А. История фитоценологии / Т. А. Работнов. М. : Аргус, 1995.

Раменский, Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л. Г. Раменский. Л. : Наука, 1971.

Трасс, Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития / Х. Х. Трасс. Л. : Наука, 1976.

Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. М. : Прогресс, 1980.

Шенников, А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. Л. : ЛГУ, 1964.

Юркевич, И. Д. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии / И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман. Мн. : Наука и техника, 1965.

Dierschke, H. Pflanzensociologie / H. Dierschke. Stuttgart : Ulmer, 1994.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ГЕОБОТАНИКА КАК НАУКА	5
1.1. Основные цели и задачи геоботаники. Методы геоботанических исследований	8
1.2. Основные этапы развития геоботаники	10
1.3. История изучения растительного покрова Беларуси	17
2. ВЛИЯНИЕ ОСНОВНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСТЕНИЯ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА	21
2.1. Общее представление об экологических факторах	21
2.2. Абиотические факторы	28
Свет	28
Тепло	31
Вода	32
Воздух	36
Почвы и грунты	39
Рельеф	45
2.3. Биотические факторы	49
Взаимоотношения растений друг с другом	53
Взаимоотношения между растениями и их консортами	64
2.4. Специфичность видов по воздействию на среду	74
2.5. Эколого-фитоценологические стратегии растений	77
2.6. Конкурентное исключение и формирование экологической ниши	81
3. СОСТАВ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (СИНМОРФОЛОГИЯ)	85
3.1. Состав растительных сообществ	85
Флористический состав фитоценозов	86
Состав жизненных форм	95
Ценопопуляционный состав. Структура и динамика ценопопуляций	101
3.2. Пространственная структура фитоценозов	112
Вертикальная структура фитоценоза	113
Горизонтальная структура фитоценоза	118
3.3. Функциональная структура фитоценоза	125
4. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (СИНДИНАМИКА) ..	129
4.1. Изменчивость фитоценозов во времени	130
Суточная изменчивость фитоценозов	130
Сезонная изменчивость фитоценозов	130

Разногодичная изменчивость фитоценозов (флуктуации).....	135
Возрастная изменчивость фитоценозов	140
4.2. Сукцессии	141
Автогенные сукцессии.....	144
Аллогенные сукцессии	149
5. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (СИНТАКСОНОМИЯ) ...	158
5.1. Физиогномический подход	161
5.2. Доминантная и доминантно-детерминантная классификации растительности	164
5.3. Эколого-флористическая классификация (система Браун-Бланке).....	167
6. ОРДИНАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	172
7. ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ	176
8. ЧЕЛОВЕК И ЕГО РОЛЬ В ИЗМЕНЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА	180
ЛИТЕРАТУРА.....	187