

С.-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В. С. ИПАТОВ, Л. А. КИРИКОВА

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

*Рекомендовано Министерством общего
и профессионального образования
Российской Федерации в качестве учебника
для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению и специальности
«Биология»*



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА
1997

**УДК 633.2/3
И76**

Рецензенты: д-р биол. наук *В. И. Василевич* (БИН РАН), кафедра ботаники и экологии растений Воронежского университета (зав. проф. *К. Ф. Хмелев*)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
С.-Петербургского университета*

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология: Учебник. — СПб.: И76
Изд-во С.-Петербург, ун-та, 1997. — 316 с. ISBN 5-288-01536-8

В учебнике раскрыты предпосылки образования растительного покрова, его роль в экосистеме. Рассмотрены экологическая специфичность видов и их индикационные возможности. Охарактеризованы средообразующая роль, основные способы и проявления взаимодействия растений и, как следствие, интеграция их в сообщество. Изложены принципы анализа состава, структуры и строения растительного покрова. Рассмотрены основные ценоэлементы и элементарные представительные единицы растительного покрова — фитоценоз, топоэлементы, а также причины и формы динамических процессов. Приведены основные подходы к классификации фитоценозов.

Учебник предназначен для студентов биологических и географических факультетов университетов.

Тем. план 1996 г., № 134
1997

ISBN 5-288-01536-8
1997

© В.С.Ипатов,
Л. А. Кирикова,

© Издательство
С.-Петербургского
университета,

ВВЕДЕНИЕ (основные понятия фитоценологии)

В основе образования растительного покрова лежит свойство, названное академиком В.И.Вернадским "растеканием жизни". Это — стремление живых организмов занять территорию в результате непрекращающегося процесса размножения. В. И. Вернадский в работе "Химическое строение биосферы Земли и ее окружения" (1965) писал: "При размножении и захвате поверхности планеты живое вещество как бы растекается по ней, заселяя тем большую территорию, чем меньше оно встречает препятствий". Каждый вид в соответствии с присущей ему стратегией имеет свои особенности и приспособления и, как указывал В. И. Вернадский, "биогеохимическая энергия роста и размножения живого вещества есть основное свойство всего живого вещества, для каждого вида организмов свое, характерное и меняющееся в тех же пределах, в которых меняются все другие видовые признаки".

Возможность расширенного воспроизводства растений определяется прежде всего большим количеством зачатков, производимых ими. Очень большой семенной продуктивностью отличаются сорные растения, что обеспечивает быстрый захват ими освободившейся территории. Например, одна особь тысячелистника (*Achillea millefolium*) и щавелька (*Rumex acetosella*) производят до 25 000, а бодяка (*Cirsium. arvense*) — 30 000 летучих семян. К лидерам относятся растения рода щирица (*p.Amaranthus*), дающие до 500 000 семян с одного растения. Большое количество семян — до 62 000 на особь — образует злостный сорняк амброзия гголыннолистная (*Ambrosia artemtsiifolio*). В отдельные годы на одном гектаре дубравы с участием клена (*Acer platanotdes*) появляется до 60-70 тыс. всходов клена. Плотнoderновинный злак белоус (*Nardus stricta*) продуцирует 1,5-2,0 млн зерновок на одном гектаре луга. Многие вегетативно размножающиеся растения наряду с семенами формируют значительное количество почек возобновления на подземных органах. Например, одна особь мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*) в зависимости от условий дает от 200 до 17 000 семян, а на ее корневищах (в расчете на 1 м²) появляется несколько тысяч почек возобновления. Имеются сведения, что пырей ползучий (*Elytngia repens*) способен образовывать до нескольких сотен километров корневищ на 1га, несущих до 250 млн почек возобновления. Из приведенных примеров видно, сколь велики потенциальные возможности растительных организмов. Нетрудно подсчитать, что если лишь одно растение будет производить только 50 зачатков и 47 из них погибнет, то количество его потомков в десятом поколении составит 5 904 900. Еще Ч.Дарвин писал, что все растения и животные стремятся размножаться в геометрической прогрессии.

"Растекание" растений обеспечивается не только производством большого количества зачатков, но и возможностями распространения диаспор. Известны весьма разнообразные способы расселения зачатков и приспособлений, имеющих у растений. Напомним некоторые из них. Многим растениям свойственна *анемохория*—распространение семян и плодов в результате движения воздуха. Таким образом распространяются крылатые семена и плоды многих древесных (береза, ель, ильм, ива) и пустынных растений. Некоторые растения открытых пространств, имеющие шарообразную форму и называемые перекаати-поле, отрываясь от корня и перемещаясь ветром, стряхивают семена и таким способом расселяются. В лесу, где движение воздуха незначительно и преобладают его

слабые вертикальные потоки, ряд растений (орхидные, многие вересковые) имеет мелкие легкие семена, переносимые этими слабыми потоками. Вес семени орхидных, например, составляет 0,00039-0,0074 мг, при огромном их количестве (400-8000) в одной коробочке (Arditti, 1967). Семена и плоды растений с воздушными полостями часто переносятся на большие расстояния потоками воды — *акватория*.

Большое значение в расселении растений имеют животные. Для муравьев особенно привлекательны семена с мучнистыми и маслянистыми придатками — чистотела (*Chehdonium majus*), фиалок (*p. Viola*). Переносят муравьи и семена без придатков. Видимо, для многих растений лесов и лугов *мирмикохория* — основной способ перемещения семян. Так, в смешанном буковом лесу — 80, в сосновых — 16, в еловых — 9 видов обьязаны муравьям распространением семян. Диаспоры могут распространяться, прикрепляясь к поверхности тела животных прицепками (семейства сложноцветных, зонтичных, бурачниковых и др.) или прилипая благодаря клейкому содержимому семян, например омела (*Viscum album*). Этот способ распространения называется *эпизоохория*. *Эндозоохория* — распространение зачатков с экскрементами. Обычно таким образом расселяются растения, имеющие плоды с мякотью, а семена с плотной поверхностной тканью. Прохождение через пищеварительный тракт, видимо, стимулирует прорастание семян. Ягоды черники, брусники и водяники поедают и переносят птицы 20 видов, голубики — 10, рябины — 14 видов. Участвуют в этом процессе и крупные животные (медведь, куница, лисица и пр.), и грызуны. Семена распространяются в процессе запасаения корма животными и строительства гнезд. Такой способ называется *синзоохория*. Например, в бассейне р. Печоры на 1 га тайги обнаружено спрятанными кедровками от 4 000 до 34 000 кедровых орешков. Расселение кедровой сосны и кедров происходит только благодаря животным. Без животных невозможно было бы перемещение вверх по склону тяжелых диаспор, например плодов растений рода *Juglans*.

Зачатки могут распространяться на значительные расстояния. Так, семена мать-и-мачехи переносятся ветром на расстояние до 4 км, семена ели по снежному насту — до 8-10 км, семена некоторых растений в тундре — на многие сотни километров. Существует, однако, мнение, что о расселении растений ветром практически можно говорить в пределах 40 км. Муравьи растаскивают семена на десятки метров, а птицы и звери могут переносить их на километры и десятки километров. Ясно, что здесь приведены цифры, близкие к максимальным. Чаще же основная масса семян падает неподалеку от материнского растения. Например, семена ковылка (*Stipa lessingiana*) улетают на 2-3 м, а при сильном ветре — до 50-100 м, лебеды серой или кокепки (*Atriplex cana*), как правило, падают на расстояние 15-25 см от материнского растения, единичные — на 45-100 см.

Растения имеют возможность "передвигаться" благодаря вегетативному размножению, отсюда и название "вегетативно-подвижные" растения. Так, корневище ландыша (*Convallaria majalis*) в зависимости от условий за период вегетации прирастает на 50-80 см, зеленчука (*Gateobdolon luteum*) — на 50-100 см. Исследования Н. Г. Солоневич (1956) показали, что крупные осоки (*Carex inflata*, *C. vesicaria*), шейхцерия (*Scheuchzena palustns*) имеют годичный прирост 40-60 см. По наблюдениям А. М. Крышенина (1993) из отрезка корневища *Elytrigia repens* массой 1 г и длиной 35 см за год выросли корневища массой 73 г и длиной 1,8 м, при этом старое корневище отмерло и образовались четыре самостоятельных растения. Упомянувшийся ранее белоус медленно завоевывает территорию, дернина увеличивается

всего на 1-2 см в год. Вегетативное расселение идет медленнее семенного, но оно надежнее, поскольку меньше зависит от колеблющихся условий среды. Многие деревья и кустарники способны образовывать обильные корневые отпрыски, что позволяет им интенсивно осваивать соседние участки. Например, на некосимых лугах серая ольха (*Alnus incana*) продвигается на луговую территорию со средней скоростью 0,2-0,4 м в год, а в отдельные годы — до 1,0-1,5 м.

Способность семян многих видов длительное время сохранять всхожесть приводит к накоплению их в почве, т.е. к образованию "банка" семян, ждущих благоприятных условий для прорастания. По данным В. В. Петрова (1989), общая численность живых семян, содержащихся в лесных почвах европейской части СССР, составляет от 0,5 до 8,0-10,0 тыс. NEL 1м², а число видов колеблется от 4-5 до 25-30 на 1м². Столь же велики запасы семян в почвах лесных гарей широколиственных кедровых и пихтово-еловых лесов южного Сихоте-Алиня; здесь зарегистрировано от 1 до 7 тыс. семян на 1м², относящихся к 34-45 видам (Комарова, 1986). Естественно, в большом количестве представлены семена видов, растущих в настоящее время на конкретном участке, но встречаются семена и многих луговых, сорно-полевых, рудеральных растений. В лесах Подмосковья это полевица тонкая (*Agrostis tenms*), ежа сборная (*Daclylis glomerata*), колокольчик раскидистый (*Campanula patula*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), подорожник большой (*Plantago major*) и др. Среди заносных преобладают семена видов, распространяющиеся ветром и животными.

Зачатки растений проникают всюду и могут появиться практически в любой точке поверхности земного шара. Таким образом, растительный покров может в любой момент воссоздавать себя.

Второй важный момент, способствующий "растеканию жизни" и формированию растительного покрова, — широкий диапазон экологических условий, в которых могут существовать растительные организмы одного и тем более разных видов. Яркий пример этому — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*): экологический диапазон этого вида — от верховых болот до сухих песков и скал. Луговой злак щучка (*Deschampsia cespitosa*) успешно растет на бедных, кислых, сильно увлажненных почвах, но может расти и на известковых почвах с реакцией почвенного раствора, близкой к щелочной. Если рассмотреть все виды, встречающиеся на той или иной территории, то окажется что их совокупная экологическая амплитуда охватывает практически все условия данной территории. Наличие зачатков и способность произрастать практически всюду приводят к тому, что участков земли, длительно не заполненных растениями, мало.

При уничтожении растительного ковра на небольших территориях он восстанавливается довольно быстро. Так, заброшенная пашня зарастает через год-два, гари через несколько лет покрываются ковром растений, взрыхленная и перевернутая кабанами почва в дубравах лесостепи за три-пять лет возвращается почти к исходному состоянию. Оголенный субстрат на площадке размером 1 м² в зеленомошно-лишайниковом сосняке в южной Карелии зарос полностью в течение пяти лет за счет обломков талломов кустистых лишайников. Даже в самых жестких условиях (скалы, заброшенные асфальтовые дороги и пр.) поселяются и развиваются растения. Зарастают и вертикальные поверхности. Необходимо иметь в виду, что освоению местообитаний способствует изменение среды растениями в результате накопления органического вещества, смягчения температурного режима и сохранения влаги в грунте под прикрытием растений.

Велика роль пионеров зарастания: микроскопических водорослей, мхов. Так, на обрывистых склонах оврагов Каневского заповедника обнаружено 56 видов водорослей. Разрастаясь, они уменьшают сток, подготавливают субстрат для поселения высших растений, и в конечном итоге рост оврагов приостанавливается (Костиков, 1988).

Конечно, существуют условия, сильно ограничивающие образование растительного покрова. К ним следует отнести сыпучий грунт, отсутствие влаги, слишком высокие и слишком низкие температуры, высокие концентрации токсических веществ, сильное засоление (последнее равносильно дефициту влаги и высокой токсичности). Тем не менее и здесь формируется растительность, естественно не столь пышная, как в мезофильных местообитаниях. Перевеваемые ветром пески неблагоприятны для растений: в силу подвижности грунта подземные органы периодически обнажаются, часть растений засыпается. Но в процессе эволюции у растений песков — псаммофитов — выработались приспособления, соответствующие этим условиям. Так, колосняк *{Leymus arenarius}*, типичное растение песчаных пляжей, имеет сильно разветвленную систему быстро растущих подземных органов, которая как каркас, скрепляет песчаный грунт. Есть мнение, что подвижность субстрата (постоянное подсыпание песка) даже стимулирует рост и развитие растений этого вида. В конечном счете подвижные пески могут закрепляться растениями. Своеобразная растительность формируется на солончаках — влажных, засоленных по всему профилю почвах. Примерами типичных галофитов служат солерос (*Salicornia europaea*), сарсазан (*Halocnemum strobilaceum*) и другие виды, анатомо-морфологические и физиологические особенности которых позволяют им существовать в не доступных для других растений местообитаниях. Более того, определенная степень засоления является необходимым условием их существования.

Почти непреодолимое препятствие для развития растений представляют высокая концентрация токсических веществ в отвалах горных пород, образующихся при добыче некоторых полезных ископаемых, и нефтяная пленка, которая появляется в результате разлива нефти. Так, по данным И.И.Шиловой (1978), на сильно загрязненных нефтью песках пионерной растительности нет даже через 12 лет после разлива нефти.

Таким образом, "растекание жизни" приводит к тому, что поверхность земли заполняется растениями, формируется *растительный покров, растительность*. Эти термины рассматриваются нами как тождественные. В благоприятных условиях сомкнутость надземных частей растений может быть столь велика, что при взгляде сверху видно, как зеленая масса полностью покрывает поверхность почвы. Но судить о том, является ли растительный покров сомкнутым, ориентируясь лишь на надземные части, рискованно. Нередко в тех случаях, когда надземные органы находятся достаточно далеко друг от друга и производят впечатление отдельно стоящих растений, их подземные части сближены. Например, в молодой сосновой редице (высота сосен 5-8 м), где расстояние между деревьями составляет 15-20 м, т.е. при, казалось бы, их полной разомкнутости, отдельные корни соседних сосенок контактируют. Конечно, в жестких условиях среды (скалы, осыпи, нарушенные территории и т.п.) растения не образуют сплошного ковра, а представлены отдельными группами, сомкнутыми внутри групп.

Следствием заполненности пространства растениями является изменение ими среды обитания, ее трансформация. В толще растительного покрова иные, чем на открытом месте, световой и температурный режи-

мы, влажность воздуха и почвы. Продуктом жизнедеятельности растений является органическое вещество. При его отмирании образуется *детрит*— специфический элемент среды, один из главных компонентов, участвующих в образовании почвы. Изменяя среду обитания, растения неизбежно влияют на жизнедеятельность друг друга. Находясь в непосредственном контакте, потребляя вещество и энергию из одного источника, они неизбежно вступают в конкурентные отношения за средства существования. Таким образом в растительном покрове возникает взаимовлияние растений.

Ранее обращалось внимание на то, что растения могут произрастать в довольно широком диапазоне условий среды. Тем не менее экологическая амплитуда каждого вида не безгранична. Например, сфагновые мхи для своего благополучия требуют большого количества влаги, ель встречается на верховом болоте и т.д. Распространение растений часто определяется условиями, которые они создают в результате трансформации среды обитания, а также конкуренцией между ними. Так, кислица, майник и другие спутники ели успешно произрастают только под пологом древостоя. В то же время луговые травы, как правило светлюбивые, не идут под полог елового леса. Сосна образует наибольший прирост, быстрее развивается в тех же условиях, что благоприятны и для произрастания ели, но ель сильный конкурент, и сосна здесь вытесняется елью.

Ограниченные эколого-фитоценологические амплитуды видов и разнообразие среды приводят к разнообразию, дифференцированности растительного покрова. В планетарном масштабе разнообразие среды (прежде всего климата) определяет существование многообразных типов растительности— тундровой, таежной, степной и т.д. Но и в пределах одной природной зоны, и даже сравнительно небольшой территории, благодаря неоднородности среды растительный покров варьирует. Так, в долине р. Луга при движении от русла реки к коренному берегу закономерно сменяют друг друга пойменные луга (их состав и строение неодинаковы в разных частях поймы), зарастающие старицы с водной и прибрежноводной растительностью, участки ельников с примесью мелко- и широколиственных пород — по склонам, зеленомошные сосняки — на боровой террасе.

Фактором, вызывающим разнообразие растительности, нередко выступает и деятельность человека. Так, в типично лесных местообитаниях после сведения леса формируется и при постоянном сенокосении может очень долго существовать травянистая луговая растительность. Обычно на вырубке елового леса обильно возобновляется береза или осина, и тогда долгое время рядом находятся исходное еловое сообщество и производные из лиственных пород.

Растительный покров динамичен; причины его изменений во времени заключены как во внешних условиях, так и в природе самой растительности. Колебания погоды в разные годы (изменение количества осадков, количества солнечной радиации, приходящей к поверхности земли, изменение температурного режима) дают преимущество в развитии то одним, то другим видам, в связи с чем меняется соотношение в обилии видов. Такой же механизм действует и при длительном изменении климата. Разница заключается в том, что в первом случае изменения растительности имеют флуктуационный, циклический характер, во втором—устойчивый, могут быть необратимыми. Толчком к развитию динамических процессов служат всякого рода разрушения растительного покрова, деструкции: пожары, массовое размножение животных, поедающих растения, болезни, деятельность человека. Восстановление растительности (демутации), как

правило, выражается в последовательном изменении состава и строения покрова, иногда весьма длительном. При упомянутом, ранее зарастании еловой вырубке березой для полного восстановления елового леса требуется смена не менее двух поколений деревьев.

Таким образом, можно утверждать, что в растительном покрове происходят сложные и многообразные процессы. Тем не менее определить, что такое растительный покров, можно просто. Растительный покров, растительность — это совокупность всех живых растений на любой территории (акватории). Растительность занимает определенное пространство, и все свойства этого пространства, создаваемые ею (фитосреда или внутренняя среда), являются ее свойствами. Здесь дело не только и не столько в том, что растения меняют среду, а в том, что взаимодействия растений осуществляются через среду либо в форме перехвата друг у друга вещества и энергии, либо путем изменения условий существования. Эти процессы принадлежат растительному покрову как совокупности растений.

Следует иметь в виду, что растительный покров необязательно представлен сплошным ковром сомкнутых растений. Растительность, образно говоря, может быть и "дырчатой", и "сетчатой", и "клочковатой", это могут быть и отдельные небольшие по размерам и числу растений группы. Совокупность же одиночно произрастающих растений не может быть отнесена к растительности. Их существование (если и наблюдается) кратковременно: они либо исчезают, либо в силу растекания жизни входят в состав коллективов.

В состав растительного покрова следует включать все автотрофные растения по той причине, что все они занимают в экосистеме, в потоках вещества и энергии специфическое место и представляют собой в совокупности элемент экосистемы.

Растительность можно расчленить на однородные участки в разном масштабе, по разным признакам. Растительность этих участков можно назвать *растительной группировкой*. В. И. Василевич в книге "Очерки теоретической фитоценологии" (1983) дает следующую характеристику этому понятию: "Назовем растительной группировкой любое сочетание автотрофных макроскопических растений, пространственная однородность которого такова, что внутри него нельзя провести никакой существенной границы, подразделяющей его на группировки того же ранга. Растительная группировка может быть константно гомогенной, когда все основные параметры сохраняются неизменными на всем ее протяжении, или клинально гомогенной, когда по крайней мере в каком-то одном направлении в ее пределах параметры меняются плавно, по одному закону. Растительная группировка—это контур растительности, занимающий определенное место на поверхности земли или на любой другой поверхности (для группировок, созданных в лабораторных или производственных условиях)".

Растительная группировка в таком понимании является весьма широким понятием. Характер и размеры растительных группировок могут быть очень разными и зависят от признаков, на основе которых они выделяются. Например, по преобладанию хвойных или мелколиственных пород лесной массив может быть расчленен на участки хвойного и мелколиственного леса. Если же за основу принять преобладание одной древесной породы или нескольких пород, смешанных друг с другом, то могут быть выделены еловый лес, сосновый, березовый, осиновый, елово-березовый лес и т.д. Разумеется, в состав этих группировок входят и кустарничковый, и травяной, и моховой ярусы в пределах выделенных контуров.

Если в качестве признаков для членения выбрать доминирующие виды во всех ярусах, то членение происходит еще более дробное и будут выделены еловые участки с господством либо черники, либо кислицы и т.д. В основу выделения растительной группировки может быть положено участие в покрове групп растений (независимо от видовой принадлежности), сходных по своим требованиям к среде. Например, можно выделить группировку с господством гидрофильных осок в блюдцеобразном понижении на лугу. Можно использовать и один вид, если он экологически ярок, например неморальные элементы копытень (*Asarum europaeum*) или медуница (*Pulmonaria obscura*) — виды, произрастающие на относительно богатых лесных почвах. Основанием разделения могут служить размеры растений—выделяют крупнотравные и мелкотравные группировки. Легко заметить, что выбор признаков субъективен, так как он определяется исследователем и сообразен цели членения растительного покрова на участки. Сами же группировки являются объективной реальностью, поскольку обладают признаками, по которым они выделены.

Элементарной единицей растительности является *фитоценоз*. Фитоценозы представляют растительность как таковую, они охватывают все слои растительного покрова, все ярусы, если они выражены. Каждый фитоценоз— контур, устроенный по определенному закону, отличающемуся от законов соседних контуров. Под определенным законом понимается следующее. Состав и строение растительности могут быть однородными во всех частях фитоценоза и отличными от наблюдаемых в соседних фитоценозах. В других случаях они постепенно и направленно меняются в пределах контура (клинальный фитоценоз). Контур может быть мозаичным как по всей толще, так и в отдельных ярусах. При этом элементы мозаики либо диффузно распределены в пределах контура, либо складываются в определенный рисунок. Естественно, возникает вопрос, почему же отдельные элементы мозаики, даже в случае, если они охватывают всю толщу растительности, не являются фитоценозами? Чем определяется в каждом конкретном случае минимальный размер контура? Очевидно, он должен быть таков, чтобы свойства растительности устойчиво проявлялись и вне имеющегося окружения, т. е. состав и строение не изменялись бы вне данного окружения. Таким образом, фитоценоз можно определить как элементарный участок растительности, устроенный по определенному закону, который может существовать самостоятельно вне данного окружения. Следует иметь в виду, что выделить фитоценоз только на основе этой дефиниции сложно, для этого требуются дополнительные разъяснения о закономерностях распределения растений в пределах фитоценоза. Все особенности состава и строения фитоценоза определяются средой обитания, взаимодействием растений, историей формирования (предшествующим состоянием растительности на данном участке), воздействием человека. Фитоценоз — это частный случай растительной группировки, ее элементарная форма, далее не дробимая без потери свойств растительности фитоценоза как участка растительного покрова.

Наряду с термином "фитоценоз" широко используется и термин "растительное сообщество", они часто употребляются как синонимы. Вместе с тем нередко растительным сообществом обозначается любой растительный коллектив, где растения находятся в определенных взаимоотношениях, без указания на его размерность и характер организации. В этом случае растительное сообщество может рассматриваться как явление совместной общественной жизни растений. В таком широком смысле использован этот термин В.В.Алехиным (1935, 1950, 1951). Иногда со-

обществом растений называют не только совокупность всех растений на какой-либо территории, но и отдельные части растительности, например сообщество зеленых мхов на валуне под пологом древостоя, скопление лишайников на стволе дерева. Мы также рассматриваем растительное сообщество как явление общественной жизни.

Растительность является объектом изучения *геоботаники*; основные направления или проблемы ее следующие.

1. Дифференцированность растительного покрова в пространстве, расчленение его на единицы разного масштаба.
2. Разнообразии этих единиц, закономерности размещения в пространстве и их причины.
3. Изменение растительного покрова во времени (динамика) и его причины.
4. Взаимодействия растений друг с другом и со средой, приводящие к формированию сообществ определенного состава и строения.

В геоботанике можно выделить три основных раздела.

1. *Фитоценохорология* (хорологическая геоботаника, ботаническая география) рассматривает распределение в пространстве разных таксономических единиц растительности.

2. *Фитоценология* (фитосоциология, ценологическая геоботаника) изучает взаимодействие растений друг с другом, взаимодействие со средой, формирование структуры растительных сообществ, прежде всего фитоценозов и их комплексов, динамику этих процессов.

3. *Историческая геоботаника* исследует изменение растительности в геологических масштабах времени в связи с изменением климата и поверхности Земли и в течение столетий — под воздействием человека.

Растительность многообразна. Леса, луга, степи, растительность болот, тундр, пустынь имеют общие черты организации, но процессы, происходящие в них, обладают и своеобразием, связанным с господством в них растений разных жизненных форм, различиями в экологии видов. По этой причине могут выделяться частные геоботаники — лесоведение, луговоеведение, тундроведение и т.д.

Геоботаника пересекается с *флористикой* и *экологией растений*, частично включая их в себя.

Прежде всего обратим внимание на различие понятий "флора и "растительность". Флора (объект флористики) есть совокупность *видов*, а растительность — совокупность *особей* растений, представленных на какой-либо территории. Флористика изучает не только совокупности видов растений на разных территориях, но и историю формирования флор, распределение отдельных видов по территории (ареалы видов), их распространение (передвижение). Изучение распространения растений по земной поверхности и выявление законов этого распространения составляет предмет географии растений. Вместе с тем флора, т. е. перечень видов, является одной из характеристик растительного покрова, поэтому флористика отчасти оказывается включенной в геоботанику.

Экология растений выделяется не на основе своеобразия исследуемых объектов. Предметом изучения экологии растений являются процесс и результат воздействия внешней среды на растения, причем на разных уровнях — клетки, ткани, организмы, совокупности организмов. Различают экологическую анатомию, экологическую морфологию, экологическую физиологию, аутоэкологию (уровень организмов, популяций) и синэкологию (уровень сообществ). Экологию разделяют и по таксономическому признаку — экология бактерий, экология грибов, экология растений, эко-

логия насекомых и т. д. Таким образом, экология растений изучает растительный мир в определенном аспекте, следовательно ее можно включать в соответствующие разделы ботаники, не рассматривая как самостоятельную науку.

Аутэкология растений, занимаясь отдельными организмами, рассматривает особенности их роста и развития в связи с факторами среды. На популяционном уровне она изучает условия, в которых встречаются особи разных популяций, их численность, обилие и т.п., в зависимости от местообитания. Но эти же задачи относятся и к фитоценологии, являясь одним из элементов анализа фитоценологических процессов. *Синэкология* раскрывает закономерности приуроченности тех или иных сообществ к определенным условиям среды, влияние отдельных экологических факторов и их комплексов на состав и строение растительных сообществ. Все эти вопросы решаются в рамках фитоценологии (и вообще геоботаники), в том их определении, которые даны в этой книге.

В широком смысле экологию понимают и как науку о взаимоотношениях живых организмов со средой их обитания. При этом к среде относят не только абиотические элементы, но и живые организмы, и тем самым предметом изучения экологии считают и взаимодействие организмов друг с другом. Естественно, при таком толковании экологии геоботаника входит в ее состав.

В экологию входит и учение об экосистемах. *Экосистема*—особое явление, образование, которое представляет собой совокупность в любом пространстве взаимодействующих живых организмов и абиотической среды. Экосистема — целостное образование, элементы которого связаны потоком вещества и энергии. Элементы экосистемы выделяют по их специфической роли в круговороте вещества и энергии. Человек с его хозяйственной деятельностью является элементом экосистемы. Особый объект, своеобразие процессов и методов изучения дают основание считать учение об экосистемах самостоятельным разделом экологии. Для него можно использовать название "биогеоценология", используя термин, предложенный В. Н. Сукачевым (1942).

Термин "геоботаника" впервые был предложен в 1866 г. одновременно немецким ученым А.Гризебахом и русским почвоведом Ф. Рупрехтом. Гризебах ввел термин "геоботаника" вместо термина "география растений". Задачей геоботаники он считал описание пространственного расчленения растительного покрова. По Рупрехту, к геоботанике относится изучение растительного покрова в связи с физико-географическими условиями, прежде всего в историческом плане. Ясного определения этому термину он не дал. В 1896 г. И. К. Пачоский впервые употребил термин "фитосоциология" в смысле, близком к современному пониманию геоботаники, особо обращая внимание на роль взаимоотношений растений. Независимо от Пачоского этот же термин использовал в 1898 г. П. Н. Крылов. В 1909-1910 гг. В.Н.Сукачев также предлагал назвать науку о растительности фитосоциологией. Позже, в 1917 г., Р. М. Харпер определил фитосоциологию как науку о растительных сообществах. Небольшая работа И. К. Пачоского опубликована малым тиражом на польском языке, позже автор писал, что забыл о ней и считал автором термина "фитосоциология" В.Н.Сукачева. В 1918 г. Х.Гамс назвал учение о растительных сообществах фитоценологией. Название "фитосоциология" сохранилось до начала 30-х годов. Идеологизация науки привела к тому, что этому термину приписывали вредное влияние "буржуазной" науки, в нем видели опасность внедрения антропоморфизма в биологию. Конеч-

но, это была война с миражами, но под мощным влиянием высказываний Л. Г. Раменского, В. Н. Сукачева, В. В. Алехина, А. П. Шенникова и др. в научном обиходе утвердился термин фитоценология. В настоящее время широко используются как равноправные названия фитоценология и фито-социология. Истории геоботаники посвящены монографии И. Г. Дохман (1973) и Х. Х. Трасса (1976).

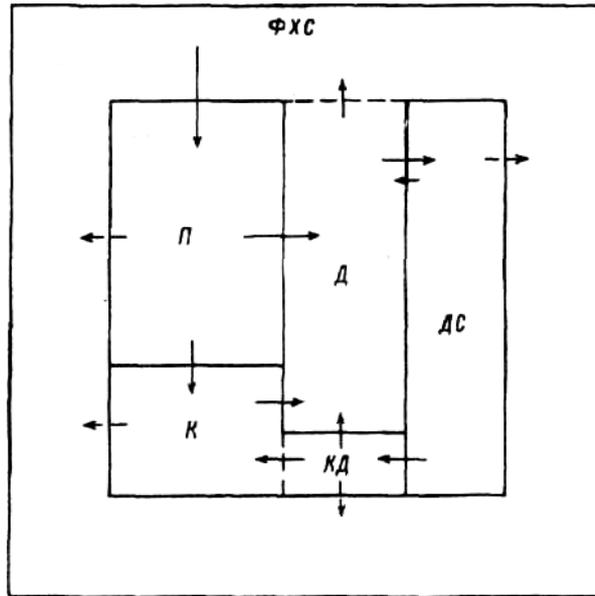
Настоящий учебник написан на основе специальных курсов лекций, читаемых авторами для студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета. Используются данные авторов и опубликованные в совместных работах с сотрудниками и студентами кафедры геоботаники и экологии растений—Г. Г. Герасименко, В. И. Трофимцом, Ю. И. Самойловым, Т. Н. Тарховой, Т. Н. Мишиной, В. Х. Сивушковой, А. Б. Ястребовым, И. В. Спрингелем, В. П. Бибиковым, В. Г. Агарковой. В этом случае ссылки на публикации отсутствуют. Латинские названия растений даны по книге С. К. Черепанова ("Сосудистые растения СССР", 1981), при использовании литературных данных оставлены названия, приведенные авторами.

Авторы благодарны Т. Л. Козьминской за большую помощь при подготовке рукописи к печати, а также А. Б. Ястребову и М. Ю. Тиходеевой.

ГЛАВА 1. МЕСТО РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОСИСТЕМЕ

Впервые термин "*экосистема*" был использован в 1928 г. гидробиологом Вольтереком (Woltereck, 1928). Несколько позже, по-видимому, независимо от него употребил этот термин и обосновал понятие "*экосистема*" геоботаник А.Тенсли (Tansley, 1935), после чего оно широко вошло в научный обиход. Появление этого понятия именно в геоботанике и гидробиологии не было случайным. По мере становления этих наук и углубления знаний о формировании, функционировании, динамике коллективов живых организмов становилось ясным, что понять эти процессы, не учитывая их связи со средой, невозможно. Экосистема в настоящее время понимается как совокупность в любом пространстве всех организмов и физической среды, взаимосвязанных обменом энергией и веществом. В 1942 г. В. Н. Сукачев ввел понятие "*биогеоценоз*", вложив в него тот же смысл, что и в понятие "*экосистема*", но ограничив биогеоценоз в пространстве пределами фитоценоза. Таким образом, в отличие от биогеоценоза экосистема "*безразмерна*". Это и однородный по составу и строению участок леса, и весь лесной массив, и растительность водораздела, разумеется в совокупности со всем живым населением и абиотической средой. Как экосистема может рассматриваться и вся биосфера земли. В настоящее время понятие биогеоценоз теряет свое ограничение рамками фитоценоза, термин "*биогеоценоз*" практически используется как синоним термина "*экосистема*". Экосистема (как и любая система) состоит из элементов, каждый из них выступает как целое и играет специфическую роль в передвижении вещества и энергии.

По способу питания, по источнику энергии, используемому организмами, *биоту* (совокупность организмов) можно разделить на продуцентов, консументов и деструкторов. К *продуцентам* относятся автотрофные организмы, использующие в качестве источника энергии для синтеза органического вещества солнечный свет. Автотрофы в основном фотосинтезирующие растения. Среди них доля организмов, получающих энергию иным способом, например в результате окисления сероводорода (некоторые синезеленые водоросли) или иона аммония (нитрифицирующие бактерии), невелика. Продуценты представляют первое звено в цепи синтеза органического вещества, циркулирующего в экосистеме. *Консументов* объединяет следующее общее свойство: источником энергии и используемым при построении тела исходным материалом служит органическое вещество, получаемое при поедании растений или других живых организмов. *Деструкторы*—редуценты (бактерии и грибы) и детритофаги (животные, поедающие детрит). Деструкторы получают энергию, аккумулированную в детрите, и в конечном счете сопряженно с физико-химическими процессами минерализуют органические вещества. Среди консументов выделяется группа организмов, питающихся детритофагами. В *абиотическую среду* включаются неорганическое вещество, мертвое органическое вещество (детрит), энергия, физические поля. *Детрит* занимает особое место в экосистеме. Будучи продуктом биоты, он поставляет для части биоты энергию (в связанном виде), служит передаточным звеном в движении органического вещества от продуцентов и консументов к деструкторам. Поэтому абиотическую среду логично разделить на физико-химическую среду и детрит. Следует иметь в виду, что границы между некоторыми элементами биоты размыты. В частности, большинство детритофагов (некоторые простейшие, нематоды, коловратки, почвенные клещи, дождевые черви и т. д.) всеядны: вместе с детритом они



Поток энергии в экосистеме.

ФХС — физико-химическая среда, Д — детрит, П — продуценты, К — консументы, питающиеся продуцентами и консументами, КД — консументы, питающиеся деструкторами, ДС — деструкторы (редуценты и фитофаги). Сплошная стрелка — ассимилируемая энергия, использующаяся при метаболизме, штриховая — выделяемая тепловая энергия.

поедают и находящуюся в нем микрофлору. Травоядные консументы могут выступать как детритофаги, поедая отмершие части растений.

Рассмотрим поток энергии в экосистеме (см. рисунок). Необходимо обратить внимание на следующие обстоятельства. Вход, т.е. первичная ассимиляция свободной энергии, осуществляется только продуцентами. На всех этапах движения энергии она расходуется на функционирование живых организмов. Выделяется энергия главным образом в виде тепла и не может быть вновь использована для синтеза органического вещества. Энергия, аккумулированная в детрите, не только используется деструкторами, но и высвобождается в результате физико-химических процессов. Поток энергии имеет векторный характер (определенное направление) и незамкнут.

Движение углерода в экосистеме во многом сходно с потоком энергии. И это понятно — энергия расходуется на синтез и трансформацию органического вещества, основу которого составляет углерод. Но есть и принципиальное различие. Углерод поглощается продуцентами в виде CO_2 (CO_g в незначительном количестве поглощается и животными) и выделяется живыми организмами как продукт дыхания также в виде CO_2 . Таким образом, имеет место круговорот углерода в экосистеме.

Необходимым строительным материалом при синтезе белков и нуклеиновых кислот является азот. Движение азота в экосистеме также имеет циклический характер. Но его круговорот сложнее и несколько по-иному определяет роль растительности в экосистеме. Подавляющее большинство растений не способны ассимилировать свободный азот N_2 (в атмо-

сфере преобладает именно такая форма*), поэтому вход азота в биоту осуществляется в результате деятельности азотфиксирующих организмов — бактерий и синезеленых водорослей, свободно живущих и симбиотических. Это поставщики связанного азота растениям. Животные потребляют азот в составе органических соединений. Редуценты, используя соединения азота для энергетических процессов, освобождают азот как в доступной для потребления растениями форме (аммиак, аммоний, нитраты, нитриты), так и в виде свободного азота. Исходя из особенностей круговорота азота, можно выделить особый элемент биоты—совокупность свободно живущих организмов-азотфиксаторов, поэтому свободноживущих синезеленых водорослей — азотфиксаторов не следует относить к растительности. Симбиотические бактерии и синезеленые водоросли могут рассматриваться как части особой растений-хозяев, вместе с которыми они входят в состав растительного покрова. Мы не будем описывать круговороты других веществ в экосистеме, отметим только, что при их анализе также обнаруживается специфическая роль растительности.

Из сказанного можно сделать вполне определенный вывод — растительность как совокупность живых растений осуществляет первичный синтез органического вещества и аккумуляцию в нем энергии, которые используются другими группами организмов. С этой точки зрения растительность может рассматриваться как целое, как специфическое явление природы, занимающее особое положение по отношению к другим компонентам экосистемы. Такой вывод правомерен для локальных экосистем малого раз мера и тем более справедлив для экосистемы земного шара. Степень замкнутости обмена веществом и энергией возрастает по мере увеличения размеров экосистем.

Особая роль растений в живой природе заключается и в том, что они производят хирально чистое органическое вещество. Молекулы органических веществ существуют в форме оптических изомеров — правых и левых. Живой природе свойственна хиральная чистота: в белках содержатся только левые аминокислоты, а в нуклеиновых кислотах — только правые сахара. Их антиподы, включаясь в процесс синтеза, не позволяют образовываться достаточно длинным молекулам, что приводит к серьезным аномалиям строения и развития организмов. В природе, как уже сказано, хиральная чистота обеспечивается растениями. Человек же, используя химический синтез, сознательно или случайно может создать (а иногда это и делает) рацемические смеси, содержащие поровну правые и левые изомеры. Их введение в систему в виде продуктов питания или лекарственных средств нарушает нормальную жизнедеятельность организмов. Так проявляется полная зависимость человека от природной среды при всем его могуществе. Человек как животное должен был бы включаться в консументы. Потребляя органическое вещество, создаваемое биотой, он таковым и является. Вместе с тем, создав индустриальную цивилизацию, изменяя поток вещества и энергии, он выделился в особый элемент экосистемы, выполняя, в частности, в ней деструктивную роль.

Растительность, являясь определенным звеном круговорота вещества и энергии, изменяет абиотическую среду. Ранее говорилось, что растительность — основной поставщик мертвого органического вещества. Переработка детрита деструкторами и абиотические физико-химические процессы приводят к образованию особого природного тела — почвы. По-

*В атмосфере содержится лишь незначительное количество связанного азота в виде нитратов, доступных для потребления растениями. Он выделяется в результате вулканической деятельности, а также образуется при грозах.

глощая и отражая световой поток, растения создают в толще растительного покрова иную световую обстановку, чем вне ее. В растительном покрове создается более мягкий тепловой режим, чем существующий на открытом месте, обычно это выражается в меньшем колебании температуры. Растительность существенно меняет баланс влаги. Осадки частично задерживаются надземными частями (кронами) растений, и не все попадают в грунт. Поглощая и транспирируя влагу, растительность влияет на уровень грунтовых вод. Препятствуя быстрому скатыванию ливневых осадков по поверхности почвы в отрицательные элементы рельефа, растительность способствует равномерному распределению воды по поверхности. В лесах под пологом древостоя вследствие отражения и поглощения солнечных лучей деревьями таяние снега происходит медленнее, благодаря чему значительная часть воды просачивается в грунт. Растительность препятствует движению воздуха. Воздух, содержащий водяной пар, образовавшийся в результате испарения и транспирации, большей частью остается в толще растительности. Здесь его влажность выше и меньше колеблется, чем в открытом пространстве. Таким образом, растительность выступает как своеобразный трансформатор абиотической среды.

Теперь рассмотрим роль элементов экосистемы в функционировании растительности. Для растений абиотическая среда прежде всего служит источником вещества и энергии, фотосинтетически активной радиации, углекислоты, кислорода, воды, азота, всех элементов минерального питания, т.е. она выполняет *трофическую роль*. Количество энергии и содержание элементов питания определяют интенсивность роста и развития растений. Поскольку у разных растений потребности неодинаковы, содержание элементов питания в конкретном месте для растений одних видов оказывается более благоприятным, чем для других. Тем самым производится отбор видов растений и формируется растительность определенного состава и строения.

Целый ряд свойств среды таких, как температурный режим, давление водяного пара, кислотность почвенного раствора, фазовое состояние среды (жидкое, газообразное, твердое) и т.п., не будучи продуктами потребления, также оказывают влияние на жизнедеятельность растений. Эти характеристики среды и их воздействия на растения в отличие от трофических можно назвать *ситуационными*. Так, ассимиляция, физиологические и биохимические процессы могут проходить только при определенном температурном режиме; от температуры среды зависит и их интенсивность. Например, существуют оптимальные температурные условия для фотосинтеза и дыхания. Поглощение влаги и транспирация зависят от температуры, скорость транспирации связана с влажностью воздуха (давлением водяного пара). Поглощение почвенного раствора зависит от его кислотности, и оптимальная кислотность для разных видов неодинакова. Фазовое состояние субстрата полностью определяет состав растительности. Плавающие водные растения практически целиком находятся в жидкой среде, укореняющиеся погруженные водные растения — в жидкой и твердой. В трех средах (жидкой, газовой и твердой) существуют прибрежно-водные и болотные растения, в двух (газовой и твердой) — сухопутные. Об участии среды в распространении зачатков растений уже говорилось во введении (перенос семян и плодов ветром, водой, животными). Среда выступает и как деструктивный, разрушающий растительность фактор. Эту роль выполняют не только явления абиотической среды, например электрические разряды, приводящие к пожарам, но и жи-

вотные— фитофаги, и, наконец, человек как при непосредственном использовании растительности, так и вследствие иной хозяйственной деятельности. Вмешательство человека, конечно, может быть и конструктивным (создание посевов, посадок, регулирование состава, строения естественных растительных сообществ).

Среда непосредственно участвует во взаимодействии растений. В ней сосредоточены ресурсы питания, подлежащие перераспределению между взаимодействующими объектами. Характер распределения определяет тип взаимоотношений. Растения-соседи потребляют воду и элементы минерального питания из одного источника, при их дефиците вступают в конкурентные отношения за средства существования. При последовательном в пространстве или во времени потреблении вещества и энергии распределение ресурсов носит иной характер. Листья растений верхних ярусов поглощают часть солнечной энергии, и чем ниже в толще растительного покрова находится фотосинтезирующий аппарат, тем меньшее световое довольствие он имеет. Корни растений, находящиеся ближе к поверхности, всасывают часть влаги осадков, проникающих в почву, сокращая таким образом ее потребление корневыми системами, расположенными ниже. В этих случаях одни растения ограничивают использование ресурсов другими.

Ситуационные свойства среды в значительной мере формируются в результате воздействия растений. В частности, здесь имеется в виду тепловой режим, поддержание влажности в определенных пределах и т. п. Трансформируя среду, растения влияют на себя и на своих партнеров. Так, в создании и температурного режима, и режима влажности воздуха в лесу первостепенную роль играет древостой, следовательно кустарники, кустарнички, травы находятся под его влиянием. В таежных лесах образуется слой мертвого органического вещества — подстилка, основным материалом которой служат отмирающие части древесных растений, мхов при развитии мохового ковра. Для ряда лесных растений— кислицы (*Oxalis acetosella*), майника (*Maianthemum bifolium*), черники (*Vaccinium myrtillus*) — лесная подстилка представляет субстрат, в котором расположены их корневые системы. Известно явление аллелопатии — выделение растениями в воздух и почву ингибиторов и стимуляторов, соответствующим образом влияющих на физиологические и биохимические процессы. Среда выступает переносчиком этих веществ. Животные, поедая или вытаптывая одни растения, ставят в преимущественное положение другие, т. е. регулируют взаимоотношения растений.

Таким образом, все основные взаимодействия растений происходят через среду, с ее помощью. Среда — это и ресурсы вещества и энергии, и условия существования растительности и средства взаимодействия растений, и канал связи между ними, и регулятор взаимодействия между растениями.

Определим, что такое среда, и рассмотрим в связи с этим такие понятия, как экологические факторы, ценотические факторы, экотоп, биотоп. *Среда* — это совокупность всех тел и веществ, потоков энергии, полей (имеются в виду электрическое, магнитное, гравитационное поле), окружающих живые организмы и взаимодействующих с последними прямо или косвенно, постоянно или временно. Естественно, что среду имеют отдельные организмы и их совокупности. Для отдельного растения окружающие и воздействующие на него растения составляют компонент среды. В среду входят также и гетеротрофы, естественно в тех случаях, когда они влияют на растения. Очевидно, что механизмы взаимодействия растений

с живыми и неживыми компонентами среды разные. По этому признаку среду следует разделить на *абиотическую* и *биотическую* (*биоцен*).

При изучении растительности фитоценолога интересуют свойства абиотической среды, рассмотренные под определенным углом зрения, а именно по отношению к растениям. В связи с этим мы пользуемся понятием *экологический фактор*, понимая его как воздействие элемента абиотической среды на растения (и вообще на живые организмы). Воздействие неотделимо от элемента среды, поэтому в качестве экологического фактора можно называть элемент, имея в виду и его воздействие. Как экологический фактор могут выступать свет, тепло, вода, продукты питания, кислотность почвенного раствора, плотность грунта, концентрация солей в почве и т.п. Среда проявляет себя как совокупность экологических факторов. Можно выделить элементарные экологические факторы, относя к ним воздействия отдельных компонентов абиотической среды, имеющих узкоспецифический характер: фотосинтетически активная радиация (ФАР), углекислота, кислород, всасываемая растениями вода, влажность воздуха, каждый из элементов минерального питания. В качестве экологического фактора может рассматриваться и комплекс элементов абиотической среды: климат, характеризующийся количеством света, тепла, осадков, распределением их по сезонам и т. д., плодородие почвы и т. п.

Наряду с экологическими факторами выделяют *ценотические факторы*. В литературе их называют также биоценотическими, биотическими, фитоценотическими. Под ценотическими факторами обычно подразумеваются воздействия живых организмов. Биоцен проявляет себя как совокупность ценотических факторов. Способы, механизмы воздействия живых организмов друг на друга могут быть специфическими и неспецифическими. Так, конкурентные отношения могут возникать только между живыми организмами, в этом состоит их специфичность. Большая часть взаимоотношений растений друг с другом осуществляется в результате трансформации ими элементов абиотической среды. Такие взаимодействия неспецифичны, поскольку здесь непосредственно воздействуют эти измененные компоненты среды. В подобных случаях воздействия по существу являются экологическими.

Абиотическую среду по признаку ее трансформированности живыми организмами делят на экотоп и биотоп. *Экотоп*—это абиотическая среда, не преобразованная растениями, а *биотоп* представляет собой совокупность элементов абиотической среды, измененных растениями (подробнее см. гл.3).

Подведем некоторые итоги. Растительность может рассматриваться как особый элемент любой экосистемы. К растительности относятся все живые растения на том основании, что они играют одинаковую роль в потоках энергии и вещества в экосистеме*. Среда, определяющая существование и особенности растительности, одновременно трансформируется ею. Все основные взаимодействия растений осуществляются через среду. Следовательно, изучение растительности, если имеются в виду не только

*Обычно при описании растительности геоботаники учитывают прежде всего высшие растения, а из низших — лишайники и крупные водоросли; одноклеточные водоросли лишь в тех случаях, когда они образуют компактные легко визуально оцениваемые скопления. Фототрофные бактерии и одноклеточные фототрофные водоросли из-за микроскопических размеров, рассеянности в пространстве (хотя в совокупности они могут образовывать значительные массы живого вещества) требуют особых, специфических методов учета, поэтому при описании растительности, как правило, во внимание не принимаются.

констатация ее состава, строения, разнообразия, но и выявление процессов, происходящих в ней, причин, приводящих к формированию тех или иных растительных сообществ и их изменению, невозможно без анализа прямых и обратных связей между растительностью и средой. Однако исследование растительного покрова не следует отождествлять с изучением экосистем. Экосистема и растительность — разные уровни организации живого. Растительность — функциональная часть экосистемы, элементы растительности и процессы, происходящие в ней, специфичны, свойственны только ей, а не экосистеме как целому.

ГЛАВА 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВИДОВ

Влияние экологических факторов на растения на уровне организмов изучается в рамках аутоэкологии растений. Эффективное использование ресурсов среды и нормальное развитие растений обеспечивается морфологическим и анатомическим строением, специфическими физиологическими и биохимическими процессами, адекватными экологической обстановке. Приспособленность растений к среде наиболее ярко проявляется в случае экстремальных значений экологических факторов (малое количество воды, света, большая концентрация солей в почве и т. п.). Наглядным примером служат растения аридных зон, защищенные от больших потерь влаги. Вместе с тем эти приспособления не мешают развиваться ксерофитам и при высокой обеспеченности влагой. Специализация строения, физиологических и биохимических функций у растений любой экологической группы не столь узка, чтобы они не могли существовать в некотором диапазоне значений экологического фактора. Однако специализация накладывает определенные ограничения: существуют пределы, за которыми растения данного вида развиваться не могут. Например, защитные приспособления настоящего ксерофита ковыля волосатика (*Stipa capillata*) оказываются недостаточными в особо жестких условиях пустыни. Конечно, наблюдаются некоторые адаптационные изменения строения и физиологии под действием экологических факторов, например, может меняться вязкость цитоплазмы и соответственно водный обмен, но эти изменения ограничены рамками, заданными генотипом.

Таким образом, растения каждого вида имеют свою *экологическую амплитуду*, в пределах которой могут существовать и оптимальные значения экологических факторов, в наибольшей мере соответствующие их биологическим особенностям.

Экологические группы видов

На основе морфологических, анатомических, физиологических и биохимических признаков растений и их соответствия грациям экологических факторов созданы эколого-морфологические классификации видов растений, отражающие их отношение к отдельным экологическим факторам. Напомним основные экологические группы растений*.

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

Ксерофиты способны длительное время переносить в условиях теплого климата недостаток воды. Они подразделяются на эуксерофиты, гемиксерофиты, пойкилоксерофиты. *Эуксерофиты* имеют сравнительно неглубокую корневую систему и ксероморфное строение надземных органов (опушение, плотные поверхностные ткани, рассеченные листья, редукция листового аппарата и т. п.). При глубоком обезвоживании цитоплазма остается живой, при этом сохраняется активность ферментов. У ксерофитов высокое осмотическое давление клеточного сока. *Гемиксерофиты* также имеют ксероморфные черты, но их корневые системы глубокие, достигают водоносных горизонтов в грунте. *Пойкилоксерофиты* переносят засуху, впадая в анабиоз. *Суккуленты*, у которых сильно развита

*Подробную их характеристику можно найти в наиболее доступных учебниках экологии растений: Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368с; Куль-тиасов И.М. Экология растений. М., 1982. 384с; Шенников А.П. Экология растений. М., 1950. 375с

водозапасающая паренхима в листе или стебле (иногда в корне), надежно защищены от испарения влаги плотной поверхностной тканью с малым количеством устьиц, часто покрытой восковым налетом. Ткани суккулентов обладают высокой водоудерживающей способностью благодаря гидрофильным веществам. Кроме того, для этих растений характерен частично замкнутый обмен воды—используется метаболическая вода. *Гигрофиты*— сухопутные растения, произрастающие в условиях высокой влажности грунта и воздуха. У них нет приспособлений, ограничивающих расход влаги, и гигрофиты крайне неустойчивы к ее дефициту. *Мезофиты* занимают промежуточное положение между ксерофитами и гигрофитами. По-видимому, им свойственна несколько большая пластичность строения и физиологических процессов. В более сухих условиях местообитания мезофиты приобретают некоторые ксероморфные черты. Среди мезофитов выделяют особую группу эфемеров и эфемероидов, вегетация которых длится всего несколько недель. Представители этой группы, обитающие в засушливых зонах, используют для вегетации период с достаточной водообеспеченностью. Особое положение занимают *психрофиты* и *криофиты*. Для них характерен ксероморфизм. Дефицит водоснабжения у психрофитов связан с низкими температурами, хотя они произрастают в достаточно влажных местообитаниях. Кριοфиты—растения сухих и холодных местообитаний (высокогорья), поэтому у них темпы водообмена замедлены. *Гидрофиты*—растения водной среды, имеющие комплекс морфолого-анатомических и физиологических приспособлений к существованию в ней. Гидрофитов отличает развитие аэренхимы — губчатой ткани, чем обеспечивается доступ воздуха в организм.

По отношению к свету обычно выделяют три группы растений: *светолюбивые* (гелиофиты), *тенелюбивые* (сциофиты) и *теневыносливые*. Для гелиофитов оптимум освещения соответствует наблюдаемому на открытых местах (полное солнечное освещение). Сциофиты не растут на открытых местах и нуждаются в притенении. У теневыносливых растений оптимум светового довольствия соответствует освещенности открытого местообитания или незначительно притененного. Главная же их особенность состоит в способности нормально развиваться как при полном освещении, так и при недостатке его, т. е. экологическая амплитуда охватывает зону гелиофитов и сциофитов. Различное отношение к световому потоку гелиофитов и сциофитов обеспечивается разным морфолого-анатомическим строением их фотосинтезирующих органов. У сциофитов, как правило, общая фотосинтезирующая поверхность больше, листовой аппарат обычно расположен в горизонтальной плоскости. У гелиофитов палисадная ткань хорошо развита, причем у многих не только у верхней, но и у нижней поверхности листа. Клетки мезофила у гелиофитов мельче и плотнее "упакованы". Различается и пластидный аппарат, так, у сциофитов хлоропласты крупные и расположены более редко, чем у гелиофитов. Имеется и ряд иных отличий. Однако наблюдается большая пластичность гелиофитов и сциофитов практически по всем признакам, поэтому экологическая амплитуда этих растений относительно света обычно весьма велика.

Перечислим основные экологические группы, выделенные по отношению к иным экологическим факторам.

По отношению к кислотности почвы: *ацидофилы* (растения, предпочитающие кислые почвы), *базифилы* (растения щелочных почв), *нейтрофилы*. По отношению к содержанию в почве элементов минерального питания (ряд по уменьшению требовательности к почвенному плодородию):

эутрофные—мезотрофные — олиготрофные — дистрофные. Растения, нуждающиеся в повышенном содержании в почве азота, — *нитрофилы*. По отношению к содержанию солей в почве: *галофиты* (приспособленные к высокому содержанию солей) и *гликофиты* (растения незасоленных почв). По отношению к некоторым механическим свойствам грунта и связанным с ними особенностям водного режима: *псаммофиты* (растения песков), *литофиты* (растения скального грунта).

Виды растений непрерывно распределены по шкале любого экологического фактора, поэтому границы между экологическими группами условны. Это позволяет выделять промежуточные группы, например ксеромезофиты, мезоксерофиты и т.д. Неопределенность границ между экологическими группами нередко приводит к тому, что разные исследователи относят один и тот же вид к различным экологическим группам. Для этого есть и объективные причины: в силу пластичности растения одного вида могут экологически различаться в разных частях его ареала. Так, грудница (*Linosyris villosa*) в северных степях приурочена к солонцеватым почвам, а в сухих степях — к незасоленным темно-каштановым почвам (Виноградов, 1964). Типичный представитель верховых болот — багульник (*Ledum palustre*) — в северной подзоне тайги выходит под полог леса на минеральный грунт. Нередко играет роль и психологический момент. Например, луговед, имея дело с мезофитами, склонен отнести растения с признаками ксероморфизма к ксерофитам, а специалист по степной растительности сдвигает границу между ксерофитами и мезофитами в сторону большей сухости почвы и большей выраженности ксероморфизма.

Для фитоценолога особый интерес представляют форма связи видов с факторами среды, теснота связи с ними и индикационные свойства видов.

Форма и теснота связи видов с экологическими факторами

Форма связи. Под формой связи понимается характер изменения количественных характеристик (признаков) популяций растений по экологическому градиенту. Такими характеристиками могут быть: 1) обилие, выраженное проективным покрытием (горизонтальная проекция надземных органов на почву, выраженная в процентах), массой на единицу площади, числом экземпляров (особей, побегов) на единицу площади; 2) встречаемость — отношение числа площадок, на которых отмечен вид, к общему числу учетных площадок в долях от единицы или процентах; 3) средние размеры растений, их прирост и другие параметры, отражающие жизнен-

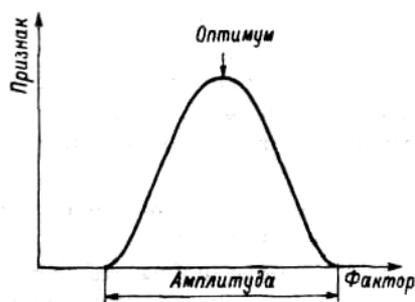


Рис. 2.1. Форма связи вида с экологическим фактором при отсутствии ограничений.

ное состояние растений и т.п.

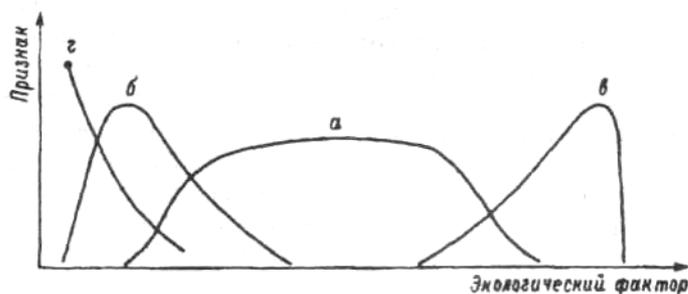


Рис. 2.2. Типы форм связи видов с экологическими факторами, а—при экологической неоднородности популяций; б-в— при экстремальных значениях экологического фактора.

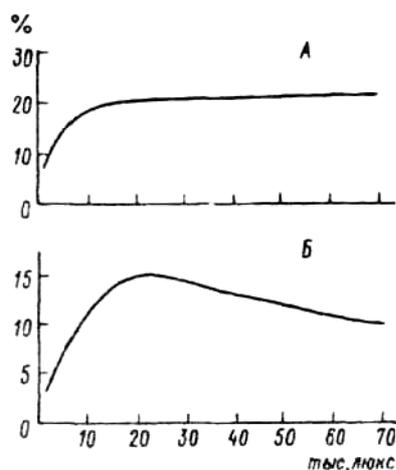


Рис. 2.3. Зависимость среднего проективного покрытия (А) и удельной площади проективного покрытия (Б) подроста ели от освещенности (по: Злобин, 1960).

Удельная площадь проективного покрытия — отношение проективного покрытия к числу особей.

Если нет каких-либо ограничений, зависимость характеристики популяции от значений фактора выражается колоколообразной симметричной кривой (рис.2.1). Отмечены два параметра кривой, которые обычно использует фитоценолог: *экологический оптимум* и *экологическая амплитуда* вида по отношению к рассматриваемому фактору. Такая симметричная колоколообразная кривая представляет скорее исключение, чем правило. Она имеет место при определенных условиях: если популяция экологически однородна (что, по-видимому, редкое явление), если экологическая амплитуда находится вне зоны экстремальных значений экологического фактора; при постоянных или меняющихся синхронно с исследуемым фактором значениях других экологических факторов; наконец, в отсутствие сильных конкурентов. Понятно, что подобные условия можно соблюсти только в эксперименте. Обработка материалов, полученных в природной обстановке, дает типы кривых (рис.2.2.). Экологическая неоднородность популяции может приводить к тому, что вершина кривой "срезает-

ся" (рис.2.2,а). Возможно, это объясняется тем, что для разных экотипов в пределах популяции оптимальными становятся разные значения экологического фактора. Несколько уплощенная вершина кривой наблюдается и при экологической однородности популяции, поскольку в зоне оптимальных значений фактора вид менее чутко реагирует на его изменение. Симметричная кривая может сформироваться только в том случае, если значимость изменения фактора по обе стороны от оптимума для растений одинакова. В зоне, близкой к экстремуму экологического фактора, шкала, по-видимому, становится неравномерной, т. е. чем ближе к крайнему значению экологического фактора, тем большее значение для растений имеет каждый шаг на шкале. По этой причине линия регрессии становится асимметричной (рис.2.2,б,в). Иногда экологический оптимум вообще соответствует крайнему значению экологического фактора в естественных условиях (рис.2.2,г). Для иллюстрации приведены примеры асимметричных кривых (рис.2.3-2.6).

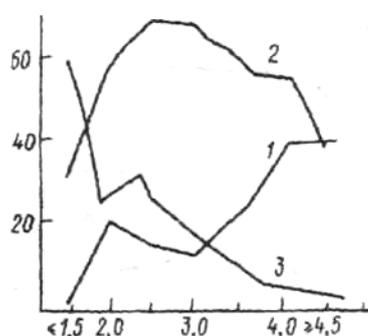


Рис. 2.4. Зависимость встречаемости видов от мощности наллка (по: Самойлов, 1970).

1 — *Deschampsia caespitosa*; 2—*Geranium pratense*; 3—*Convallaria majalis*.

По оси абсцисс — мощность наллка, см; по оси ординат — встречаемость, %.

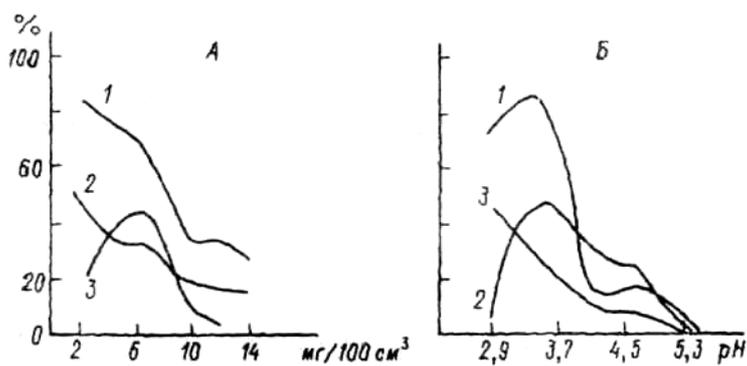


Рис. 2.5. Зависимость проективного покрытия, %, некоторых видов зеленых мхов от содержания подвижного азота (А) и кислотности верхнего слоя подстилки (Б) в еловых лесах (по: Тархова, 1970).

1 — *Phurozium skreberi*; 2—*Hylocomium splendens*; 3—*Dicranum undulatum*.

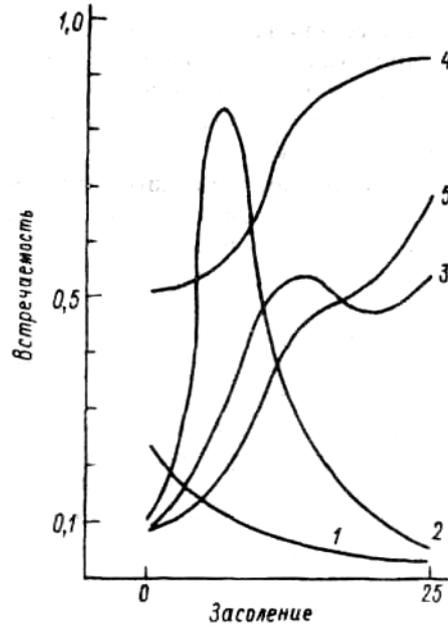


Рис. 2.6. Зависимость встречаемости некоторых видов солончаковых лугов Башкирского Зауралья от градиента засоления, % (по: Карпов, 1971)

1 — *Stipa pennata*, 2—*Trifolium repens*, 3—*Potentilla anserina*, 4 — *Festuca orientalis*, 5—*Juncus gerardii*.

Необходимо различать потенциальные экологические оптимумы 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-фитоценологический; экологический — фитоценологический. Нам кажется, что лучше использовать термины *аутэкологические* оптимум и амплитуда и *синэкологические* оптимум и амплитуда. Аутэкологические оптимум и амплитуда могут быть надежно установлены только в эксперименте с чистыми одновидовыми посевами при оптимальных для исследуемого вида значениях всех прочих экологических факторов. Синэкологические оптимум и амплитуда выявляются на основе наблюдений в естественных условиях с охватом всех местообитаний исследуемого вида. В связи с этим А. А. Ниценко (1963) выделяемые группы рассматривал не как эколого-физиологические, а лишь как индикаторные, и предлагал изменить их название, например ксерофиты называть ксеротопами, мезофиты — мезотопами и т. д.

Аут- и синэкологические оптимумы и амплитуды обычно не совпадают. На это обратил внимание М. Ф. Короткий, который еще в 1912 г. в работе "К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы" писал: "Для всякого очевидно, что каждому растению соответствует определенный оптимум условий. Но можно с большой уверенностью сказать, что в природе при естественном ходе вещей растение почти никогда при оптимальных условиях не встречается" и далее "... если мы встречаем данное растение при определенных внешних и, в

частности, почвенно-грунтовых условиях, то это еще не значит, что данные условия наиболее благоприятны для развития этого растения, чем для других ... но это первое растение может не встречаться при многих внешних условиях, при которых оно могло бы с успехом существовать, но откуда его вытесняют другие растения".

Причины несовпадения ауто- и синэкологических характеристик могут быть разными. Оптимальные для вида значения какого-либо фактора могут различаться в зависимости от выраженности иных экологических факторов. Опытным путем Х.Элленберг (Ellenberg, 1954) установил, что максимальный урожай райграса высокого (*Arrhenatherum elatius*) при низкой обеспеченности азотом приурочен к местообитаниям с глубиной грунтовых вод 50 см, а на фоне высокого содержания азота их понижение даже до 100 см не приводит к уменьшению урожая. Здесь, видимо, наблюдается явление, названное частичной компенсацией факторов. Некоторые экологические факторы связаны друг с другом. Так, в пределах одной климатической зоны сопряжены количество солнечной радиации и влажность воздуха. В естественных условиях верхняя граница синэкологической амплитуды *Oxalis acetosella* находится ниже освещенности открытого места, но на открытом месте и влажность воздуха меньше, поэтому границы аутоэкологической амплитуды кислицы по отношению к свету можно установить только в эксперименте, выращивая ее при полном освещении в условиях высокой влажности воздуха, соответствующей той, что наблюдается под пологом леса.

Существенно влияет на синэкологическую амплитуду фитоценотическая обстановка. Сильные конкуренты и виды, значительно изменяющие среду, могут вытеснять более слабые виды из благоприятных для них условий местообитания, и синэкологическая амплитуда их становится заметно уже аутоэкологической. Такое явление еще в 1917 году заметил А. Тенсли. Два подмаренника—*Galium pumilum* и *Galium sylvestre* нормально развиваются (в опыте) на кислых и карбонатных почвах. В смешанных посевах на кислой почве *G.pumilum* вытесняет *G.sylvestre*, а на карбонатной почве наоборот. Х.Элленберг (Ellenberg, 1974) обнаружил, что для ожики (*Lusula lusuloides*) в одновидовых посевах аутоэкологический оптимум кислотности почвы составляет рН 6,5, а амплитуда—рН 3,5-8,5, тогда как синэкологическая амплитуда всего рН 3,5-5,5, т.е. аутоэкологический оптимум этого вида лежит за пределами синэкологической амплитуды. В результате взаимовлияния растений (конкуренции, трансформации растениями факторов среды) отдельные виды могут вытесняться из благоприятных для них условий, благодаря чему появляются два синэкологических оптимума. Так, сомкнутые сосновые древостой чаще встречаются в двух местообитаниях, контрастных по условиям увлажнения,— это сухие, бедные пески и сырые, тоже бедные доступными для питания минеральными веществами почвы*. Здесь и находятся два синэкологических оптимума сосны. Взаимное расположение ауто- и синэкологических оптимумов ярко иллюстрирует Элленберг (рис.2.7).

Не следует думать, что оптимумы всегда и значительно отличаются друг от друга. А.П.Шенников (1942) в опытах с пересадками растений выявил разные соотношения аутоэкологических и синэкологических оптимумов и амплитуд. У типчака (*Festuca sulcata*) оптимумы не совпадают, а аутоэкологическая амплитуда значительно шире синэкологической. У ли-

* На заболоченных местообитаниях сосна представлена иными, чем на сухих почвах, экотипами.

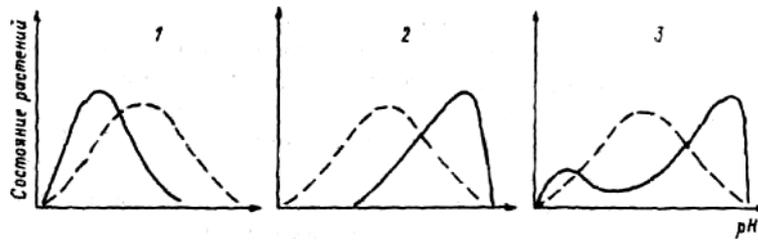


Рис. 2.7. Аутэкологическая (штриховая линия) и синэкологическая (сплошная линия) амплитуды (по: Ellenberg, 1956).
1 — *Alopecurus pratensis*; 2 — *Tussilago farfara*; 3 — *Convallaria majalis*.

сохвоста (*Alopecurus pratensis*), полевицы собачьей (*Agrostis canina*), луговика дернистого (*Deschampsia cespitosa*), осоки черной (*Carex nigra*), ястребинки волосистой (*Hieracium pilosella*), кошачьей лапки (*Anthennaria dioica*) аутэкологический и синэкологический оптимумы незначительно различаются. У кошачьей лапки, ястребинки волосистой, лапчатки прямой (*Potentilla erecta*), белоуса (*Nardus stricta*), полевицы собачьей аутэкологическая и синэкологическая амплитуды близки друг к другу. У конкурентно сильных видов и мощных эдификаторов тот и другой оптимумы обычно, по-видимому, должны совпадать. Кроме того, совпадение может наблюдаться в отсутствие конкурентов при обитании в экстремальных условиях, например засоления. При тщательном анализе обширного материала, собранного в естественных условиях, у многих видов можно выявить крайние значения экологических амплитуд по единичным находкам растений в несвойственных им условиях, не прибегая к экспериментам. К примеру, *Deschampsia cespitosa* имеет репутацию вида, приуроченного к кислым и бедным почвам. Но единичные находки представителей вида на щелочных карбонатных почвах существенно расширяют его амплитуду. Успешное выращивание его на щелочном грунте свидетельствует о совпадении границы аут- и синэкологической амплитуды этого вида.

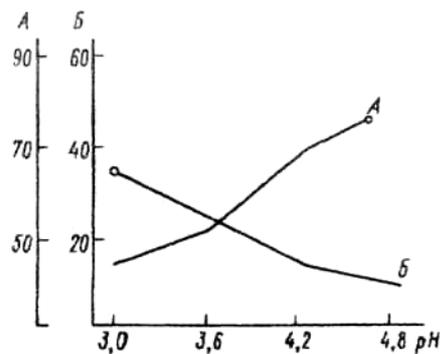


Рис. 2.8- Различие экологического оптимума, определенного по встречаемости (А) и проективному покрытию (Б) у *Maianthemum bifolium*, по отношению к кислотности почвы в еловых лесах.

Положение оптимума отмечено кружком.

Иногда удается установить соотношение аут- и синэкологических амплитуд и оптимумов, используя разные характеристики популяций, а

именно обилие и встречаемость видов. Положение максимальных значений обилия и встречаемости у некоторых видов (*Nardus stricta*, *Carex gradlis* и др.) совпадают (Сабардина, 1964). Экологические оптимумы *Maianthemum bifolium* по отношению к кислотности почвы, определенные по встречаемости и по проективному покрытию в еловых лесах существенно различаются (рис.2.8). На менее кислых почвах у майника больше конкурентов, поэтому высоких значений обилия он достигает в их отсутствие— при низких значениях pH; здесь находится его синэкологический оптимум. Вероятность же встретить единичные экземпляры майника в благоприятных для него условиях кислотности даже в присутствии сильных конкурентов высока. Поэтому с большой долей вероятности можно считать, что оптимум, определенный по встречаемости, ближе к аутоэкологическому. Некоторые ученые предложили местообитания с наибольшей встречаемостью вида считать его экологическим центром (Vries, Kruijne, Movi, 1957).

Теснота связи. Зависимость видов от экологических факторов выражается не только в форме кривых, но и в том, насколько тесно они связаны с тем или иным экологическим фактором. Функциональная зависимость (рис.2.9,а) может возникнуть только в случае, если одному значению фактора соответствует только одно значение исследуемого признака при любом числе наблюдений. Такая ситуация может рассматриваться лишь как гипотетическая даже в строгом эксперименте, когда не варьирует ни один экологический фактор, кроме исследуемого. Если повторности набираются из природных популяций, подверженных действию множества факторов, всегда наблюдается варьирование признака при одной и той же градации фактора (рис.2.9,б). Это варьирование вызывается также экологической неоднородностью популяции. В этом случае зависимость вида от экологического фактора носит стохастический характер, где одному значению исследуемого фактора соответствует ряд значений признака. Если степень зависимости определять, используя шкалу от 0 до 1, то в случае функциональной связи она равна 1, а при стохастической— меньше 1. Измерить тесноту связи можно различными способами; приведем один из простых, используя приемы дисперсионного анализа. Обозначим значение измеряемого признака (проективное покрытие, встречаемость, масса и т. д.) — x_i , среднее значение всего массива данных (выборки) — \bar{x} . Общее варьирование признака (C_y) вызвано всеми действующими на растение факторами и определяется как $C_y = \sum (x_i - \bar{x})^2$. Дисперсионный анализ позволяет вычлени из общего варьирования, то, которое вызвано исследуемым фактором, или факториальное варьирование — C_x . Остальные факторы, не учтенные в данном исследовании, считаются случайными; случайное варьирование — C_z . Таким образом, общее варьирование признака можно представить как сумму факториального и случайного: $C_y = C_x + C_z$. Определим C_z . Если имеет место варьирование признака при определенном заданном значении фактора, его можно условно считать случайным. Обозначим значение признака в пределах какой-либо градации фактора (j) через x_{ij} , а среднее значение — \bar{x}_j . Тогда случайное варьирование в пределах конкретной градации фактора вычисляется как сумма квадратов отклонений $C_{zj} = \sum (x_{ij} - \bar{x}_j)^2$, а случайное варьирование во всем диапазоне исследуемого фактора представляет собой сумму сумм квадратов отклонений по всем градациям фактора:

$$C_z = \sum \sum (x_{ij} - \bar{x}_j)^2.$$

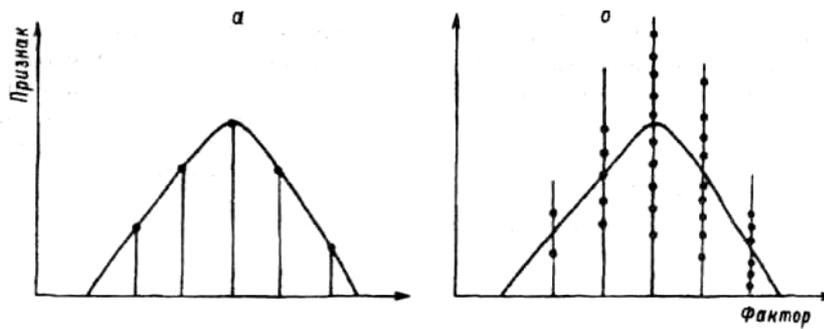


Рис. 2.9. Функциональная (а) и стохастическая (б) зависимости.
• — отдельные значения признака. Объяснения в тексте.

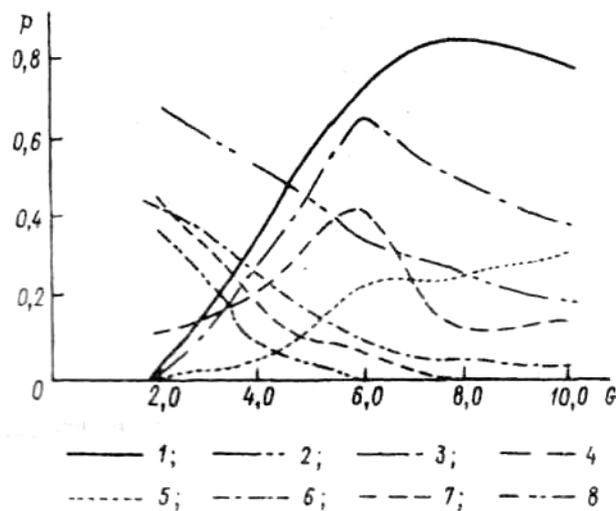


Рис. 2.10. Встречаемость (p) некоторых видов степей Северо-Востоного Хангая (Монголия) по градиенту гумусированности почв (G) (по: Миркин, Розенберг. 1978).

1 — *Sanguisorba officinalis* (0.47); 2—*Phlomis tubrosa* (0.11); 3— *Trifolium lupinaster* (0.32); 4 — *Pedicularis flava* (0.07); 5 — *Arenaria capillaris* (0.12); 6 — *Cymbaria dahurica* (0.09); 7—*Agropyron citstatum* (0.13); 8— *Trigonella rurthenica* (0.14). В скобках указаны значения η^2 .

Вычисление факториального варьирования требует некоего предположения. Попустим, что случайные воздействия отсутствуют, тогда все значения признака при данной градации фактора равны друг другу и, естественно, среднему значению признака этой градации, т.е.

$$[\bar{x}_j] = [x_{j1}] = [x_{j2}] = [x_{j3}] = \dots [x_{jn}]$$

Условно примем, что $[x_j]$ равно среднему \bar{x}_j , вычисленному из полученных нами конкретных данных. Тогда факториальное варьирование в пределах одной градации составит $(\bar{x}_j - \bar{x})^2 n_j$, где \bar{x} — среднее значение признака по всей выборке, n_j — число наблюдений в конкретной градации

фактора. В целом по выборке $C_x = \sum \left[(\bar{x}_j - \bar{x})^2 n_j \right]$. Следует иметь в виду, что на уровне средних отражается влияние не учтенных нами факторов, поэтому факториальное варьирование, полученное таким способом, выражает влияние исследуемого фактора при данной конкретной комбинации неучтенных факторов. Тесноту связи признака с фактором можно определить как долю факториального варьирования от общего варьирования $\eta^2 = \frac{C_x}{C_y}$. Пределы значений эта-квадрат (η^2) — 0 и 1.

При функциональной зависимости $C_x = C_y$, при стохастической $C_x < C_y$.

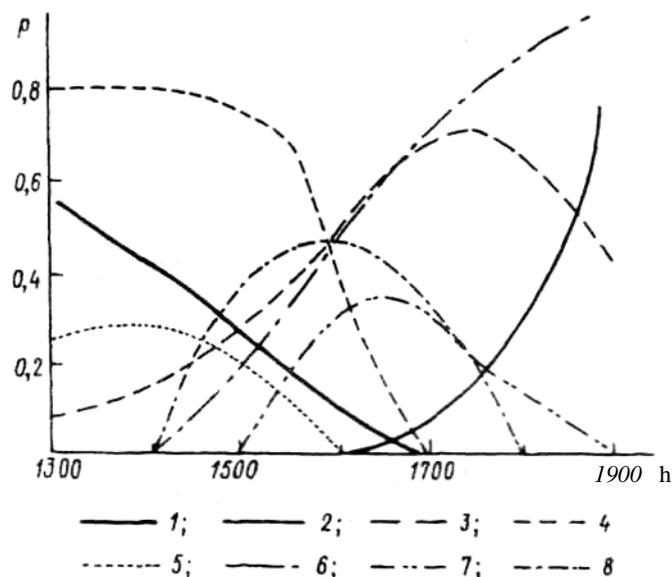


Рис. 2.11. Зависимость встречаемости (p) некоторых видов пойм Хангая (Монголия) от высоты над уровнем моря, м (по: Миркин. 1974).

1 — *Plantago salsa* (0.20); 2 — *Iris lactea* (0.50); 3 — *Cirsium esculentum* (0.20); 4 — *Triglochin palustre* (0.07); 5 — *Pedicularis longiflora* (0.13); 6 — *Carex microglochin* (0.14); 7 — *Thalictrum alpinum* (0.37); 8 — *Kobresia filifolia* (0.16). В скобках указаны значения η^2 .

Об уровне тесноты связи видов с разными экологическими факторами в естественных условиях можно судить по представленным данным (табл.2.1 2.4; рис.2.10, 2.11). Обращает на себя внимание низкий уровень тесноты связи видов с каждым в отдельности экологическим фактором, что легко объясняется воздействием относительно независимо варьирующих от него иных элементов среды. Как правило, в естественной обстановке зависимость между экологическими факторами невысока. Примером может служить связь подвижных форм основных элементов минерального питания между собой и с кислотностью почв в еловых лесах (табл.2.5). Если между экологическими факторами нет тесной связи, то одному значению любого из них соответствуют разные комбинации остальных. Это существенно повышает случайное варьирование, а доля факториального оказывается небольшой. Следует иметь в виду, что при разбивке непрерывного ряда значений фактора на классы градаций в один класс объединяется несколько значений фактора, поэтому часть факториального варьирования войдет в случайное, что, естественно, снизит значение тесно-

ты связи. При этом чем шире классы, тем большая доля факториального варьирования будет отнесена к случайному.

Таблица 2.1

**Зависимость проективного покрытия некоторых видов
солончаковатых лугов Башкирии от засоленности почв
(по: Миркин, 1974)**

Вид	Пойма р.Демы			Пойма р.Таналык		
	η^2	\bar{x}	σ	η^2	\bar{x}	σ
<i>Fesiuca sulcata</i>	0.24	1.00	0.74	0.22	0.69	0.44
<i>Plantago maxima</i>	0.20	1.80	0.51	0.10	1.14	0.41
<i>Galium verum</i>	0.16	1.02	0.68	0.16	0.35	0.24
<i>Juncus gerardii</i>	0.15	1.93	0.66	0.11	1.40	0.57
<i>Taraxacum[^] bessarabicum</i>	0.15	1.89	0.59	0.13	1.20	0.48
<i>Scorzonera parviflora</i>	0.10	1.97	0.70	0.02	1.05	0.66
<i>Festuca pseudovina</i>	0.10	1.77	0.50	0.24	1.55	0.54
<i>Cartx karelinii</i>	0.08	1.99	0.58	0.01	1.38	0.41
<i>Glaux maritima</i>	0.06	1.95	0.57	0.01	1.39	0.59
<i>Cirsium esculentum</i>	0.05	1.67	0.79	0.07	1.03	0.52
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	0.05	1.72	0.89	0.19	1.32	0.58
<i>Koeleria delavignei</i>	0.05	1.39	0.10	0.06	0.99	0.64
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0.04	1.56	0.80	0.02	1.11	0.79
<i>Peucedanum lubimenkoanum</i>	0.04	1.64	0.51	0.03	1.07	0.58
<i>Bromus inermis</i>	0.03	1.53	0.63	0.16	0.80	0.59
<i>Inula britannica</i>	0.03	1.34	0.70	0.02	1.08	0.73
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	0.02	1.74	0.64	0.04	1.01	0.51
<i>Plantago salsa</i>	0.01	1.63	0.72	0.05	0.60	0.37
<i>Artemisia, armenica</i>	0.01	1.51	0.84	0.14	1.32	0.52
<i>Limonium gmelinii</i>	0.01	1.30	0.80	0.06	1.32	0.77
<i>Pedicularis kaufmannii</i>	0.07	1.56	0.82	0.20	0.60	0.44

Примечание, \bar{x} — средневзвешенное значение засоления почвы (плотный остаток), σ — среднее квадратическое отклонение. В пойме р.Демы засоление сульфатное при отсутствии хлоридов, луга периодически затопляются. В пойме р.Таналык имеется примесь хлоридов, луга затопляются очень редко.

Следует различать *аут экологическую* и *синэкологическую значимость* тесноты связи с экологическими факторами. Синэкологическая значимость отражает роль данного фактора на фоне реально складывающейся экологической обстановки в естественных условиях. Аутэкологическая значимость связи выявляется при элиминировании влияния всех прочих факторов. Методически это можно сделать, организовав материал таким образом, чтобы каждой градации одного фактора соответствовали все градации иных факторов, и проведя многофакторный дисперсионный анализ. Практически такая операция выполнима лишь в эксперименте, да и то не в полном объеме. Естественно, аутэкологически значимая связь всегда теснее. Поясним это утверждение на примере данных о тесноте связи массы мхов с освещением и опадом ели, которые получены в естественных условиях и эксперименте (табл.2.3). В естественных условиях под пологом ели и вне его на 100 площадках освещенность варьировала в пределах 30-100% освещенности открытого места, мощность опада хвои составила от 0,4 см до 2,5 см (у стволов елей). В опыте имитировали естественные условия по двум исследуемым факторам: три градации затенения создавали навесом из сухих лишенных хвои еловых веток, три градации количества опада — подсыпанием его на поверхность мохового ковра. Теснота связи

в опыте в несколько раз превысила полученную в естественных условиях. В природе на обилие видов оказывали влияние не только учитываемые факторы, но и осадки, проникающие под полог леса, и содержание питательных веществ в смывных водах (питание мхов происходит в основном за счет минеральных веществ, содержащихся в осадках), и взаимоотношения мхов разных видов (в естественных условиях виды представлены в смеси, в опыте чистые куртины) и т.п. Во всех вариантах опыта менялись только значения исследуемых факторов, а прочие условия были одинаковыми.

Таблица 2.2

Теснота связи (r^2) некоторых видов с почвенными факторами и высотой над меженью на затопляемом острове средней части дельты р.Волги (по: Голуб, Розенберг, Соломец, 1982)

Виды	Факторы				
	Н	Т	Са	N	М
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	0.33	0.10	0.07	0.19	0.05
<i>Butomii umbellatus</i>	0.22	0.08	0.06	0.11	—
<i>Agrostis stolonifera</i>	0.17	0.04	—	0.09	—
<i>Eleocharis acicularis</i>	0.10	0.08	0.08	0.07	0.04
<i>Polygonum amphibium</i>	0.15	0.05	—	0.11	0.06
<i>Lysimachia vulgaris</i>	0.10	0.08	0.06	0.08	0.04
<i>Glyceria arundinacea</i>	0.06	0.04	0.03	0.06	—
<i>Cirsium arvense</i>	0.11	0.09	0.06	0.10	—
<i>Lythrum virgatum</i>	0.10	0.10	0.08	0.16	0.09
<i>Stachys palustris</i>	0.07	0.10	0.08	0.06	0.04
<i>Sonchus arvensis</i>	—	—	—	0.07	—
<i>Althaea officinalis</i>	0.16	0.09	0.08	—	—
<i>Echinochloa crusgalli</i>	0.10	0.08	—	0.08	—
<i>Crypsis schoenoides</i>	—	0.15	0.04	—	—
<i>Polygonum pulchellum</i>	0.11	0.05	—	0.03	—
<i>Xanthium strumarium</i>	0.05	0.04	0.04	—	—
<i>Lepidium latifolium</i>	0.08	0.09	0.05	0.09	—
<i>Argusia sibirica</i>	—	0.19	0.14	0.06	—
<i>Aeluropus pungens</i>	0.49	—	—	0.03	—
<i>Suaeda confusa</i>	0.20	0.25	0.10	0.08	—
Диапазоны изменения фактора	0.3-2.9	0.9-64.3	0.3-20.5	11.0-37.7	до 66

Примечание. Н — высота над меженью, м; Т — сумма анионов $\text{HCO}_3^- + \text{Cl}^- + \text{SO}_4^{2-}$, мг-экв; Са— Ca^{++} , мг-экв; N—азот, мг/кг; М — механический состав, содержание физической глины, %.

Оценки связи, приближающиеся к аутоэкологическим, можно получить и иным путем, используя только наибольшие значения признака в каждой градации фактора, например значения выше верхнего квартиля или выше верхнего дециля*. Этим частично исключаются негативные воздействия неконтролируемых факторов, в частности конкуренции. Оценка связи оказывается полученной при благоприятном стечении обстоятельств, и теснота ее становится более высокой (табл.2.4).

*Верхний квартиль — число, разделяющее ранжированный от наименьшего до наибольшего ряд чисел на две части таким образом, что меньшие его значения составляют 75% чисел ряда, а большие — 25%. Дециль делит ранжированный ряд в соотношении 90 и 10%.

Таблица 2.3

Влияние освещенности и опада на массу зеленых мхов в еловых лесах

Виды мхов	Факторы			
	А	Б	АБ	А+Б+АБ
<i>Dicranum polysetum</i>	0.08	0.06		
	0.22	0.62	0.10	0.94
<i>Hylocomium splendens</i>	0.12	0.05		
	0.21	0.63	0.03	0.87
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.10	0.02		
	0.44	0.37	0.08	0.89

Примечание. А — освещенность, Б—опад, АБ — сочетание освещенности и опада, А+Б+АБ—совокупное влияние. В верхнем ряду приведены значения η^2 , вычисленные по данным 100 площадок в естественных условиях, в нижнем — по данным эксперимента.

Таблица 2.4

Связь (rj^2) проективного покрытия видов еловых лесов с факторами почвенного питания

Виды	N	P	K	pH	Почвенная разность
<i>Oxalis acetosella</i>	0.05	0.09	0.03	0.13	0.40
	0.17	0.57	0.73	0.29	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.12	0.09	0.02	0.03	0.11
	0.46	0.57	0.46	0.25	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.06	0.01	0.15	0.63	0.39
	0.23	0.57	0.49	0.40	
<i>Maianthemum bifolium</i>	0.07	0.16	0.07	0.08	0.38
	0.25	0.28	0.17	0.75	

Примечание. Амплитуда факторов: N(азот)— 2.1-12.6мг/100г, P (фосфор)— 2.1-19.5мг/100г, K(калий) — 3.1-62.8мг/100г, pH — 3.0-6.1. В верхнем ряду учтены все значения проективного покрытия, в нижнем — значения выше верхнего квартиля.

Таблица 2.5

Связь (г) между подвижными формами основных элементов питания и кислотностью почв в еловых лесах

	N	P	K	pH
N	—	<u>0.23</u>	<u>0.17</u>	<u>0.11</u>
P		—	<u>0.21</u>	0.09
K			—	0.02

Примечание. Подчеркнуты достоверные значения г.

Экологические факторы можно условно разделить на элементарные и комплексные. К элементарным отнесем компоненты среды, неразделимые как материальные носители воздействия, например содержание в почвенном растворе ионов водорода (pH), соединения азота и т.д. Между элементарными факторами не наблюдается тесной связи, однако имеет место

определенная согласованность в их изменении, что приводит к формированию комплексных факторов. Примерами могут служить гумусированность почвы, ее механический состав, положение в рельефе, высота над уровнем моря и т. д. Под комплексными факторами понимается совокупное и согласованное воздействие нескольких элементов среды. Так, с увеличением содержания гумуса в почве (в пределах одной климатической зоны) обычно увеличивается содержание азота и других элементов питания. Положение над уровнем моря определяет температурный режим, режим увлажнения и пр. Разделение на элементарные и комплексные факторы, как уже говорилось, условно. Азот, отнесенный к элементарным факторам, находится в формах, по-разному воспринимаемых растениями. Учитывая это обстоятельство, общее содержание азота в почве можно рассматривать как комплексный фактор, а разных его форм — как элементарные. С кислотностью почвенного раствора связана доступность элементов питания для растений. Очевидно, имеет место разная степень комплексности.

Из сказанного вытекает, что следует ожидать большую зависимость растений от комплексных факторов, чем от элементарных. Статистический механизм образования более тесной зависимости в известной мере раскрывается в примере, где показано влияние освещенности и опада на массу зеленых мхов (табл.2.3). Исследованные факторы отражают сомкнутость крон, которая по отношению к ним выступает как комплексный фактор. Ее влияние оценивается как сумма влияний отдельных факторов и их сочетания (табл.2.3, А+Б+АБ). В естественных условиях в отличие от эксперимента столь сильное влияние совокупности факторов не наблюдается в силу одновременного влияния множества неучтенных факторов. Тем не менее эффект комплексности проявляется в более тесной зависимости от комплексных факторов по сравнению с элементарными. Это можно увидеть, сравнив также данные о тесноте связи с гумусированностью почв или с высотой над уровнем моря, с одной стороны (рис.2.10, 2.11), и с элементарными факторами—с другой (табл.2.1, 2.2, 2.4).

Приведенные примеры (где показана ширина экологических амплитуд, положение ау- и синэкологических оптимумов, форма кривых, отражающих зависимость характеристик видов от факторов среды, теснота связи с факторами), а также многочисленные литературные данные свидетельствуют о том, что виды не тождественны, каждый из них имеет экологическую индивидуальность, экологически специфичен. Сам по себе этот вывод банален: экологическая индивидуальность видов является частным проявлением бесконечного разнообразия материального мира. Однако представление об экологической индивидуальности (специфичности) видов приобрело большое значение в связи с тем, что оно послужило основой для обоснования представлений о континууме растительности — одним из фундаментальных ее свойств.

Экологические шкалы

Для понимания причин формирования сообществ определенного состава и строения в конкретных местообитаниях при анализе взаимоотношений растений, а также для косвенной оценки условий среды необходимо иметь экологические характеристики видов растений, возможно большего их числа, в первую очередь часто встречающихся. Особый интерес представляют их экологические амплитуды и оптимумы.

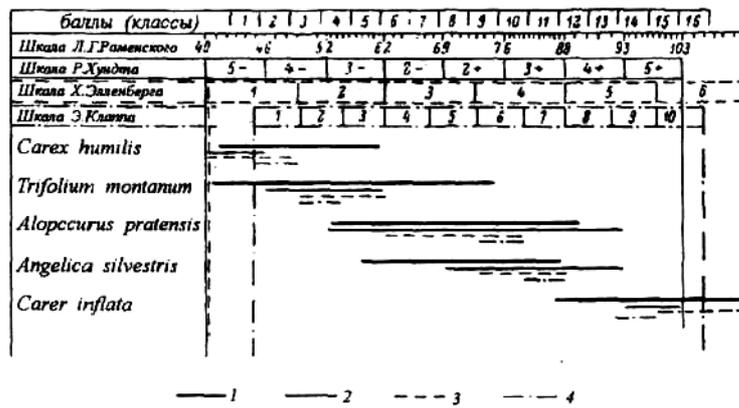


Рис. 2.12. Соотношение границ амплитуд увлажнения (по: Самойлов, 1973):
 Шкалы: 1 — Раменского; 2 — Хундта; 3 — Элленберга; 4 — Клаппа.

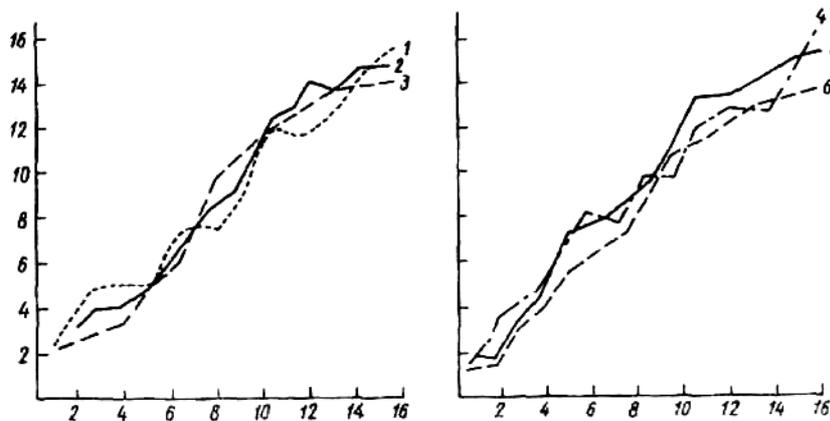


Рис. 2.13. Связь между ординатами медиан амплитуд одних и тех же видов по разным экологическим шкалам (по: Самойлов, 1973).
 Шкалы: 1 — Хундта и Элленберга; 2 — Хундта и Клаппа; 3 — Элленберга и Клаппа; 4 — Раменского и Элленберга; 5 — Раменского и Хундта; 6 — Раменского и Клаппа. По осям координат — классовые интервалы условной шкалы.

Определение экологических амплитуд и оптимумов при инструментально измеренных значениях фактора крайне трудоемко. Чтобы получить аутоэкологические характеристики, необходимо поставить эксперименты с каждым видом. Некоторым экологическим факторам к тому же трудно дать количественную оценку. Например, почвенное плодородие является функцией многих параметров: содержания элементов питания, водного режима, кислотности, аэрации и т.п. Экологи пошли упрощенным, но достаточно эффективным путем — путем построения экологических шкал. Значения экологического фактора представляются в виде ранжированного ряда баллов от наименьшего до наибольшего (кроме некоторых факторов, значения которых легко измерить, например кислотно-

Таблица 2.6

Фрагмент экологических шкал Л.Г.Раменского (1956)

Виды		Массово > 8%	Обильно 2.5-8.0%	Умеренно 0.3-2.5%	Мало 0.1-0.2%	Единично
<i>Alopecurus pratensis</i>	У	66-77	61-84	54-87	53-89	-95
	БЗ	12-17	10-18	9-20	8-21	7-23
	ПД	1-2	1-5	1-7	1-8	1-9
Лисохвост луговой	ПУ	10-15	-	9-17	6-18	-
	А	-8	-9	1-10	1-10	-
<i>Carex inflata</i>	У	96-104	90-105	89-108	86-109	80-
	БЗ	7-10	5-12	3-14	2-15	1-
	ПД	-А	1-6	1-7	1-8	-
Осока бутылчатая	ПУ	6-9	5-11	-	-	-
	А	-3	-	-4	-7	-
<i>Stipa capillata</i>	У	30-39	29-47	25-49	19-51	11-55
	БЗ	-	14-17	13-17	12-18	-
	ПД	1-4	1-5	1-6	1-8	1-8
Ковыль волосатик	ПУ	12-	11-	9-	-	-

Примечание. У — увлажнение, размах шкалы 120 ступеней; БЗ — богатство и засоленность почвы, размах шкалы 30 ступеней; ПД — пастбищная дигрессия, размах шкалы 10 ступеней; ПУ — переменность увлажнения, размах шкалы 20 ступеней; А — аллювиальность, размах шкалы 10 ступеней.

Таблица 2Л

Основные характеристики экологических шкал
(по:Самойлов,1992)

Авторы экологических шкал	Число видов	Число градаций шкал факторов												
		У	ПУ	Б	З	Н	Р	К	pH	Г	С	Т	К	В
Амплитудные шкалы														
Раменский Л. Г. и др.(1956) ¹	1400	120	20	16	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Цаценкин И.А.(1967) ¹	120	-	16	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Цаценкин И. А. (ред.) (1968) ²	1380	120	-	16	14	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Цаценкин И.А.(1970) ²	1500	120	-	16	14	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Цаценкин И. А., Касач А.Е.(1970) ²	120	-	16	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Цыганов Д. П. (1976)	900	23	-	10	9	-	-	-	-	5	15	7	-	-
Цыганов Д. Н. (1983)	2129	23	-	10	9	-	-	-	-	5	15	7	-	-
Сокол А. П. (1980,1981) ³	47	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Кашкарова В. П. (1972)	179	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-
Mraz K., Samek V. (1966)	370	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-
Hundt R. (1964)	250	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Olsen C. (1924)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Оптимальные шкалы														
Ellenberg H. (1952)	363	6	-	-	-	5	-	-	5	-	5	5	5	-
Ellenberg H. (1963)	-	-	-	-	5	5	5	-	-	-	-	-	-	-
Ellenberg H. (1974,1979)	1775	12	+	-	3	9	-	-	9	-	9	9	9	-
Klapp E. (1965)	456	10	-	-	-	5	-	-	5	-	-	-	-	-
Landolt E. (1977) ⁴	3409	5	+	5	-	-	-	-	5	5	5	5	5	-
Hundt R. (1966)	-	-	-	-	-	5	5	5	5	-	-	-	-	-
Kruijne, de Vries(1963)	69	3	-	-	-	5	5	5	5	-	-	-	-	-
Kovacs M. (1969)	600	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-

Zolyomi B. e. a. (1967)	1400	5	-	-	-	-	-	5	-	-	5	-	-
Williams J. T. (1968)		-	-	-	-	5	5	-	-	-	-	-	-

Примечание. У — увлажнение, ПУ — переменность увлажнения, Б — богатство, З — засоление почвы; N, P, K — содержание азота, фосфора, калия в почве; pH — кислотность, Г — гумусность, С — свет, Т — тепло (термоклиматический фактор), К — континентальность климата, В — высотность. ¹ — есть также шкала аллювиальности (10) и пастбищной дигрессии; ² — шкала пастбищной дигрессии (10); ³ — приведены также амплитуды видов по зольности торфа, содержанию Fe₂O₃, Ca, Mg; ⁴ — шкала дисперсности — воздухопроницаемости почвы (5).

сти — pH). Каждый вид на такой шкале фактора занимает определенное место. В качестве примера приведем характеристику трех видов по шкалам Л. Г. Раменского (табл.2.6).

В настоящее время опубликовано более двадцати экологических шкал (табл.2.7). Все они основаны на оценках, полученных в естественных условиях, т. е. являются синэкологическими. Экологические шкалы различаются числом градаций (баллов), на которые разделены экологические факторы. Кроме того, в одних (Раменский и др., 1956; Hundt, 1964 и др.) представлены полные амплитуды факторов для каждого из видов, а в других (Ellenberg, 1974, 1979; Klapp, 1965; и др.) — амплитуды оптимальных условий (рис.2.12). У Л. Г. Раменского приводятся амплитуды как для низкого покрытия, так и для высокого. Несмотря на то, что материалы для построения экологических шкал получены в разных регионах, экологические оценки видов по шкалам разных авторов близки друг другу (рис.2.13). Ранее обращалось внимание на то, что между экологическими группами видов нет границ, виды разделяются на группы условно. Анализ экологических шкал подтверждает это положение, каждый фактор заполнен видами без каких-либо промежутков, т. е. не наблюдается "запретных" зон, виды распределены по шкале равномерно.

Индикационные возможности видов

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 их экологическая амплитуда. По ширине экологических амплитуд виды разделяются на *эвритопные* (виды с широкими экологическими амплитудами) и *стенотопные* (виды с узкими экологическими амплитудами). Стенотопные виды точнее индицируют условия местообитания. Вид с высоким обилием дает лучшую экологическую оценку, поскольку его экологическая амплитуда в этом случае уже. Для иллюстрации воспользуемся примером из шкалы увлажнения Л. Г. Раменского. *Deschampsia cespitosa* с оценкой "обильно" имеет амплитуду 70-83 ступени увлажнения, с оценкой "единично" — 51-102, *Lerchenfeldia flexuosa* соответственно — 64-68 и 55-86. Эвритопные виды с большим обилием часто служат не худшими индикаторами, чем виды стенотопные при низком обилии.

В распоряжении исследователя имеется набор видов, включенных в описание участка, и поэтому индикацию следует проводить, используя все обнаруженные на нем виды. В этом случае эвритопность или стенотопность видов не имеет значения. Индикационная ценность вида проявляется в том случае, когда экологические условия местообитания нахо-

дятся у края его экологической амплитуды. Но эта ценность относительна, ибо в иных условиях, при иной комбинации видов границы амплитуды участка могут определяться другими видами. На первый взгляд может показаться, что для оценки условий местообитания достаточно одного-двух видов. Однако эти виды могут быть выявлены лишь в результате анализа всего видового состава участка. Поясним это на примере крупнотравного пырейно-купыревого сообщества (рис.2.14). Рассмотрим амплитуды увлажнения по шкалам Л. Г. Раменского всех видов, соответствующие проективному покрытию, с которым вид зарегистрирован в описании (сплошная линия). Оказалось, что большинство видов перекрывается в довольно узкой зоне, ограниченной ступенями 65-70. При этом следует обратить внимание, что в списке отсутствуют виды, которые следовало бы отнести к несомненно стенотопным. Узкая амплитуда ряда видов — купыря лесного (*Anthriscus sylvestris*), герани лесной (*Geranium sylvaticum*), борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum*) — обусловлена высоким проективным покрытием; единично же эти виды встречаются в достаточно широком дирлазоне увлажнения (на рисунке это показано пунктиром).

В экологических шкалах неизбежны ошибки, для некоторых видов могут быть указаны более узкие амплитуды, нежели реальные, особенно в случае высокого проективного покрытия. Кроме того, корневые системы растений расположены на разной глубине, и поэтому на одном участке они отражают разные значения экологического фактора. Возможны также компенсационные эффекты. По какой-то из этих причин амплитуды ряда видов оказались непересекающимися, хотя они растут на одном участке в указанном обилии. Использование всех видов в оценке среды наглядно можно представить следующим образом. Используя приведенные данные (рис.2.14), подсчитаем число видов на каждой ступени увлажнения:

Ступени увлажнения	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
Число видов	11	15	15	18	18	18	17	17	16	14
% от общего числа видов	52	71	71	86	86	86	81	81	76	67.

Исключим сомнительные для индикации в данном конкретном случае таволгу (*Filipendula ulmana*) и пырей (*Elytrigia repens*), чьи экологические амплитуды довольно далеко отстоят от амплитуд основной массы видов. Тогда изменится процентное соотношение, а именно:

Ступени увлажнения	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
%	58	79	79	95	95	95	89	89	84	73.

В результате можно утверждать, что увлажнение рассматриваемого участка соответствует ступеням 65-67, при этом каждый вид вносит свой вклад в определение уровня увлажнения. Эту зону ограничивают с одной стороны *Anthriscus sylvestris*, с другой — *Geranium sylvaticum*, лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus*), купальница (*Trollius europaeus*) и горошек заборный (*Vicia sepium*).

В заключение рассмотрим вопрос о *реактивности* и *пороге чувствительности* видов на изменение экологических факторов. Определим реактивность как величину, отражающую изменение признака на единицу изменения экологического фактора. Наибольший интерес представляют синэкологические реактивность и порог чувствительности, т.е. обнаруживаемые в естественной обстановке, в сообществе.

Рассмотрим абстрактный, но вполне правдоподобный пример: изменение признака (это может быть обилие, масса вида и т.д.) с увеличением напряженности экологического фактора (рис.2.15). Подобные кривые, построенные на основе полученного в природе материала, приведены на ри-

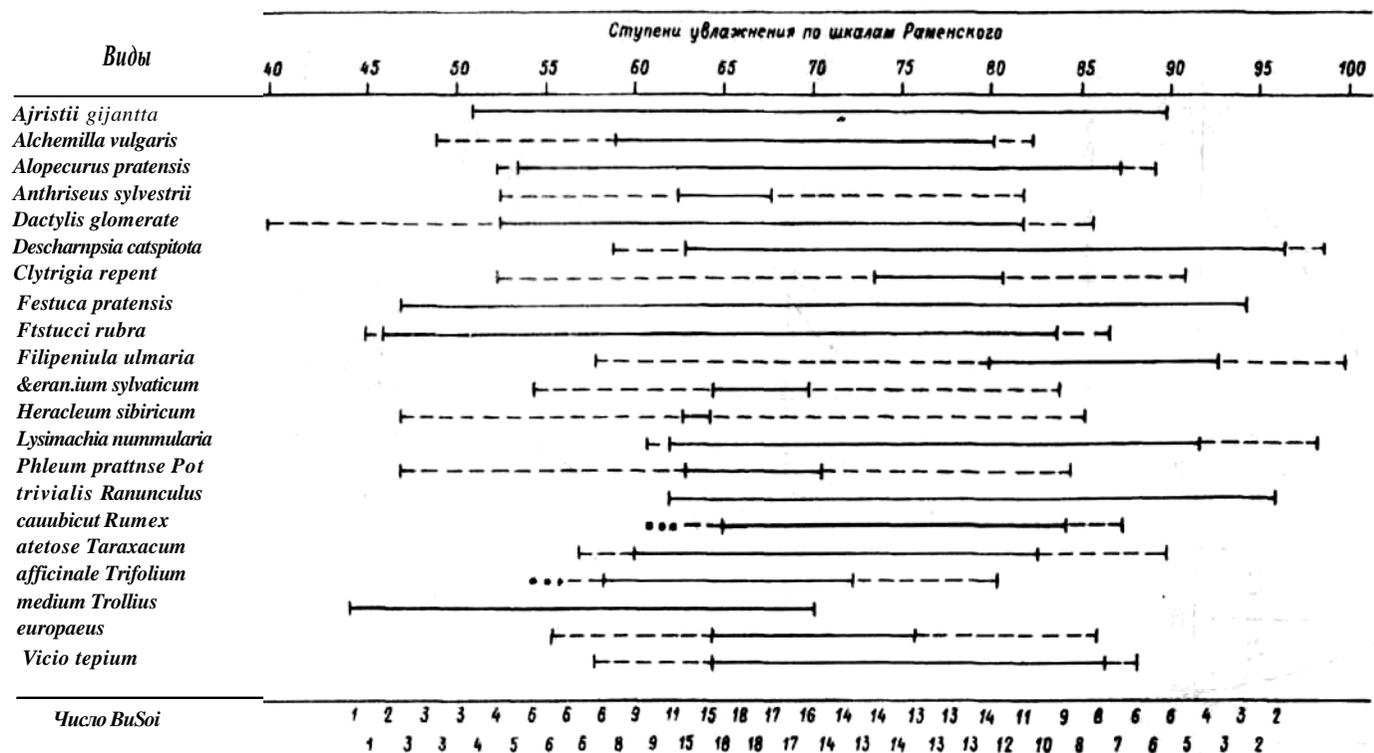


Рис.2.14. Определение границ амплитуды увлажнения участка по совокупности экологических характеристик видов (по: Самойлов, 1992).
 Сплошная линия соответствует проективному покрытию вида в данном сообществе, штриховая — амплитуде при минимальном покрытии.

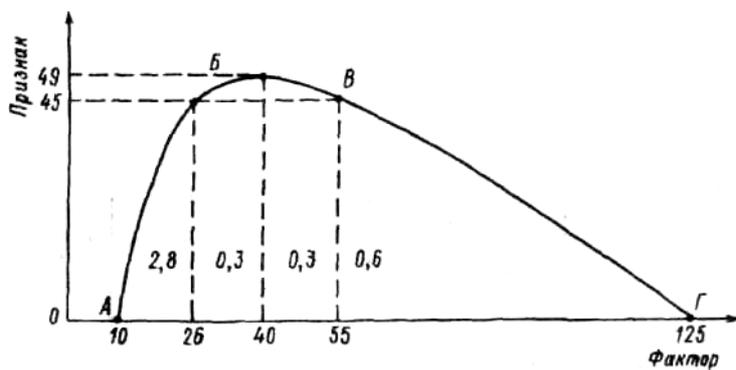


Рис. 2.15. Реактивность вида при разных значениях экологического фактора.
Объяснения в тексте.

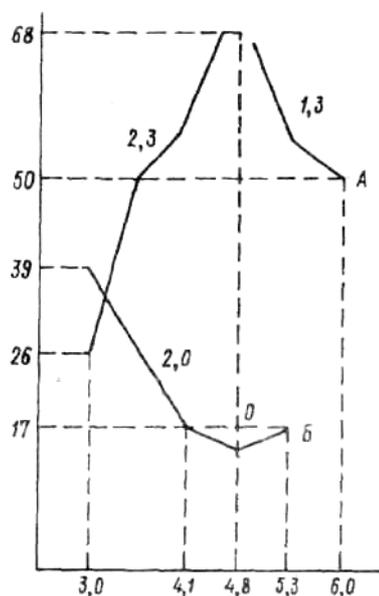


Рис. 2.16. Реактивность *Oxalis acetosella* (А) и *Maianthemum bifolium* (Б) к рН почвы.
По оси ординат — значения реактивности, %/0.1рН, по оси абсцисс — рН почвы.

сунках этой главы. Естественно, реактивность вида неодинакова в разных частях амплитуды фактора. Разделим кривую на три части. При значениях фактора от 10 до 26 единиц признак меняется в пределах от 0 до 45 единиц (часть кривой А-Б). Аппроксимируем эту часть кривой прямой, тогда реактивность составит $\frac{45-0}{26-10}=2,8$. Это означает, что на единицу изменения фактора приходится 2,8 единиц признака. В зоне оптимума (Б-В) реактивность равна 0,3, а в зоне падения кривой (В-Г) — 0,6. Приведенные цифры отражают общую закономерность: реактивность видов в разных частях синэкологической амплитуды неодинакова и наименьшая — в

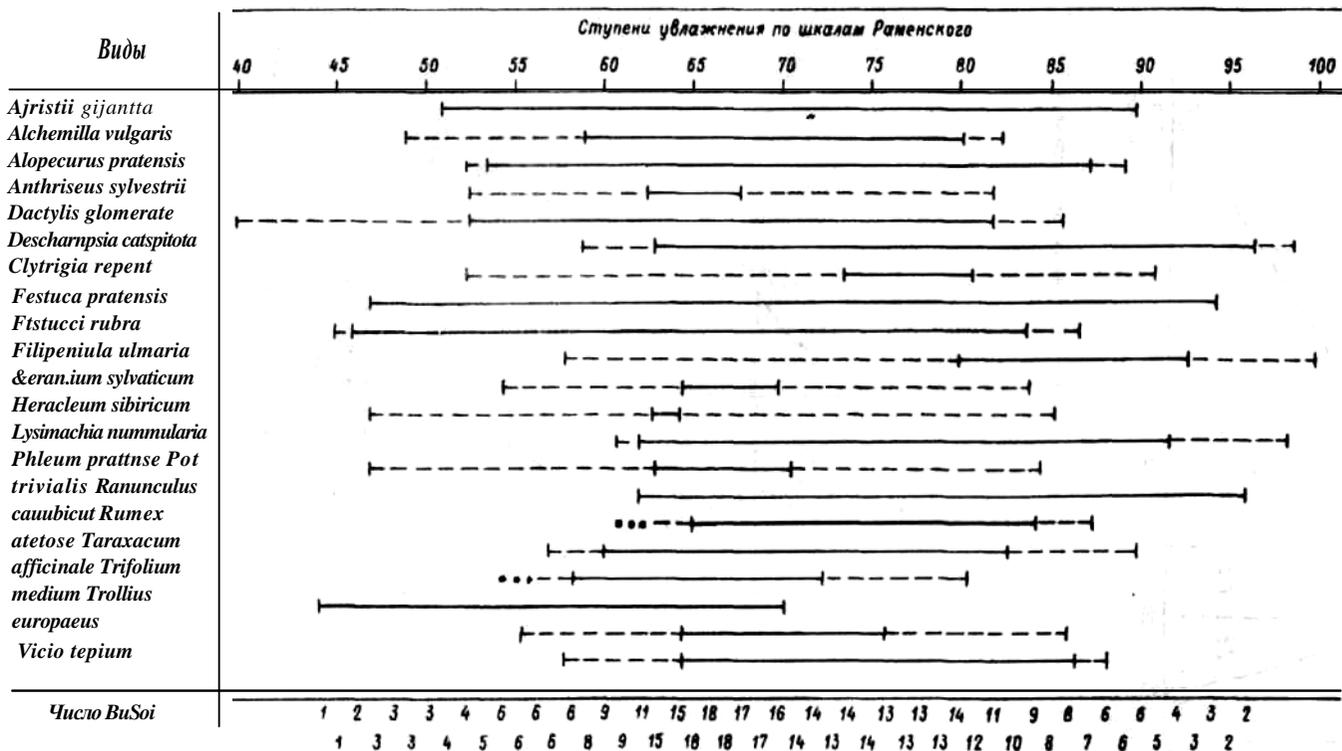


Рис.2.14. Определение границ амплитуды увлажнения участка по совокупности экологических характеристик видов (по: Самойлов, 1992).

Сплошная линия соответствует проективному покрытию вида в данном сообществе, штриховая — амплитуде при минимальном покрытии.

зоне оптимума. Абсолютное значение реактивности зависит от единиц измерения экологического фактора и реакции вида, поэтому и ценность его относительна. Важнее установить порог чувствительности — разницу в значениях экологического фактора, которую вид способен "различить". Специальных исследований по определению порогов чувствительности в литературе не встречается. Используя приведенные в этой главе материалы, попытаемся установить хотя бы приблизительно уровень порогов чувствительности для некоторых видов и факторов.

Выявляемый порог чувствительности зависит не только от истинной реакции вида на фактор, но и точности определения изменения признака. Как видно (рис.2.16), реактивность *Oxalis acetosella* в разных частях амплитуды рН неодинакова. В диапазоне рН от 3,0 до 4,8 реактивность составила 23% на единицу рН или 2,3% проективного покрытия на 0,1 рН. Различить проективное покрытие с разницей 2,3 даже на мелких площадках 0,1 м² практически невозможно, поэтому порог чувствительности, который мы можем обнаружить, несомненно, больше 0,1 рН. Очевидно, порог чувствительности, который можно выявить, соответствует минимальной разнице проективного покрытия, которую можно более или менее достоверно уловить.

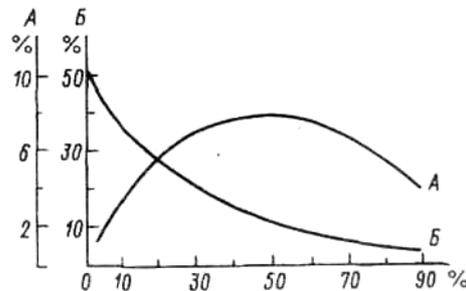


Рис. 2.17. Ошибки при определении проективного покрытия.

По оси абсцисс — оценка проективного покрытия; по оси ординат — возможное отклонение от истинного значения проективного покрытия (A) и оценки проективного покрытия (B).

Данные о возможных ошибках при определении проективного покрытия в зависимости от его абсолютного значения были получены в травяном покрове дубравы следующим образом. На 100 площадках размером 0,1 м² четыре исследователя оценили проективное покрытие каждого зарегистрированного здесь вида. Затем были вычислены средние отклонения оценок каждого автора от средней, полученной по данным всех авторов. Аналогичная работа была выполнена на бумажных моделях. Вычислялась средняя разница между истинным покрытием (площадь моделей) и оценкой его разными исследователями. Результаты оказались очень близкими к натурным исследованиям. По совокупности натурных и модельных данных построена кривая (рис.2.17, A), по которой можно определить для любого уровня проективного покрытия минимальную разницу покрытия, различаемую исследователем (назовем ее условно ошибкой). Например, при проективном покрытии примерно в 60% она составляет около 7%. Конечно, эти цифры приблизительные. Но, воспользовавшись ими, можно ориентировочно установить порог чувствительности. Например, определим порог чувствительности *Oxalis acetosella* к кислотности при проектив-

ном покрытия в диапазоне 50-70% и реактивности 23. При проективном покрытии 50% "ошибка" составляет 7,7%, а порог чувствительности равен частному от деления ошибки на реактивность, то есть $7,7 : 23 = 0,33$. При проективном покрытии 70% ошибка равна 6,6, а порог чувствительности — 0,29. Таким образом, реально обнаруживаемый порог чувствительности к рН у кислоты при заданном проективном покрытии составит от 0,29 до 0,33 (в среднем 0,31 рН).

Такого рода расчетные данные о чувствительности видов к экологическим факторам по материалам разных авторов приведены в табл.2.8. При использовании данных по встречаемости видов в качестве "ошибки" для расчета порога чувствительности принимались доверительные границы встречаемости при уровне значимости 5% и числе наблюдений—100 (по данным таблиц: Weber, 1961).

Таблица 2.8

Порог чувствительности видов к некоторым экологическим факторам

2.8.1. Содержание элементов питания в подстилке (ельники; Северо-Запад России)¹

Виды	Содержание элемента, мг/100см ³	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности, мг/100см ³
Подвижный азот (N)			
<i>Oxalis acetosella</i>	3-11	20-40	2.3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3-9	20-40	1.5
<i>Hepatica nobilis</i>	3-7	10-20	3.0
<i>Maianthemum bifohum</i>	3-9	15-30	2.7
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3-9	5-30	1.1
<i>Tnentilis europaea</i>	3-11	1-10	4.0
Подвижный фосфор (P)			
<i>Oxalis acetosella</i>	5-19	35-65	2.0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3-11	не различает	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5-13	20-35	37
<i>Maianthemum bifolium</i>	5-13	не различает	
<i>Trientalis ev.Topa.ea</i>	5-13	не различает	
Подвижный калий (K)			
<i>Oxalis acetosella</i>	10-42	20-65	5.9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	10-42	10-25	11.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	10-42	не различает	
<i>Maianthemum bifolium</i>	10-42	не различает	
<i>Tnentahs europaea</i>	10-42	не различает	

2.8.2. Освещенность под пологом леса (ельники и сосняки; Северо-Запад России)²

Виды	Освещенность, % от открытого места	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности, %
<i>Pleurozium schreberi</i>	30-90	до 40	12
<i>Hylocomium splendens</i>	30-90	до 25	15
<i>Dicranum polysetm</i>	30-100	до 35	12

2.8.3. Сквозистость древесного полога
(сосняки; Северо-Запад России)³

Виды	Сквозистость, %	Проективное покрытие, %	Порог чувстви- тельности,%
Кустистые лишайники	35-85	30-65	11
Зеленые мхи	35-85	10-65	5
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	35-85	10-30	14
<i>Festuca ovina</i>	35-85	5-25	10
<i>Empetrum nigrum</i>	35-85	до 50	6
<i>Calluna vulgaris</i>	35-85	20-60	8
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	35-85	до 55	5

2.8.4. Толщина опада (ельники и сосняки; Северо-Запад России)²

Виды	Толщина опада, мм	Проективное покрытие, %	Порог чувстви- тельности, мм
<i>Pleurozium schreberi</i>	4-25	10-30	6
<i>Hylocomium splendens</i>	4-25	до 25	6
<i>Dicranum polysetum</i>	4-25	до 30	5
<i>Oxalis acetosella</i>	5-25	15-30	7

2.8.5. Толщина наилка (пойма р.Луга; Северо-Запад России)

Виды	Наилка, мм	Проективное покрытие, %	Порог чувстви- тельности, мм
<i>Zerna inermis</i>	15-45	20-55	4
		Амплитуда встречаемости	
<i>Zerna inermis</i>	15-45	60-95	10
<i>Geranium pratense</i>	15-45	30-75	9
<i>Deschampsia cespitosa</i>	15-45	5-50	14
<i>Convallaria majalis</i>	15-45	5-60	11
<i>Festuca rubra</i>	15-45	5-55	13
<i>Rumex tkyrifloris</i>	15-45	5-80	21

2.8.6. Кислотность подстилки (ельники и сосняки;
Северо-Запад России)¹

Виды	РН	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности (в единицах рН)
<i>Oxahs aceiosella</i>	3.0-6.0	27-70	0.4
<i>Maianthemum bifolium</i>	3.0-5.3	15-40	0.3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3.0-5.3	5-20	0.8
<i>Vaccinium myrtilus</i>	3.0-5.3	15-35	0.8
<i>Trtentahs turopaea</i>	3.0-4.8	10-16	0.6
<i>PhuToziurn schreberi</i>	2.9-5.3	5.0-85.0	0.15
<i>Hylocomiura splendens</i>	2.9-5.3	10.0-44.0	0.21
<i>Dicranum undulatum</i>	2.9-5.3	5.0-50.0	0.12

2.8.7. Увлажнение (ельники: Северо-Запа,г, России)

Виды	Увлажнение (условные ступени)	Проективное покрытие, %	Порог чувствительности в ступенях
<i>Oxahs acetosella</i>	1-5	35-80	0.8
<i>Trientahs europaea</i>	1-5	до 20	1.2
<i>Maianihmtum bifolium</i>	1-5	до 30	2.5
<i>Vaccinium myriillus</i>	1-5	30-5	1.8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1-5	не различает	

2.8.8. Гумусированность почв (%) (степи; северо-восточный Хангай, Монголия)⁵

Виды	Гумусированность, %	Встречаемость, %	Порог чувствительности, %
<i>Sanguisorba officinahs</i>	2-10	до 84	1.4
<i>Phloinis tuberosa</i>	2-10	до 70	2.3
<i>Trifohum lupmaster</i>	2-10	до 67	1.2
<i>Pedicularis flava</i>	2-10	12-42	3.2
<i>Arenana cajiilla'ns</i>	2-10	до 32	3.8
<i>Agropyron cristatum</i>	2-8	до 42	2.3
<i>Trigonella ruthenica</i>	2-8	до 38	1.8

2.8.9. Засоленность (солончаковые луга
Башкирского Зауралья)⁶

Виды	Засоление, %	Встречаемость, %	Порог чувстви- тельности,%
<i>Stipa pennata.</i>	до 2.5	до 20	1.5
<i>Trifolium repens</i>	до 2.5	10-75	0.3
<i>Fesiuca orintalis</i>	до 2.5	40-85	1.4
<i>Juncus gcrardh</i>	до 2.5	10-65	0.9

Примечание. Порог чувствительности — среднее значение. Учет проводился на мелких площадках от 0.1м² до 1.0м².

— по материалам: Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Агаркова В.Н. (1977);

² —Тархова Т.Н., Ипатов В.С. (1975);

³ —Ипатов В.С., Кирикова Л.А. (1981);

⁴ —Самойлов Ю.И. (1970);

⁵ — Миркин Б.М., Розенберг Г.С. (1978);

⁶ — Карпов Д.Н. (1971).

Следует иметь в виду, что пороги чувствительности получены косвенным путем, не охвачен весь диапазон экологических факторов, для большинства видов учтена не вся амплитуда проективного покрытия, с которым они встречаются. На первый взгляд пороги чувствительности оказались разочаровывающе большими. Однако простой расчет показывает, что пороги чувствительности, как правило, меньше одной ступени факторов на экологической шкале. И это не так уже плохо. По-видимому, если учитывать признаки, поддающиеся точному учету, например вес растений, обнаруживаемая чувствительность видов может оказаться существенно большей, а порог чувствительности — меньшим.

ГЛАВА 3. СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ РАСТЕНИЙ

Влияние растений на экологические факторы

В результате отправления жизненных функций растения изменяют экологические факторы и даже создают некоторые элементы абиотической среды. Способы воздействия на среду большей частью просты, очевидны и могут быть сведены к следующим: потреблением и выделением, препятствием (задержание и отражение), отторжением, присутствием (дренаж).

Растения поглощают фотосинтетически активную радиацию (при плотном и сомкнутом покрове почти полностью), значительную часть теплового излучения солнца и атмосферы. Потребляя в процессе питания минеральные вещества и воду, при фотосинтезе — углекислый газ, растения уменьшают их содержание в среде. Вместе с тем они и выводят их из организма — CO_2 при дыхании, воду при транспирации. Растения выделяют на свою поверхность минеральные вещества, которые смываются дождевой влагой и росой, возвращаясь в среду. В воздух и почву выделяются в небольших количествах вещества, ингибирующие и стимулирующие рост растений. В результате окислительных процессов образуется тепло, правда в небольших количествах, что не играет роли в тепловом балансе экосистемы. Кроны, стволы и стебли растений служат физическим препятствием для осадков, часть которых задерживается и испаряется. Частичное отражение солнечной радиации поверхностью растений приводит к ее перераспределению в толще растительного покрова. Препятствуют растения и движению воздуха и воды, а следовательно, перемещению ими твердых частиц—снега, песка, наилка при паводках. Прижизненное отторжение частей растений—листьев, веток, корней — и отмирание целых организмов приводит к образованию особого элемента среды—мертвого органического вещества, детрита. В результате его разложения создается особое природное тело — почва; решающую роль в этом процессе наряду с физико-химическими факторами играют гетеротрофные организмы.

Трансформация растениями элементов среды приводит к образованию *фитосреды*, она охватывает всю толщу растительных сообществ и ближайшее к ним пространство, отличается от среды в местах, лишенных растительности, и различается в разных сообществах.

Рассмотрим, насколько сильно растения влияют на среду обитания.

СВЕТОВОЙ РЕЖИМ

Экологическим фактором, наиболее сильно изменяемым растительным покровом, является свет. К фотосинтетически активной радиации (ФАР) относят радиацию в диапазоне длин волн 380-710 нм. Воспринимаемая человеком как свет радиация находится примерно в пределах длин волн 400-750 нм, т. е. почти совпадает с ФАР. Световой режим в толще растительного покрова и под ним определяется количеством приходящей энергии, отражением ее поверхностью растений—альбедо*, поглощением и пропусканием. Отражение, поглощение и пропускание света зависит от оптических свойств листьев и коры (табл.3.1). Различие оптических свойств фотосинтезирующего аппарата растений разных видов не существенно, большее же альбедо бересты вызвано ее светлой окраской. Оптические свойства листьев варьируют в зависимости от угла их наклона, характера

*Количество отраженной энергии, выраженное в процентах или долях единицы от приходящей к поверхности.

поверхностных тканей, пигментации, содержания хлорофилла на единицу поверхности и т. п. Интегральное значение каждого из показателей светового режима в растительном покрове определяется суммарной листовой поверхностью, плотностью растительного покрова, его строением. Альbedo древостоев в области ФАР составляет 3-7%, причем у лиственных пород оно несколько выше, чем у хвойных, и у разных пород различается незначительно — на 1-2% по абсолютной величине. Травы и кустарнички отражают 3-10% света, и различие у разных видов также невелико. Исключение составляют светлоокрашенные организмы — альbedo лишайников, например, достигает 10-15%. Отражение вносит небольшой вклад в изменение светового режима растениями.

Таблица 3.1

Оптические свойства листьев и коры в области ФАР,
400-700 нм (по: Алексеев, 1975)

Вид	А,%	Т,%	В,%
<i>Betula pendula</i>			
листья	6-19	2-9	74-95
береста	48-90		
<i>Corylus avellana</i>	4-18	2-19	66-94
<i>Pinus sylvestris</i>			
хвоя	8-22	2-4	76-94
корка	3-16		
<i>Picea abies</i>	7-20	2-4	76-92

Примечание. Коэффициенты: А — отражения (альbedo), Т — пропускания, В — поглощения. Варьируют в зависимости от длины волны падающей лучистой энергии.

Решающую роль играет поглощение света. От него в основном зависит световой режим в толще растительного покрова, т. е. количество и распределение пропущенного света. Естественно, чем больше листовая поверхность на единицу площади, тем меньше света пропускается растительным покровом. Такая зависимость хорошо видна на рис.3.1, 3.2. В мощно развитом травостое высокоотравного луга (Приморский край) количество света быстро уменьшается по мере углубления в травостой, и на высоте 60-100 см доступ света к почве почти полностью перекрывается. В солнечную погоду пропускание света зависит от высоты солнца и увеличивается с его подъемом, поскольку при небольших углах, когда солнце стоит низко над горизонтом, солнечным лучам приходится преодолевать большую толщу фитомассы. Так, при увеличении высоты солнца от 12 до 50° пропускание ФАР увеличивается в 3 раза (цифры относятся к древостоям с сомкнутостью 0.6 и выше). В пасмурную погоду при преобладании рассеянного света его пропускание почти не зависит от высоты стояния солнца.

Определение листовой поверхности крайне трудоемко. Геоботаники пользуются такими показателями, как сомкнутость, сквозистость, проективное покрытие. *Сомкнутость* — площадь проекции крон деревьев без учета просветов внутри крон, отнесенная к площади участка. Сомкнутость выражается в долях от единицы. *Сквозистость* — площадь всех просветов в пологе древостоя, выраженная в процентах от общей площа-

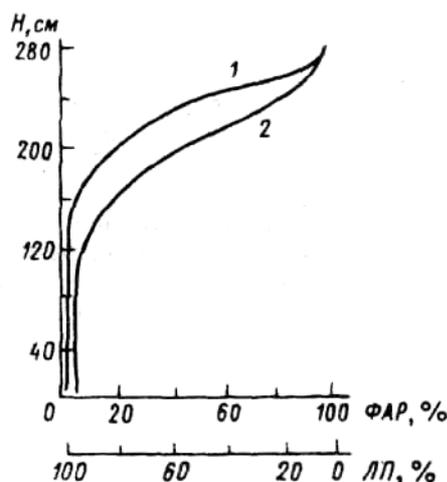


Рис. 3.1. Пропускание ФАР (1) и листовая поверхность (2) по вертикальному профилю в травостое высокотравного луга (Приморский край).

Листовая поверхность (ЛП) — нарастающим итогом, в % от суммы листовой поверхности во всем травостое (перерасчет по: Степанова и др., 1981). H —высота.

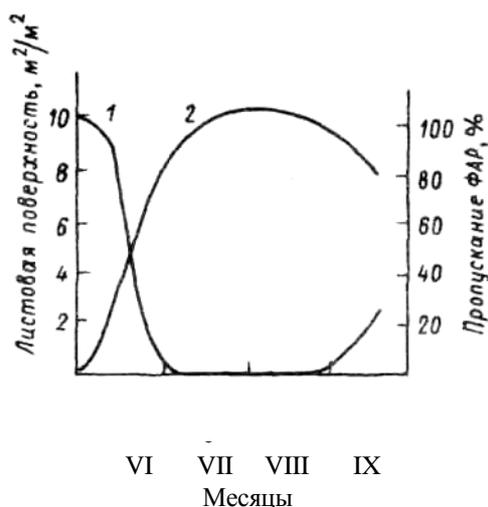


Рис. 3.2. Изменение в течение вегетационного периода, пропускания ФАР (1) и листовой поверхности (2) в травостое высокотравного луга (Приморский край) (по: Степанова и др., 1981).

ди полога. *Проективное покрытие* — площадь проекции всех надземных частей растений в процентах от общей площади, на которой измеряется проективное покрытие. При увеличении сомкнутости крон и уменьшении сквозистости количество света под пологом уменьшается и снижается до 1-10% от освещенности открытого места (рис.3.3,3.4). Зависимость пропускания света от сквозистости (регрессия выражена прямой линией) оказывается более простой, нежели от сомкнутости, поскольку сквозистость, включая в себя все просветы полога, точнее отражает световую обстановку. Аналогичным образом уменьшается пропускание ФАР травами и кустарничками (табл.3.2).

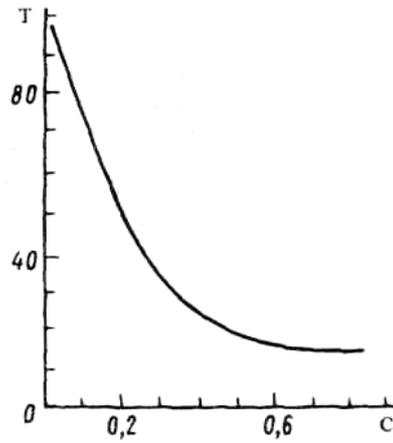


Рис. 3.3. Пропускание ФАР (Т,%) пологом южнотаежных ельников при разной сомкнутости (С) (по: Алексеев, 1963).

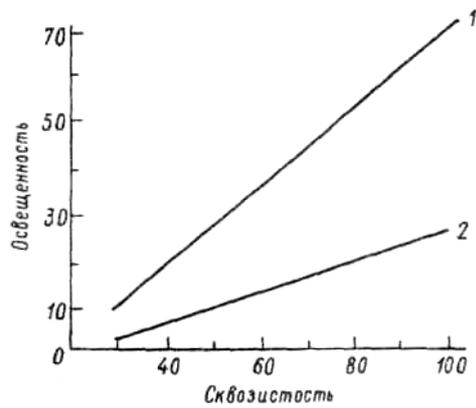


Рис. 3.4. Зависимость освещенности под пологом древостоя от сквозистости в сосновом лесу в ясную (1) и пасмурную (2) погоду.

По оси абсцисс—сквозистость древостоя. %; по оси ординат — освещенность, тыс. люкс.

Таблица 3.2

Пропускание ФАР одновидовыми синузиями нижних ярусов
елового леса, % от ФАР, поступающей к их пологу
(по: Алексеев, 1975)

Вид	Проективное покрытие			
	40%	60%	80%	100%
<i>Vaccinium myrtillus</i>	60	40	20	2-5
<i>V.vitis-idaea</i>	45	25	12	4-6
<i>Oxalis acetosella</i>	65	47	27	10
<i>Anemona nemorosa</i>	50	25	11	8
<i>Fihpendula ulrnaria</i>	35	15	8	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	45	25	10	1-5
<i>Pieridium aquilinum</i>	—	40	20	—
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	65	45	20	6-10
<i>ATatteuccia, s truthiopteris</i>	—	30	10	2-4
<i>Equisetum. syhaticum</i>	50	30	18	10
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	—	20	10	3
<i>Polyirichuvi commune</i>	40	20	10	4

В пропускании света наблюдается определенная видовая специфика, обусловленная прежде всего различной площадью листовой поверхности. По данным разных авторов, листовая поверхность *Pinus sylvestris* в расчете на гектар составляет 1,2-5,7 га, *Beiuia pendula* и *B.pubescens* 3,3-4,7 га, *Picea abies* 3,2-10,8 га. Строение крон, их ажурность у разных древесных пород неодинакова, поэтому при одной и той же сомкнутости пологам древостоев разных пород пропускается неодинаковое количество света (рис.3.5). Видовые различия отражены в ранжированном ряду некоторых древесных пород (ряд по уменьшению пропускания ФАР):

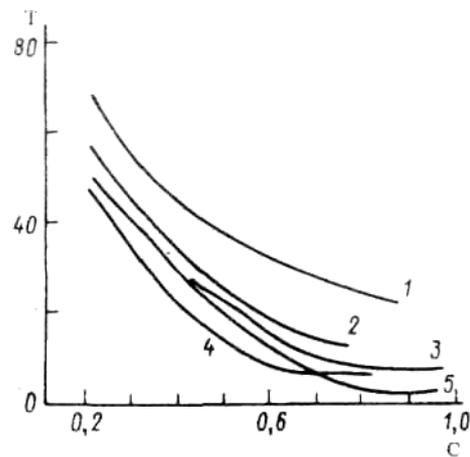


Рис.3.5. Пропускание ФАР (Т,%) пологом древостоев различного состава в зависимости от сомкнутости (С) при высоте солнца 35° (по: Алексеев, 1975).

1 —каменная береза, 2 - сосна обыкновенная, 3— березы бородавчатая и пушистая, 4 —ель европейская. 5 — бук восточный.

Береза каменная (*Betula ermanii*)
 Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*)
 Береза бородавчатая (*Betula pendula*) и пушистая (*B. pubescens*)
 Осина (*Populus tremula*)
 Дуб летний (*Quercus robur*)
 Лиственница даурская (*Larix dahurica*)
 Ель европейская (*Picea abies*)
 Бук лесной (*Fagus sylvatica*) и восточный (*F. orientalis*).

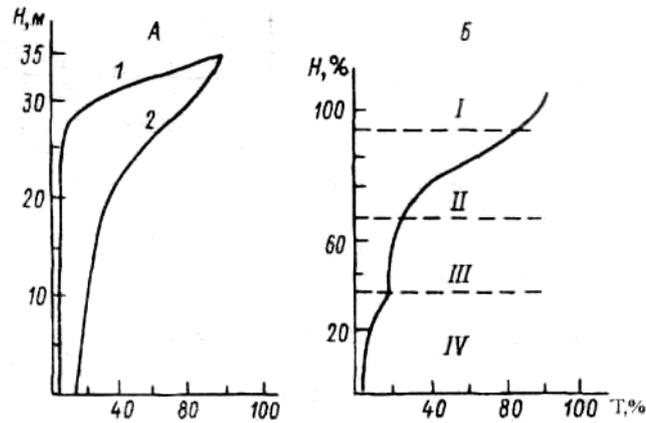


Рис. 3.6. Пропускание ФАР по высоте.

А — буковый лес; 1 — под кронами, 2 — в окне диаметром 20 м. Б — сосняк грабово-буквый, сомкнутость 0.6-0.7; / — зона вершин, // — крон, III — стволов, IV — бука и граба (по: Алексеев, 1973).

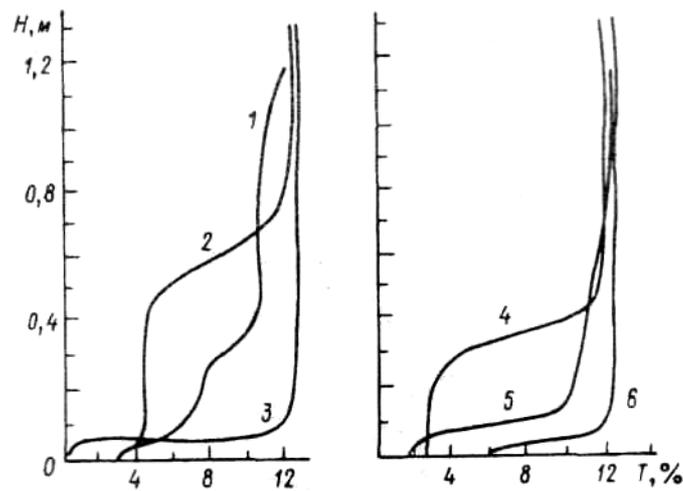


Рис. 3.7. Пропускание ФАР по вертикали нижними ярусами ельника чернично-кисличного (по: Алексеев, 1973).

1 — с подлеском из рябины, ярусами кислицы и зеленых мхов; 2 — с ярусом шиповника; 3 — с ярусом сфагновых мхов; 4 — с ярусом черники (пр. покрытие 80%); 5 — с ярусом кислицы (пр. покрытие 85%); 6 — с ярусом зеленых мхов.

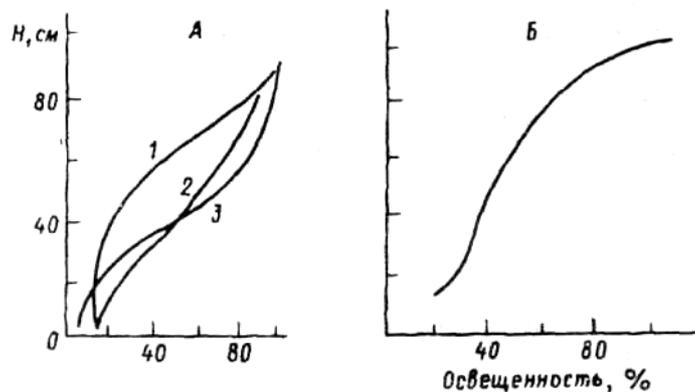


Рис. 3.8. Уменьшение освещенности по вертикали (по: Алексеевко, 1964; Kershaw, Harris, 1971).

А — на лугах: 1 — с преобладанием клевера и тимopheевки; 2 — овсяницы луговой; 3 — ежи сборной; Б — в покрове из кустистых лишайников.

Распределение освещенности по высоте почти полностью определяется стратиграфией фотосинтезирующего аппарата. В буковом лесу (без подлеска и подроста с неразвитым травяным покровом) практически весь свет поглощается кронами бука на высоте 27-34 м (рис.3.6). Основное поглощение света в грабово-буковом сосняке происходит в зоне крон соснового яруса и в ярусе, образованном буком и грабом. Аналогичным образом распределяется ФАР в нижних ярусах леса (рис.3.7). Характер распределения освещенности по вертикали на лугах, в моховом и лишайниковом покрове такой же, как и в лесу. Различается лишь высота растительного слоя, в котором происходит трансформация света: в лесу она измеряется метрами, на лугу сантиметрами, в лишайниковом и моховом покрове миллиметрами (рис.3.1, 3.7-3.9).

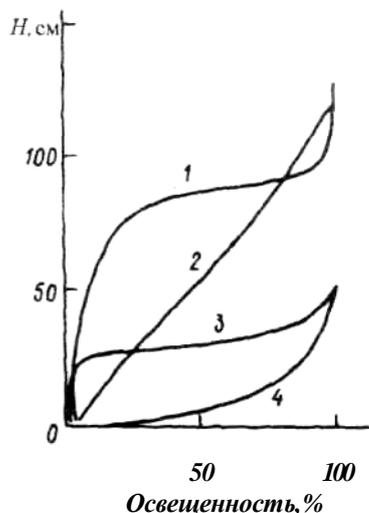


Рис. 3.9. Уменьшение освещенности по вертикали на лугах: (по: Кларр, 1952; Donald, 1961):

1 — с преобладанием крестовника, 2 — с преобладанием трищетинника, 3 — с преобладанием клевера, с плевелом (поле), 4 — с преобладанием белюса и трищетинника.

Освещенность в толще растительного покрова изменяется в течение вегетационного периода в зависимости от развития фотосинтезирующего аппарата растений (рис.3.2, 3.10). В этом отношении резко различаются хвойные и лиственные леса; в первых световой режим почти не изменяется.

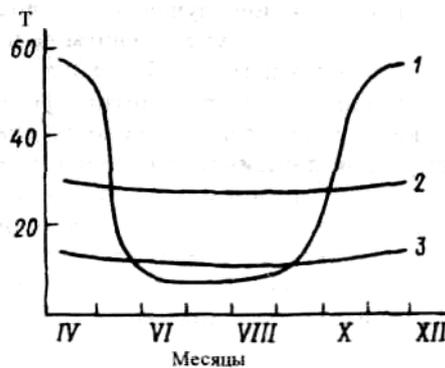


Рис. 3.10. Сезонные изменения пропуска ФАР (%) пологом южнотажных древостоев при сплошной равномерной облачности (по: Алексеев, 1975).

1—березняк лещиново-грабовый, 2 — сосняк брусничный, 3 — ельник сфагново-черничный.

Очевидно, изменения светового режима растениями столь велики, что могут превышать пороги чувствительности практически любых видов. Отражение и поглощение основной части ФАР растениями верхних ярусов при их большой плотности приводит к тому, что нижерастущие получают скудный световой паек, и светолюбивые виды даже при прочих благоприятных условиях не могут здесь существовать. По данным В. А. Алексеева (1975), в ельнике-черничнике на долю ели приходится 83% общего количества ФАР, поглощаемого сообществом, а это практически вся ФАР, березы—7%, черники—3%, сфагнума — 5%, остальных — 2%; в ельнике чернично-кисличном: ель поглощает 80%, береза—4%, рябина— 0,6%, щитовник австрийский (*Dryopteris austriaca*) — 0,3%, папоротник Линнея (*Dryopteris linneana*) — 1,0%, черника — 3,4%, кислица — 2,0%, сфагнум— 0,7%, зеленые мхи — 2%, остальные — 6%. Таким образом, древесный полог пропускает не более 10-15% ФАР, что и составляет световое довольствие растений нижних ярусов в этих лесах.

Большая плотность верхних ярусов в ельниках и буковых лесах препятствует развитию практически любых видов под их пологом, формируются так называемые мертвопокровники. Прекрасно развивающийся в разреженных сосняках вереск (*Calluna vulgaris*) из-за недостатка света не может расти при тех же почвенных условиях в высокополотных сосняках. Мозаика светового режима, вызванная неравномерной плотностью растительного покрова верхних ярусов приводит к мозаике растительности нижерасположенных слоев. Исследования в Серебряноборском лесничестве (Малкина и др., 1970) показали, что самосев лиственных пород под материнским пологом в наиболее темных местах (пропускание света около 2%) погибает через 5-6 лет, в осветленных (при пропускании 7-10%) живет 14-15 лет. По сведениям Ю. А.Злобина (1960) при изменении освещенности в ельнике майниковом от 580 до 32700 люкс число подроста ели

увеличивается в 1,5 раза, а его проективное покрытие в 2,5 раза. Это приводит к неравномерности распределения древостоя, его мозаичности.

От светового режима, создаваемого *доминирующими* видами*, зависит видовое разнообразие сообществ. Например, в сходных экотопах в таволговых сообществах при полной сомкнутости таволги в три раза меньше видов, чем на лугу с преобладанием душистого колоска. В сообществах таволги число видов уменьшается с увеличением ее проективного покрытия. Ярким примером сезонных изменений нижних ярусов леса в связи с изменением светового режима служит развитие эфемероидов — пролески (*Scilla sibirica*), хохлатки (*Corydalis halleri*), гусиного лука (*Gagea lutea*). Это происходит в весенний период в широколиственном лесу при обилии света, когда листья на деревьях еще нет или она не полностью развернулась.

Следует иметь в виду, что одновременно с трансформацией света растения изменяют и другие экологические факторы, о чем будет сказано дальше, поэтому часто трудно выделить роль светового фактора во всем комплексе воздействующих на растения экологических факторов.

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ

Тепловая энергия планеты почти полностью состоит из лучистой энергии солнца, незначительная ее доля приходится на тепловое излучение земли. Тепловая энергия, приходящая к конкретному участку растительного покрова, складывается из солнечной радиации, энергии, переносимой при перемещении воздуха, теплового излучения при окислительных процессах, в частности при разложении органики.

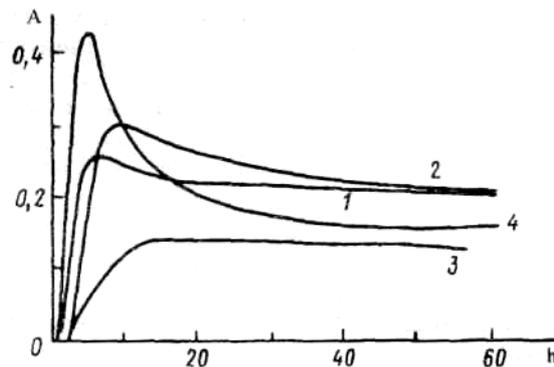


Рис.3.11. Зависимость величины альбедо (A) суммарной солнечной радиации некоторых типов фитоценозов от высоты Солнца, h (по: Руднев, 1977).

1 — заповедная некосимая степь, 2 — растительность большой лесной поляны, 3 — молодой смешанный лиственный лес, 4 — смешанный лиственный лес (50-60 лет).

Растительность трансформирует тепловую энергию, отражая, поглощая и выделяя ее. Отражение суммарной солнечной радиации растительным покровом незначительно (0,1-0,4%), зависит от высоты солнца,

*Доминирующий вид, доминант — преобладающий по обилию (проективному покрытию, числу особей, массе). Количественная граница между доминантой и недоминантом устанавливается обычно произвольно.

составам строения растительного покрова (рис.3.11). О тепловом режиме в растительном покрове можно судить на основании температуры тела растений, почвы, воздуха. С температурой связаны интенсивность физиологических и биохимических процессов, скорость биологического и химического разложения органического вещества, испарение и конденсация влаги и т. п.

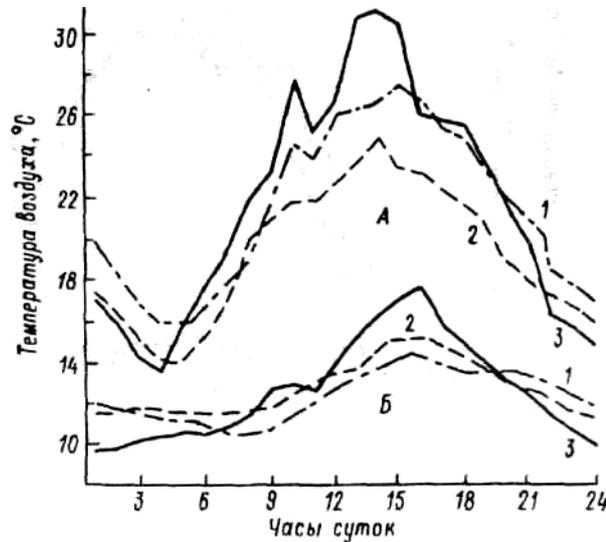


Рис. 3.12. Суточный ход температуры воздуха в ясную (А) и пасмурную (Б) погоду (по: Чертовский, 1978):

1 — ельник-черничник; 2 — ельник травяно-сфагновый; 3 — открытое место.

Самая общая закономерность температурного режима в растительном покрове сводится к следующему. Удельная теплоемкость растительной массы выше, чем воздуха, поэтому поступающая в растительный покров энергия большей частью поглощается фитомассой, а на нагрев воздуха энергии расходуется меньше. В результате днем температура воздуха в растительном покрове оказывается ниже, чем на открытом месте. Ночью же при сокращении поступления солнечной энергии тепловая энергия излучается фитомассой и поглощается воздухом. В силу невысокой теплопроводности воздуха значительная часть тепловой энергии задерживается в растительном покрове и температура там оказывается выше, чем на открытом месте. В ельниках у поверхности напочвенного покрова в дневные часы температура на несколько градусов меньше, чем на открытом месте (рис.3.12). В пасмурную погоду днем эта разница меньше, чем в солнечную погоду, так как к растительному покрову поступает меньше тепловой энергии. В травяно-сфагновом ельнике температура воздуха ниже, чем в менее влажном черничном ельнике, видимо потому, что значительная часть тепловой энергии расходуется на испарение воды. Аналогично изменяет температуру травяная растительность. Так, если в 13 часов на лугу над поверхностью почвы при удалении травостоя температура оказалась равной 25,7°, то рядом на той же высоте под травостоем она была 19°.

Во время вегетационного периода при вторжении холодных масс воздуха заморозки в лесу значительно слабее и менее продолжительны, чем на

открытом месте (рис.3.13). При слабых заморозках под растительностью у поверхности почвы обычно сохраняются положительные температуры, например на поверхности травостоя высотой 10 см наблюдались температуры $-0,2$, $-3,2^{\circ}$, а на поверхности почвы соответственно $+5,2$ и $+2,9^{\circ}$.

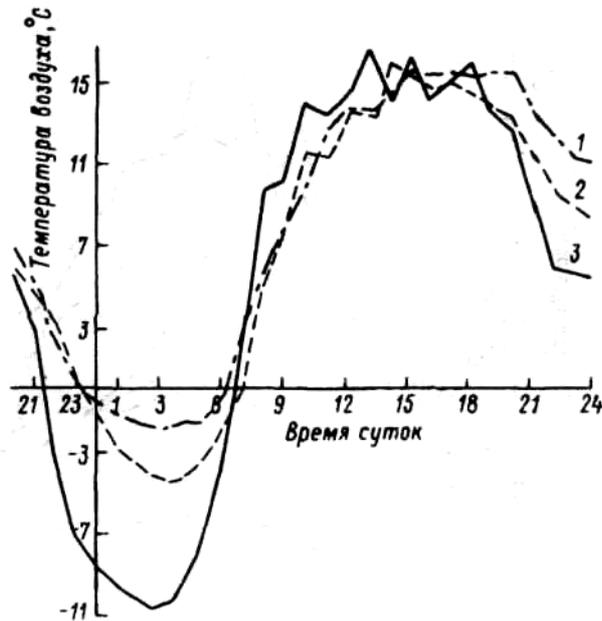


Рис.3.13. Суточный ход температуры воздуха во время заморозков (по: Чертовский, 1978):

1 — ельник-черничник; 2 — ельник травяно-сфагновый; 3 — открытое место.

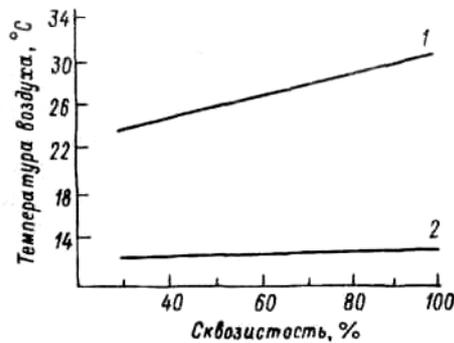


Рис. 3.14. Зависимость температуры воздуха под пологом соснового древостоя от его сквозистости в ясную (1) и пасмурную (2) погоду.

Температура под пологом растений зависит от сомкнутости растений и фитомассы. Чем сомкнутость больше, тем ниже температура под пологом растений из-за того, что в этом случае в растительный покров проникает меньше лучистой энергии (рис.3.14). В пасмурную погоду, когда температура воздуха над растительным покровом снижается, разница температур над и под пологом оказывается незначительной.

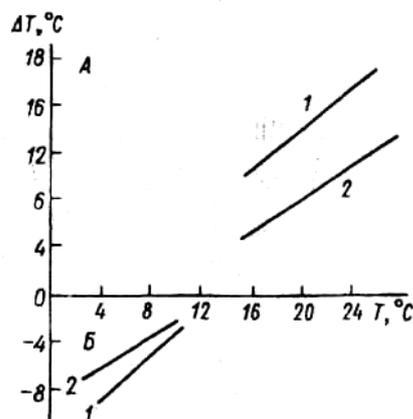


Рис.3.15. Разность максимальных (А) и минимальных (Б) температур (ΔX^1) на поверхности мохового (1) и лишайникового (2) ковров и под ними при различной температуре воздуха (Т).

Таблица 3.3

Температура почвы на глубине 10 см на участках с оголенной почвой и люцерной (по: Шенников, 1941)

Воздушно-сухая масса люцерны, г/м ²	Температура		
	максимальная	минимальная	средняя суточная
0(оголенная почва)	30.4	18.0	24.2
90	26.5	18.4	22.4
310	18.6	16.5	17.6

При увеличении растительной массы на единицу поверхности увеличивается и поглощение тепловой энергии, в результате поверхность и верхние слои почвы нагреваются меньше, чем на оголенных участках (табл.3.3). При воздушно-сухой массе люцерны 3,1 т/га разница максимальных температур верхнего слоя почвы под люцерной и на открытом месте составила 12°. Существенную роль играет цвет растений. Поверхностный слой ковра зеленых мхов нагревается больше, чем светлых серовато-белых кустистых лишайников (рис.3.15). Вертикальное распределение температур зависит от расположения растительной массы. В дубовом лесу днем самая высокая температура воздуха наблюдается в зоне крон, несколько меньше и довольно стабильная под кроной, быстро уменьшается в слое подлеска и травяного покрова на высоте 1,5-0 м от поверхности почвы (рис.3.16). На лугу стратиграфия температурного градиента аналогична отмеченной в лесу (рис.3.17).

Растительный покров заметно меняет режим замерзания и оттаивания почвы по сравнению с оголенной поверхностью. Растительность, включая и образованный ею мертвый покров (подстилка, ветошь), играет роль теплоизолирующего слоя, поэтому под ней почва промерзает на меньшую глубину и оттаивает в весенний период медленнее, чем на открытых местах. Под мертвым покровом в заповедной степи глубина промерзания почвы в 1,5-2 раза меньше, чем на вспаханном поле (рис.3.18). А.А.Молчанов (1960) приводит многочисленные данные о промерзании

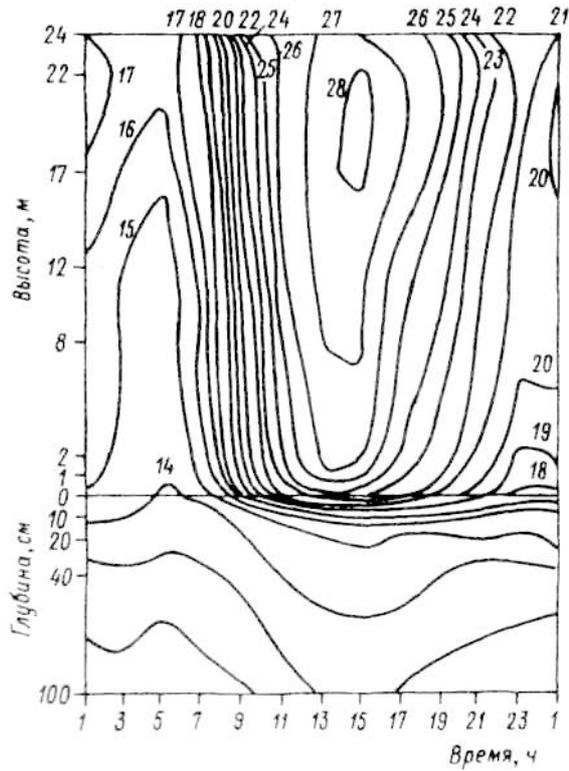


Рис. 3.16. Температура воздуха и почвы в дубовом лесу (изотермы в ясный день) (по: Горышина, 1969).

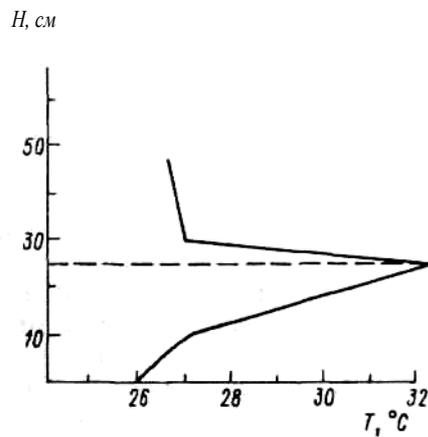


Рис.3.17. Распределение температуры по высоте в заросли манжетки (день) (по: Л юбославский, 1916).

Штриховой линией отмечена высота кроны манжетки.

почв в разных лесах в сравнении с полем, покрытым снегом. Некоторые из них представлены в табл.3.4. В лесу промерзание почвы обычно меньше и сильно различается в разных типах леса. Так, в бору-долгомошнике оно незначительно в силу двух обстоятельств. Здесь имеется мощный теплоизолирующий слой из мха (*Polytrichum commune*), почвы сильно об-

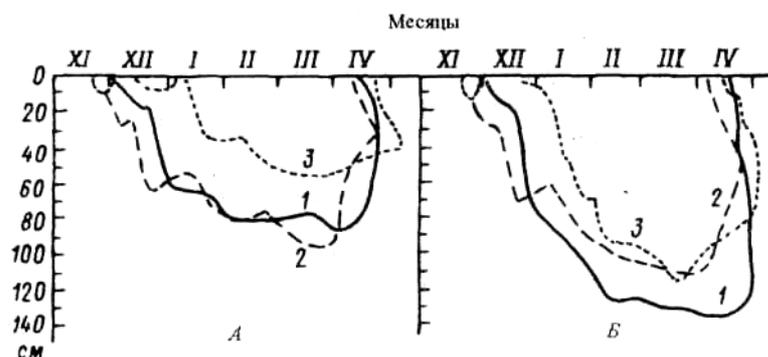


Рис.3.18. Промерзание почвенной толщи с мертвым покровом и без него (по: Иверонова, Яшина, 1971).

A — заповедная луговая степь на водоразделе; *B* — вспаханное поле. 1 —1962/63 г.; 2— 1963/64 г.; 3 —1964/65 г.

воднены, и замерзающая вода сама служит тепловой изоляцией. Следует отметить, что наблюдаются и отклонения от общей закономерности. При небольшом снеговом покрове в результате оттаивания почвы во время оттепелей глубина максимального промерзания в поле может оказаться меньшей, чем в лесу. В весенний период растительный покров, задерживая тепловой поток, поддерживает более низкие, чем на открытом месте, температуры почвы, и поэтому скорость оттаивания ее примерно в 1,5 раза меньше, а длительность оттаивания на 30-50% больше, чем в поле. Дольше продолжается и стаивание снега. В итоге значительная часть воды (большая, чем на открытом месте), постепенно поступает в почву и не стекает в отрицательные элементы рельефа. В результате, запас влаги в лесу к началу вегетационного периода оказывается большим, чем на полях и в травянистых сообществах, что несомненно благоприятно для лесных растений. Таким образом, растения заметно трансформируют поток тепловой энергии, и тепловой режим в растительном покрове зависит от его строения.

Таблица 3.4

Глубина промерзания почв в лесу и на поле, покрытом снегом (по: Молчанов, 1960)

Тип леса	Глубина промерзания, см			
	1945/46 г.	1946/47 г.	1947/48 г.	1948/49 г.
Сложный сосновый бор	67	118	12	136
Бор-черничник	49	46	10	81
Бор-долгомошник	0	10	0	35
Поле, покрытое снегом	60	151	25	152

Примечание. Сложный сосновый бор — сомкнутость 0.9, второй ярус из березы и дуба; бор-долгомошник — сомкнутость 0.9, второго яруса нет; бор-черничник — сомкнутость 0.9, второго яруса нет.

Каковы же последствия этой трансформации для самих растений? Ранее упоминалось, что от количества тепловой энергии зависят физиологические и биохимические процессы. При повышении температуры возра-

стает интенсивность фотосинтеза и дыхания, а при высокой температуре они блокируются. С повышением температуры возрастает скорость химических реакций и активность ферментов. Температурный режим влияет на поглощение корнями воды и вместе с ней химических элементов. Интенсивность транспирации связана с температурой. Скорость минерализации азота в почве увеличивается с подъемом температуры. Таким образом, продуктивность растений зависит от температурного режима. Конечно, оптимальный температурный режим для разных видов неодинаков. Казалось бы, тепло должно оказывать в конечном счете и влияние на фитоценотически важные признаки — встречаемость, обилие, массу. Это бесспорно на макроуровне — на уровне природных зон. Однако, данных о непосредственном влиянии температурного режима на фитоценотические параметры в пределах одной зоны в литературе почти нет. Более того, Г.Элленберг (1974,1979) считает, что большинство луговых растений вообще индифферентны к теплу, что, по-видимому, не совсем справедливо. Влияние тепла обнаруживается при большом контрасте температур. Например, на склонах южной и северной экспозиции температура может различаться на 10-15°. На склонах северной экспозиции угол падения лучей невелик, их отражение в 1,75—2,0 раза больше, чем на склонах южной экспозиции, и, следовательно, прогреваемость меньше. Различие это особенно велико в утренние и вечерние часы. Эта разница приводит к формированию растительных сообществ разного состава. Так, в балках лесостепной зоны на склонах, обращенных к югу, в составе растительности существенное участие принимают ксерофиты, в том числе типичные степные растения, на склонах же северной экспозиции преобладают мезофильные виды. Различаются экологически луговые сообщества на склонах разной экспозиции и в степной зоне. В северной Карелии под разреженным пологом сосны одинаковой сомкнутости на склонах моренных гряд южной экспозиции преобладают в напочвенном покрове кустистые лишайники, а северной — лесные зеленые мхи. Правда, при этом неясно, какую роль играет непосредственное влияние тепла (южные склоны более прогреваемы), а какую — режим влажности (на южных склонах суше). Однако режим влажности в этих условиях определяется температурами, а значит, ведущим является тепловой фактор. При больших разностях температур становится очевидным и непосредственное влияние теплового фактора. Т. А. Работнов (1985) приводит данные о влиянии температуры на продуктивность райграса многолетнего (*Lolium perenne*). В условиях высокой обеспеченности светом ($5,10^4$ эрг см²/с) продуктивность райграса (его корней, стеблей, листьев) в граммах сухого вещества была при температуре 10° — 24г, 20°—48г, 30° — 62г.

Нами проводились пересадки ковриков лесных зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*) из-под полога сосны со сквозистостью 30-40% в редины (сквозистость 90% и более). На открытом месте поверхность мхов в июле в самое жаркое время (12-17 ч) нагревалась в среднем до 44°, тогда как под пологом сосны температура была не более 25°. Опыт ставился в нескольких вариантах: с легким прикрытием марлевым экраном, с поливом и без полива. Зеленые мхи пожелтели и погибли в конечном счете во всех вариантах. Смена мохового ковра лишайниковым в сосняках при их вырубке или частичной деструкции (например, в результате ветровала), видимо, вызывается главным образом изменением температурного режима. Все же, по-видимому, реактивность растений на тепловой фактор невелика, а порог чувствительности большой и, как правило, превышает различия температур в разных сообществах. По

данным В. Г. Чертовского, среднемесячные температуры воздуха в приповерхностном слое в июне составили на открытом месте 15,4°С, в ельнике черничном—13,5°С, в ельнике сфагновом—13,1°С. Здесь разница не превышала 2,3°С. В иных случаях она может достигать 3-5°С, но, видимо, она недостаточно велика, чтобы ее можно было уловить с помощью таких показателей, как обилие и встречаемость.

ВОЗДУШНЫЙ РЕЖИМ

Рассмотрим две характеристики воздушного режима: состав воздуха и перемещение воздушной массы.

Состав воздуха. Наибольшее влияние растения оказывают на содержание в воздухе кислорода и углекислого газа. В процессе фотосинтеза и дыхания выделяются и поглощаются O_2 и CO_2 , что приводит к колебаниям их содержания в воздухе растительного покрова. Количество O_2 хотя и колеблется, но всегда превышает потребности растений, следовательно, оказать влияние на развитие растений эти колебания не могут.

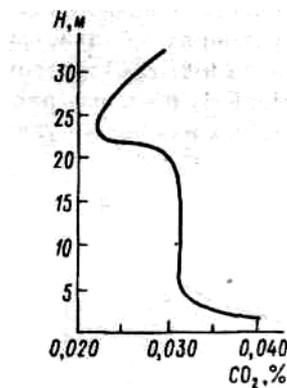


Рис. 3.19. Вертикальное распределение CO_2 в буковом лесу; сентябрь, день (по: Лундегорд, 1932).

Днем при фотосинтезе поглощение CO_2 превышает его выделение в процессе дыхания. В ночное время при дыхании выделяется CO_2 . Ночью CO_2 накапливается, днем воздух обедняется углекислым газом. В результате суточные колебания концентрации CO_2 могут достигать 25-30% от средней величины. Распределение CO_2 в растительном покрове неравномерно. В дневное время при слабом перемещении воздуха наименьшее содержание наблюдается в тех слоях, где сосредоточен фотосинтезирующий аппарат, а в общем увеличивается от крон к почве (рис.3.19). За счет окислительных процессов в почве, при которых выделяется CO_2 , его содержание в припочвенных слоях воздуха может быть выше в 1,5-2 раза, чем в зоне крон. При любом реальном содержании CO_2 в воздухе имеет место его дефицит для растений. При увеличении концентрации углекислого газа возрастает синтез органического вещества, и лишь при увеличении концентрации в 10 раз по сравнению с естественным содержанием фотосинтез может стабилизироваться или снижаться. При амплитуде колебаний концентрации CO_2 , составляющей 25% от среднего содержания, нетто-фотосинтез листьев *Fagusvi Ginkgo* изменяется на 8-19% от фотосинтеза при нормальном содержании CO_2 (табл.3.5).

Таблица 3.5

Зависимость нетто-фотосинтеза (мг/кв.дмч) от концентрации CO_2 (расчет по данным Лархера, 1978)

Объект	Нетто-фотосинтез при содержании CO_2 , %			Отклонение от нормы, %
	0.0300	0.0225	0.0375	
Бук				
световые листья	11.0	9.7	12.3	12.0
теневые листья	4.2	3.8	4.6	9.5
Гинкго				
зрелые листья	6.5	5.3	7.7	19.0
молодые листья	4.5	4.1	4.9	8.8

Примечание. За норму принят нетто-фотосинтез при концентрации CO_2 0.03%.

Таким образом, влияние растений на содержание CO_2 в воздухе несомненно, так же как и концентрации CO_2 в условиях его дефицита на производство органической массы. Однако надежные данные о влиянии CO_2 в реальных природных условиях на такие фитоценотически важные признаки, как обилие, фитомасса и т.п., отсутствуют. По-видимому, различия в колебании содержания CO_2 в разных растительных сообществах невелики и не вызывают заметных изменений указанных параметров.

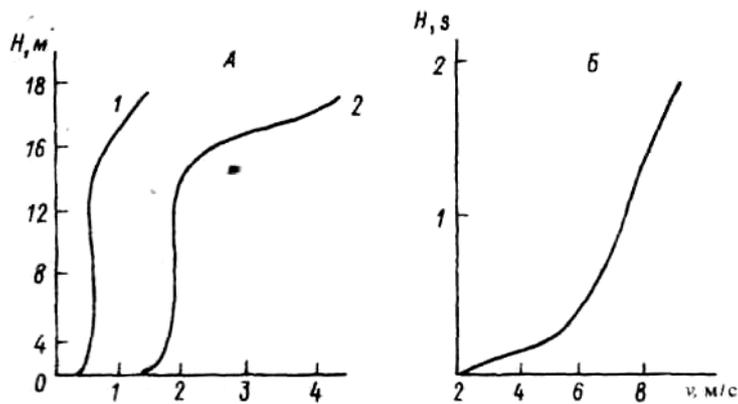


Рис. 3.20. Изменение скорости ветра с высотой растений при скорости ветра над кронами 1.5 м/с (1) и 4.0 м/с (2) в лесу (А) (по: Гейгер, 1931) и в степи (Б) (по: Stocker, 1933).

Движение воздуха. Растительный покров существенно изменяет перемещение воздушной массы. Растения представляют механическое препятствие передвижению воздуха. Наиболее очевидно влияние леса на скорость ветра. В ветреную погоду движение воздуха в кронах замедляется и у поверхности почвы становится незначительным (рис.3.20). При скорости ветра над древостоем 4 м/с у почвы она составляет несколько больше 1,0 м/с (по-видимому, последнее значение завышено). В лесном массиве уже на расстоянии 90 м от опушки скорость ветра падает настолько, что составляет несколько процентов от первоначальной (рис.3.21). "Глубина"

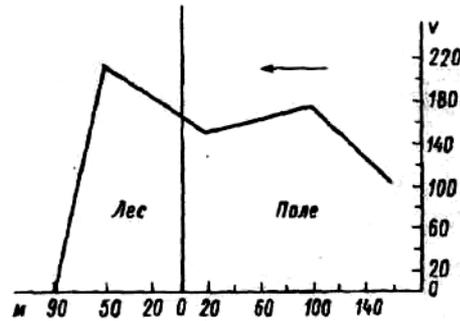


Рис. 3.21. Скорость ветра, дующего в направлении леса (в % от его скорости в поле) (по: Нестеров, 1931).

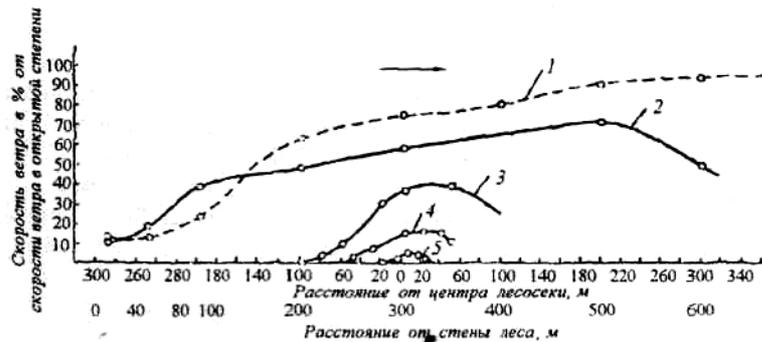


Рис. 3.22. Изменение скорости ветра в поле и на лесосеках (в % от скорости ветра в открытой степи—4.1 м/с).

1 — поле; 2 — вырубка длиной 600м; 3 — вырубка длиной 200м; 4 — вырубка длиной 100м; 5 — вырубка длиной 50м (стрелкой указано направление ветра) (по: Молчанов, 1960).

леса, на которой затухает движение воздуха, конечно, зависит от строения опушки: чем она плотнее, тем меньше расстояние, на которое проникает ветер. При ветре, дующем над массивом леса в сторону открытого пространства, на опушке образуется "ветровая тень". На вырубках среди леса движущаяся над кронами воздушная масса захватывает часть приповерхностных слоев воздуха и вовлекает их в движение. При небольших размерах вырубке или окон в лесу этот эффект невелик (рис.3.22).

Влияние травянистого и кустарничкового растительного покровов в принципе имеет тот же характер. Например, ажурный покров, образованный вереском, гасит скорость ветра в припочвенном слое на порядок. Так, если над вершинами вереска скорость ветра достигает 9,3 м/с, то в куртинах вереска на высоте 50 см падает до 3,7 м/с, а на высоте 10 см над поверхностью почвы составляет всего 1,0 м/с. Однако здесь из-за меньших размеров растений их влияние слабее.

Опушка леса, препятствуя движению воздуха, представляет собой преграду для переносимого ветром снега. Снег, сдуваемый с безлесной территории, скапливается в приопушечной зоне, поэтому запасы влаги здесь оказываются больше, чем на лишенном леса пространстве или в лесном

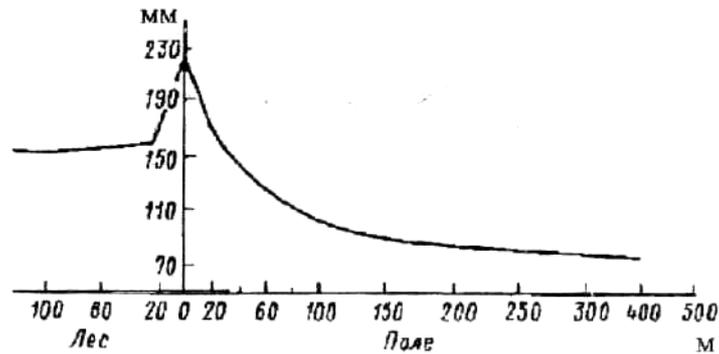


Рис. 3.23. Запас воды на различном расстоянии от стены леса. Средние за 7 лет, Теллермановское лесничество (по: Молчанов, 1960).

массиве (рис.3.23). В случае плотной опушки наибольшее количество снега накапливается непосредственно у стены леса, при открытой, ажурной опушке сугробы сдвинуты в глубь леса. В начале вегетационного периода в распоряжении растений в опушечной зоне больше влаги, чем вне ее, поэтому состав растительного покрова на опушке имеет более мезофитный характер. Видимо, мезофитизации способствует и обильное образование рос в тени леса.

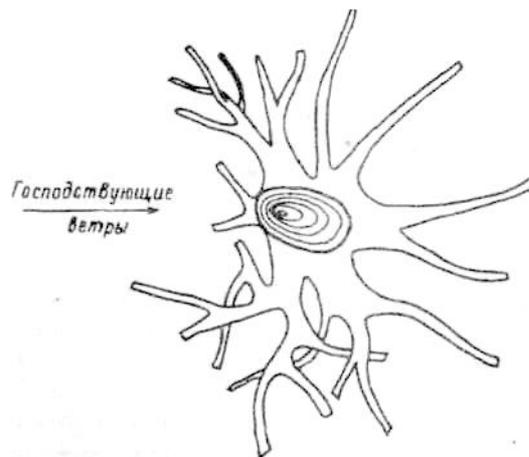


Рис. 3.24. Влияние господствующих ветров на формирование асимметричной корневой системы и эксцентрических годовых колец прироста (по: Горчаковский, Шиятов, 1985).

Движение воздуха оказывает как непосредственное, так и опосредованное влияние на растения. Постоянно дующие в одном направлении ветры (например, на берегах крупных водоемов, в горных районах) формируют однобокую флагообразную крону деревьев. Резко усиливая испарение влаги, ветер приводит к иссушению почек, к отмиранию побегов с наветренной стороны. Кроны оказываются вытянутыми в направлении ветра. Неравномерно развивается и корневая система деревьев, неодинаков также прирост ствола в толщину. Односторонняя крона и несимметричное

распределение веществ по стволу приводят к его асимметричности. Раскачивание стволов ветром, механическая нагрузка, утолщение корней с подветренной стороны и постоянный обрыв мелких корней (особенно у молодых растений) с противоположной стороны создают асимметричность корневых систем (рис.3.24). Если господствующим ветрам противостоит не береговая кайма леса, а лесной массив, то зона деревьев с однобокими кронами шириной 100-200 м защищает основной древостой, в котором нет флагообразно развитых деревьев. Раскачивание сильным ветром (скорость превышает 3-5 м/с), вызывает колебание корней и почвенного кома, охваченного корнями (Hintikka, 1973). Это приводит к увеличению водопроницаемости вдоль корней в среднем в 3,7 раза и почвы в монолите, охваченной корневой системой дерева, в 1,2-1,9 раза.

В толще растительного покрова преобладают конвекционные токи воздуха, возникающие вследствие разности температур верхних и нижних его слоев. Насыщенный влагой в результате испарения и транспирации воздух медленно перемешивается и почти не выносится за пределы растительного покрова, благодаря чему влажность воздуха здесь выше, чем вне его. Ветер, вызывая обмен воздуха, приводит к увеличению транспирации; растительный покров, гася движение ветра, заметно снижает ее.

Разница температуры воздуха в растительном покрове и вне его также поддерживается на определенном уровне потому, что в толще покрова не происходит значительного движения воздуха.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Растительность формирует водный режим в пространстве своего существования. Приход влаги в растительное сообщество имеет три источника. Это — осадки (вода находится в жидком или твердом фазовом состоянии), грунтовые воды (жидкое состояние), воздушная масса (парообразное состояние), проникающие извне в растительное сообщество. Упрощенный баланс влаги в пределах определенного участка растительного покрова можно записать в следующем виде:

$$O_c = O_{кр} + T + Ип + C_{п} + C_{г} + \Phi + Г,$$

где O_c — осадки, $O_{кр}$ — вода, задержанная надземными частями, T — расход воды на транспирацию, $Ип$ — расход воды на испарение с почвы, $C_{п}$ — сток воды в горизонтальном направлении по поверхности почвы, $C_{г}$ — сток воды внутрипочвенный в горизонтальном направлении, Φ — вода, заключенная в фитомассе растений, $Г$ — расход воды на пополнение грунтовых вод или, наоборот, потребление воды растениями в случае, когда корневые системы достигают их уровня. Растения прямо или косвенно влияют на все составляющие расходной части баланса. Осадки, задержанные кронами, большей частью испаряются, но для растений некоторых жизненных форм они являются главным источником воды, поглощаясь через поверхностные ткани (мхи, лишайники). В вегетационный период основной расход воды приходится на транспирацию (вода, заключенная в приросте фитомассы, составляет очень небольшую долю от поступившей). Выделяемая растениями вода в парообразном состоянии поступает в воздух. Испарение воды с почвы в лесах в два-три раза меньше, чем на лугах: если в лесу оно составляет 50—80 мм, то на лугах в тех же климатических условиях — 160-170мм. Эта разница объясняется тем, что в лесу слабое движение воздуха и высокая его влажность снижают испарение, к тому же рыхлые лесные почвы с подстилкой больше и быстрее впитывают влагу.

Поверхностный сток наблюдается на склонах и зависит от шероховатости и гидрофобности поверхности, и конечно, он выражен только при значительных осадках в вегетационный период или во время быстрого таяния снега. Поверхностный сток в лесах в одинаковых условиях рельефа в 2-6 раз меньше, чем на лугах и пашнях. В таежной зоне при осадках 550-650 мм поверхностный сток на облесенных площадях может достигать 20-30 мм, а на безлесных пространствах — 120-130 мм. На ровных поверхностях при ливневых осадках влага в первые минуты перемещается в микропонижения, и это приводит к неравномерному ее распределению. Внутрипочвенный сток зависит от сложения грунта и интенсивности поступления воды в почву (он максимален при быстром таянии снега и ливневых осадках). При внутрипочвенном стоке вода перемещается медленно, и основная ее часть идет в конечном счете на пополнение грунтовых вод. В положительных элементах рельефа вода, расходуемая на поверхностный и внутрипочвенный стоки, теряется для растений этих участков. Уровень грунтовых вод зависит от глубины просачивания воды и от грунтового стока в горизонтальном направлении. При низком залегании грунтовых вод их уровень достигает лишь небольшая часть дождевых осадков. Например, в лесу при осадках 45 мм вода практически не просачивается до глубины 1,5 м (Молчанов, 1960). Пополнение грунтовых вод в этом случае происходит лишь на участках с более высоким уровнем стояния грунтовых вод. Влияние растительности на запасы и уровень грунтовой воды проявляется лишь на большой территории: регулирование же их растительным покровом ограниченного участка крайне невелико.

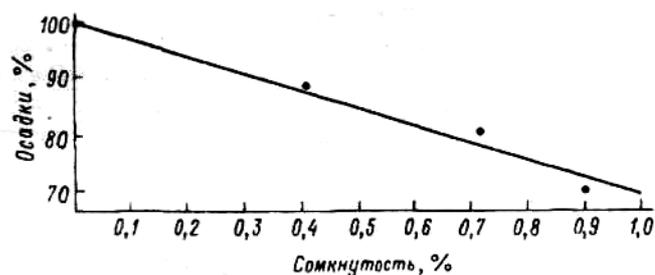


Рис. 3.25. Проникновение осадков под полог сосновых древостоев в зависимости от их сомкнутости (по: Молчанов, 1960).

Основной источник воды для растительного покрова на участках с низким уровнем грунтовых вод осадки. Значительная часть осадков задерживается кронами растений. Количество задержанной влаги зависит от строения крон и поэтому неодинаково у растений разных видов. Г. Б. Паулюкявичус (1972) приводит средние значения, характеризующие перехват осадков кронами в вегетационный период: ельники — 40%, дубняки — 22%, осинники — 28%, сероольшаники 17%, сосняки — 27%, ясенники — 27%, березняки — 23%, черноольшаники — 9%. Задержание осадков кронами, а следовательно, и проникновение осадков под полог зависят от сомкнутости крон: чем она выше, тем меньше проникает осадков (рис.3.25). Густыми травостоями задерживается примерно столько же осадков, сколько кронами деревьев в лесах. Например, в заповедной степи летом выпало 191мм осадков, из них оказались перехваченными 49 мм, т. е. 26% (Раунер и др., 1967). Количество влаги, проникающей под полог травостоя, зависит от его архитектоники, определяемой часто характе-

ром жизненных форм. Так, злаковые травостои, как правило, пропускают больше осадков, нежели широколиственные.

Задержание воды растениями зависит от количества осадков. На лугах в таежной зоне после небольшого дождя задерживается 70% осадков, а в дождливую погоду около 40% (Шенников, 1941). При незначительных осадках вода, оказавшаяся на листьях, ветвях, стеблях, смачивает их поверхности, и лишь небольшая ее часть минует полог растений, попадая в просветы; в случае интенсивного дождя часть воды стекает с поверхности растений (табл.3.6). В лесу с развитыми травяным, моховым или лишайниковым покровами задерживается примерно столько же осадков, что и древесным ярусом (табл.3.7, 3.8). Несовпадение данных в таблицах объясняется тем, что в экспериментах с искусственным поливом учитывалось поглощение не только живыми, но и мертвыми частями лишайников и мхов, входящими в подстилку, тогда как в опытах Л. А. Молчанова, видимо, только живым ковром, возможно и плотность мхов была в них меньшей. В любом случае при незначительных дождях более половины осадков, приходящих к напочвенному покрову, им задерживается. Общее задержание осадков кронами деревьев и напочвенным покровом в лесу, как правило, значительно больше, чем травянистой растительностью.

Таблица 3.6

Проникновение осадков (%) сквозь кроны деревьев летом (по: Молчанов, 1960)

Состав древостоя	Возраст, лет	Полнота	Осадки,						В среднем
			0-1	1-2	2-5	5-10	10-20	20-30	
10Е	60	0.9	12	34	52	63	75	—	63
10Ос; второй ярус еловый	50	1.0	14	39	57	63	71	81	65
7Е 3Ос	40	0.9	22	51	62	64	88	77	69
10С	90	1.0	43	52	59	73	81	87	75
10Д	45	1.1	68	61	69	79	82	82	79
Первый ярус: 5Д 5Е ел.Б	145	} 0.8	23	36	47	63	81	87	72
Второй ярус: 5Гр 3Кл 2Е	136								

Таблица 3.7

Задержание осадков (%) моховым и травяным покровом (по: Молчанов, 1960)

Осадки, мм	Задержано	
	моховым покровом	мохово-травяным покровом
18-13	12	14
7-5	26	46
4-2.5	53	57
1.0-0.2	73	95

Таблица- 3.8

Поглощение осадков лишайниковым и моховым покрывами (живой частью и подстилкой) в эксперименте с искусственным поливом

Показатель	Покров	Осадки, мм			
		4	6	12	16
Влажность, % от сухого веса	Лишайниковый	100	159	176	195
	Зеленомошный	106	179	208	215
Поглощение, мм/%	Лишайниковый	<u>2.3</u>	<u>3.6</u>	<u>4.0</u>	<u>4.5</u>
		<u>58</u>	<u>60</u>	<u>33</u>	<u>28</u>
	Зеленомошный	<u>3.1</u>	<u>5.2</u>	<u>6.1</u>	<u>6.3</u>
		<u>78</u>	<u>87</u>	<u>51</u>	<u>39</u>

Примечание. Масса абсолютно сухого органического вещества (кг/м²): лишайников— 2.29, мхов — 2.93.

Даже в пределах небольшого участка осадки, проникающие к почве, распределяются неравномерно, так как обычно плотность растительного покрова в разных точках неодинакова. Даже в разные зоны подкоронового пространства одного растения проникает разное количество осадков. Яркий пример тому — задержание осадков кронами елей (рис.3.26). Наблюдается парадоксальное на первый взгляд явление: в краевой зоне подкоронового пространства при сквозистости кроны 60-85% под полог проникает осадков больше, чем поступило к кроне. Это объясняется тем, что часть влаги стекает по поверхности ветвей и оказывается у края кроны, где наблюдается кумулятивный эффект — на концы нижних ветвей поступает дополнительная влага с вышележащих.

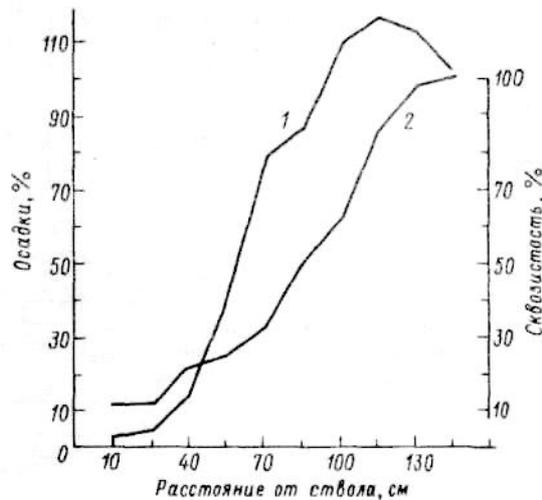


Рис. 3.26. Пропускание осадков кроной отдельной ели. Высота ели 4 м. Количество осадков 8.2мм.

1 — пропущено осадков, %; 2—сквозистость в зенит над водомером. Данные получены при искусственном дождевании.

Заметную роль в балансе жидкой влаги играет конденсат (роса), образующийся из паров воздуха. Разница температуры поверхности растений

и воздуха над ней вызывает образование росы. Для некоторых растений впитывающийся конденсат представляет существенное дополнение в водном питании (табл.3.9).

Таблица 3.9

Приход, влаги за счет росы (мм), Архангельская область
(по: Молчанов, 1960)

Материал для приема росы	Месяцы						Всего
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Зеленый мох	2.7	2.8	2.1	4.2	5.8	0.3	17.9
Сфагнум	2.1	3.6	4.0	10.2	10.1	0.6	30.6
Политрихум	1.8	2.0	3.6	9.0	9.6	0.5	26.5
Кладония	2.1	2.9	3.8	5.1	6.8	0.4	21.1
Лишайниково-мшистый покров	1.9	2.2	2.8	4.1	6.3	0.6	17.4
Мертвый покров	1.6	2.3	2.9	6.4	6.7	0.5	20.4

Образуется конденсат и в почве. Так, в Московской и Архангельской областях прибавка влаги в почве за май — октябрь составила в сосновом лесу 39-42 мм, на разнотравном лугу 28-33 мм. Более показательна роль конденсационной влаги в почве, если прибавку влаги выразить в процентах к содержащейся в почве. Оказывается, что влажность почвы обеспечивается на 30-60% за счет конденсации (табл.3.10).

Таблица 3А0

Прибавка влаги в почве за счет конденсации паров воздуха и почвы, % за сутки (по: Молчанов, 1960)

Место наблюдения	Месяцы										Среднее	
	VI		VII		VIII		IX		X			
	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь
Луг	37	63	41	59	34	66	44	56	10	90	32	62
Лес	47	53	32	68	38	62	43	57	0	0	39	61

В летний период нередко испарение растениями не компенсируется осадками. В Ленинградской области по длительным наблюдениям в июне и июле испарение травостоем превышало на 22-35% количество воды, поступившей с осадками. Очевидно, что в этот период растения получали влагу как накопленную в почве в весенний период, так и образовавшуюся при конденсации паров воды.

Особо велика роль конденсационной влаги в аридном климате, в частности в пустынях. Ее количество может достигать больших значений и в зависимости от конкретных условий колебаться в пределах 20-150 мм. В некоторых районах пустыни Атакама с высокой влажностью воздуха влага собирается с помощью специальных конденсаторов и используется для полива. В юго-восточных Кара-Кумах (пос. Репетек) в песчаной пустыне летом Ю. М. Мирошниченко обнаружил в почвенном слое (0-2 м) следующее количество доступной для растений воды: в центре куртины черного саксаула — 6,6 мм; по периферии куртины — 3,1 мм; вне крон

саксаула (оголенный субстрат) — 0,2-0,8 мм; на межкроновой территории, покрытой песчаной осокой, — 14,7 мм. Если принять во внимание, что за год в районе поселка Репетек выпадает 113 мм осадков, а летом до 2 мм, то практически вся летняя почвенная влага образуется, видимо, в результате конденсации. В приведенном примере хорошо видно и влияние растений. Температурный перепад между воздухом и почвой большой под черным саксаулом и песчаной осокой, чем вне их прикрытия, и соответственно больше выражена конденсация влаги. Кроме того, растительный "плащ" уменьшает физическое испарение воды из почвы.

Таблица 3.11

Годичный расход влаги в лесах (в ельниках и сосняках — среднее за 1946—1949 гг.: в дубняках, осинниках и ясенниках — за 1957-1958 гг.; возраст древостоя 80 лет) (по: Молчанов, 1960)

Порода	Осадки за год, мм	Расход влаги			Всего
		Транспирация	Испарение с покрова и почвы	Задержание на кронах	
Сосна (зона хвойно-широколиственных лесов)	550	<u>185</u>	<u>100</u>	<u>134</u>	<u>420</u>
		34	18	25	77
Сосна (степь)	375	<u>157</u>	<u>79</u>	<u>10</u>	<u>256</u>
		42	21	5	68
Дуб (лесостепь)	523	<u>323</u>	<u>90</u>	<u>60</u>	<u>473</u>
		62	17	11	90
Ель (зона хвойно-широколиственных лесов)	580	<u>278</u>	<u>60</u>	<u>180</u>	<u>518</u>
		48	10	31	89
Осина (лесостепь)	500	<u>189</u>	<u>118</u>	<u>51</u>	<u>358</u>
		38	24	10	72
Ясень (лесостепь)	500	<u>183</u>	<u>95</u>	<u>65</u>	<u>406</u>
		37	19	13	68

Примечание. В числителе приведены значения в миллиметрах, в знаменателе — в процентах от количества осадков.

Основная статья расхода воды в лесу транспирация кронами деревьев (табл.3.11). Транспирационная влага, а также влага, испаряющаяся с поверхности растений и почвы, в сумме по отношению к годовым осадкам составляет 70-90% и значительно превышает объем осадков, выпадающих в вегетационный период. Превышение испарения над осадками компенсируется за счет конденсационной влаги и потребления грунтовой воды, когда ее уровень достигает корневых систем растений.

Расход воды на транспирацию зависит от суммарной листовой поверхности растений, и в лесу он существенно больше, чем в травянистых сообществах. Испарение же с поверхности почвы часто больше на лугах, чем в лесах, так что суммарное количество воды, переводимой в парообразное состояние, может оказаться на лугах не меньшим, чем в лесах. Например,

при одном из наблюдений в Ленинградской области оказалось, что в лесу на транспирацию приходилось 71% расхода влаги, а на испарение 29, на лугу же 30 и 70% соответственно.

Таблица 3.12

Относительная влажность воздуха (%) в средней подзоне тайги (по: Чертовский, 1978)

Срок наблюдений	Открытое место		Ельник-черничник		Ельник травяно-сфагновый	
	7 ч	Средне-дневная	7 ч	Средне-дневная	7 ч	Средне-дневная
21-31 мая	76	69	80	71	87	78
	86	77	90	85	97	91
1-30 июня	79	67	80	66	83	60
	85	76	89	77	93	83
1-31 июля	85	79	88	82	89	81
	91	87	93	87	95	90

Примечание. В верхней строке приведены средние значения, полученные на высоте 1,5 м; в нижней — в приповерхностном слое.

Воздух, насыщенный влагой, в верхнем слое растительности перемешивается с воздухом вне растительного покрова. В толще же растительности благодаря застойности воздуха влажность оказывается выше, чем на открытом пространстве (табл.3.12). Эта разница обычно тем выше, чем меньше влажность воздуха вне растительного покрова. Например, если на высоте 100 см над злаковым травостоем влажность воздуха составляет 57%, то на уровне 2 см над почвой в травостое — 96%.

Влажность воздуха зависит от строения растительного покрова, от его плотности. Уже говорилось, что при большей листовой поверхности больше поступает влаги в воздух вследствие транспирации; чем плотнее прикрыты нижние слои верхними, тем меньше перемешивание воздуха и выше содержание паров. Зависимость влажности воздуха, от строения растительного покрова можно показать на примере соснового леса с различающимися ярусами под пологом сосны. По сравнению с лишайниково-моховым сосняком в сосняке с ярусом из лещины влажность воздуха утром в июле оказалась выше на 19%, с ярусом липы — на 17%, в сосняке черничном — на 15%, в сосняке брусничном на 8%. При небольших различиях в сквозистости древостоев влажность воздуха в них различается незначительно. Следует заметить, что наблюдаются и отклонения в указанных выше закономерностях. Так, по данным В. Г. Чертовского (1978), в определенные периоды влажность воздуха в ельниках черничных оказывается меньшей, чем на открытом месте. Иногда в сухих сосняках на песчаных почвах при разной сквозистости древостоя влажность остается примерно на одном уровне. Исключение составляют затененные участки с низкой сквозистостью, где влажность воздуха в ночные часы была несколько меньше, а в дневные — больше, чем на участках с высокой сквозистостью.

С влажностью воздуха связана интенсивность транспирации — с увеличением влажности воздуха транспирация снижается. При влажности 100% она может практически прекращаться. У гигрофильных растений при снижении влажности воздуха до определенного уровня (разного у разных видов) корневые системы, по-видимому, не полностью обеспечивают

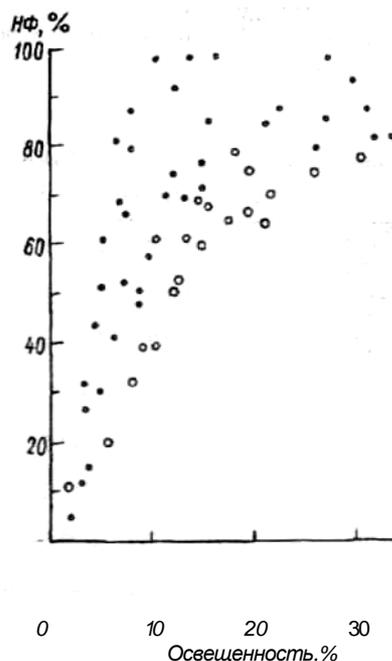


Рис. 3.27. Зависимость нетто-фотосинтеза (НФ) взрослых тополей от интенсивности освещения (по: Polster, Neuwirth. 1958).

Кружки — ясная погода и низкая, влажность воздуха; точки — сплошная или частичная облачность и высокая влажность воздуха.

снабжение водой, в связи с чем может возникать подвядание. Подходящее для них местообитание — под пологом других растений в толще растительного покрова, где поддерживается более высокая влажность воздуха. Влажность воздуха наряду со светом и температурой определяет интенсивность фотосинтеза. Во влажном воздухе интенсивность фотосинтеза выше (рис.3.27). У мхов и лишайников, быстро впитывающих воду всей поверхностью и столь же быстро теряющих ее при снижении влажности воздуха, превышение фотосинтеза над дыханием (т.е. нетто-фотосинтез, приводящий к приросту биомассы) наступает при влажности воздуха только выше 90 и даже 96%. Теневые растения также остро реагируют на небольшие потери воды снижением фотосинтеза. Таким образом, даже небольшое различие во влажности воздуха может играть заметную роль в накоплении фитомассы.

Таблица 3.13

Изменение дефицита влажности (H/m^2) в течение вегетационного периода в средней подзоне тайги (по: Чертовский. 1978)

Тип леса, местоположение	Время суток	Месяц наблюдений			
		май	июнь	июль	август
Открытое место	Средне-	580	440	340	210
	дневное	700	600	480	400
Ельник-черничник свежий	Средне-	400	380	340	240
	дневное	560	540	440	340
Ельник травяно-сфагновый	Средне-	340	280	230	160
	дневное	570	500	410	300

Примечание. В верхней строке приведены значения, полученные в приповерхностном слое, в нижней — на высоте 1,5 м.

Если оценивать пары в воздухе не относительной влажностью, а дефицитом влажности воздуха*, то различие между открытым местом и растительным покровом оказывается значительным (табл.3.12-3.13).

Таким образом, становится очевидным, что трансформация растениями водного режима в растительном покрове выступает как существенный фактор формирования состава и строения растительных сообществ.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО

Наиболее мощный способ воздействия растительности на среду по силе и последствиям — производство органической массы и сброс ее в виде мертвого вещества. Количество мертвого органического вещества, включающего в себя отдельные части (листья, побеги, подземные органы) и целые растения, отмирающие в результате старения и по иным причинам, в конечном счете за длительный период равно приросту фитомассы. Он неодинаков в различных природных зонах (табл.3.14). В жестких для фотосинтеза условиях прирост фитомассы составляет 1-3 т/га сухого вещества (тундры, солянково-попынные пустыни). В тропических лесах (при обилии влаги и круглогодичном вегетационном периоде) прирост достигает нескольких десятков тонн на один гектар. Доля прироста подземных органов от прироста всей фитомассы в лесах в 1.5-2 раза меньше, чем в травянистых сообществах (табл.3.15-3.17).

Таблица 3.14

Запасы и годичный прирост надземной и подземной фитомассы растительного покрова в различных природных зонах (т/га)
(по: Базилевич, Родин, 1971)

Природные зоны	Запас	Прирост
Тундры арктические	2.5	—
Тундры моховые, лишайниковые, кустарниковые	13-25	1-3
Лесотундры	25-50	3-4
Темнохвойная северная тайга	50-150	4-6
Среднетаежные и южнотаежные темнохвойные леса	150-300	6-8
Широколиственно-хвойные леса	300-400	8-10
Широколиственные леса	400-500	10-15
Луговые степи	13-25	10-15
Сухие степи	5-13	4-6
Солянково-попынные пустыни	3-5	1-3
Саксаульники и кустарниковые пустыни	25-50	6-8

*Дефицит влажности воздуха — разность между максимальной упругостью водяного пара при данной температуре и в реальности. Чем больше дефицит влажности, тем больше водяного пара может принять воздух.

Таблица 3.15

Прирост фитомассы различных типов растительных сообществ
лесостепной зоны, абсолютно сухой вес
(по данным: Утехин, 1977)

Показатель	Растительные сообщества				
	степное	луговое (чемеричное)	Лесное (снытевая дубрава)		
			Древостой	Травостой	Всего
Весь прирост, т/га	9.9	16.0	3.7	4.8	8.5
Подземный прирост, %	56	69	38	71	56

Таблица 3.16

Прирост фитомассы в сообществах субтропической пустыни,
сухой вес (по данным: Базилевич, 1984)

Показатель	Сообщества с доминированием					
	Мятлик и полыни	Эфемеры и полый и	Эфемеры	Мятлик	Белый саксаул	Черный саксаул
Весь прирост, т/га	10.4	6.5	10.1	14.3	2.3	7.5
Подземный прирост, %	85	72	77	87	60	75

Таблица 3.17

Запас и прирост фитомассы в разных типах леса,
абсолютно сухой вес (по данным: Алексеев, 1975)

Тип леса	Запас		Прирост	
	Всего, т/га	Корни, %	Всего, т/га	Корни, %
Сосняк кислично-брусничный	221	21	6.0	17
С. Долгомошный	162	19	5.3	17
С. сфагновый	69	22	3.5	26
Ельник чернично-кисличный	277	26	6.5	18
Е. Сфагново-черничный	227	30	4.7	20
Е. Осоково-сфагновый	136	29	2.2	26

В пределах одной климатической зоны прирост варьирует в зависимости от локальных гидрологических и почвенных условий и преобладающих в сообществах жизненных форм растений. Так, в условиях лесостепи при большей обеспеченности влагой луговых сообществ прирост луговых растений в два раза больше, чем степных (табл.3.15). В сообществах с господством одного и того же вида, но различающихся условиями почвенного питания, существенно различается и прирост. В сосняках и ельниках

с избыточным увлажнением (сосняки и ельники сфагновые) прирост в 2-3 раза меньше, чем в сообществах с кислицей, где обеспеченность элементами минерального питания лучшая (табл.3.17). Все данные, приведенные в таблицах, включают массу высших растений и лишайников. Фитомасса низших автотрофных растений — водорослей в сухопутных условиях составляет небольшую часть от общей фитомассы. Например, в лесах умеренной зоны водоросли образуют в среднем около 20 кг/га органического вещества (Голлербах, Штина, 1969), на сырых лугах в поймах рек — до 300 кг, на такырах в пустынях образуется водорослевая пленка массой до 500 кг на гектар (Родин, 1954). При общем приросте фитомассы, измеряемой тоннами, незначительной массой водорослей можно пренебречь. Следует отметить, что речь идет только об их количестве. Значение же водорослей как азотфиксаторов велико. В некоторых экстремальных условиях (скалы, оголенные глинистые грунты, истощенные залежи) органическое вещество водорослей играет существенную роль в первоначальном накоплении питательных веществ, подготавливая грунт для развития на нем высших растений.

Среднегодовое количество опада (усреднились данные, накопленные за длительный срок, который сопоставим с продолжительностью жизни доминирующих в сообществах видов) в любых сообществах оказывается близким к среднегодовому приросту фитомассы. Ежегодный прирост фитомассы не весь отторгается и попадает в среду в виде органического вещества. Часть его идет на увеличение живой фитомассы и закрепляется в стволах, ветвях, стеблях, корневых системах многолетних растений, образуя запас фитомассы (табл.3.14, 3.17). Доля опада от прироста сильно колеблется в разных типах растительности. В степях и лугах опад составляет больше половины образовавшейся за год фитомассы, а в пустынных сообществах с обилием эфемеров — от 60 до 100%. В молодых древостоях ежегодно отторгается 40-50% прироста фитомассы, в перестойных лесах — до 70-80%. При интенсивном разрушении древостоя вследствие биологического старения деревьев, а также деструкции его ураганами, болезнями и другими стихийными бедствиями опад превышает прирост фитомассы. Мертвое органическое вещество может рассматриваться как компонент абиотической среды, обязанный своим происхождением растительному покрову. Оно недоступно для питания растений, поскольку последние способны усваивать преимущественно минеральные соединения. Конечно, из мертвой органики попадают в почвенный раствор и легко растворимые соединения, доступные для питания растений, но их доля в органике незначительна. Дальнейшая судьба органики определяется деятельностью гетеротрофных организмов.

Роль гетеротрофных организмов в трансформации мертвого органического вещества. Разложение органики в результате физико-химических процессов, прямого окисления идет очень медленно. При недостатке кислорода и в отсутствие гетеротрофных организмов разложение может длиться столетиями и даже тысячелетиями. Об этом свидетельствует накопление торфа на болотах, сапропеля в озерах.

В разложении органики участвуют позвоночные и беспозвоночные животные, простейшие, грибы, актиномицеты, бактерии. Роль разных групп организмов, по-видимому, примерно соответствует их массе в почве (табл.3.18). Общее их количество по весу в этом примере составляет около 5% от мертвого органического вещества. Данные, представленные в таблице, следует рассматривать как средние и приблизительные. По отношению к мертвому органическому веществу гетеротрофов-деструкторов

может быть и меньше 1%, но вряд ли многим больше 10%, поскольку потери энергии на метаболизм и дыхание в пищевой цепи на каждом уровне составляют около 90%. Общая масса и состав гетеротрофов варьируют в зависимости от климата, грунта и, что существенно, от особенностей растительного покрова — количества фитомассы (а значит, и опада) и ее качества, т. е. от состава и строения растительных сообществ.

Таблица 3.18

Количество мертвого органического вещества и содержание гетеротрофных организмов (на 1 га почвы в слое 0—15 см) в умеренно влажном климате (по: Боул, Хоул, Мак-Крекен, 1977)

Объекты	Сухое вещество, кг/га
Мертвое органическое	105400
Бактерии	2600
Простейшие	100
Грибы	2000
Актиномицеты	220
Нематоды, дождевые	140
улитки, слизняки	
Паукообразные	50
Гексоподы	42
Прочие	20

Живая масса простейших может достигать 300-400кг/га (Гельцер, 1972). Бактериальная масса составляет в черноземах—1800-2400кг/га, в сероземах—1220 кг/га, в подзолистых почвах —740-1400 кг/га (Тюрин, 1957). В культурных почвах она обычно заметно выше: в сероземах под люцерной 8000 кг/га, в подзолистых почвах под клевером 1500 -4000 кг/га, в подзолистых почвах под пшеницей 1100 кг/га, в слабо окультуренных почвах 110-150кг/га (Красильников, 1958).

Остановимся на деятельности групп гетеротрофных организмов, играющих существенную роль в переработке органики. В почвах обитает до 50кг/га низших червей (коловратки, нематоды), 500-4000кг/га — высших (энитреиды, люмбрициды, дождевые черви). Особенно велик вклад дождевых червей. Дождевые черви захватывают частички опада и перерабатывают их и перерабатывают в кишечном тракте. В минерализации органики участвуют живущие в кишечниках дождевых червей аммонифицирующие микроорганизмы, в результате разложение содержащих азот органических соединений идет до аммиака. Переваренная масса в виде капролитов выбрасывается на поверхность почвы. В капролитах содержится кальция и гумуса в 2-2,5 раза больше, чем в основной массе почвы. Выделенный червями углекислый кальций нейтрализует кислоты, поэтому кислотность выбросов ниже, чем почвы. Капролиты в 1,5 раза более водопрочны, чем частички почвы, не прошедшие через кишечный тракт дождевых червей. Земляные черви, затаскивая в почву органику и вынося на поверхность продукты переработки, перемешивают почву. Объем этой деятельности поражает: черви выносят на поверхность до 25-40 т/га обогащенной почвы. Результатом деятельности червей является и микродренаж почвы — их ходы, каналы с укрепленными выделениями стенками, могут достигать 1км на 1м² поверхности почвы. Коли-

чество дождевых червей зависит от количества органики, поступающей в почву, кислотности почвы и ее влажности. Если на лугах с невысокой продуктивностью их насчитывается 1,7-2,0 млн экземпляров на 1 га, то на высокопродуктивных лугах в почве может быть до 7,5 и даже 12,0 млн экземпляров на 1 га. В почве дубового леса под Москвой обнаружено/до 2,5 млн дождевых червей, в почве елового леса с богатым травяным покровом — 0,6 млн на 1 га. В сосновых же лесах с лишайниковым покровом на сухих песках дождевых червей практически нет. Сходную с работой дождевых червей выполняют членистоногие, среди которых наибольшую роль в разложении органики, по-видимому, играют муравьи; они так же, как и черви, выносят почву на поверхность — до 2 т/га.

Решающий вклад в разложение органики вносят грибы, актиномицеты, бактерии. Грибы, вырабатывая гидролитические ферменты, могут питаться пектином, целлюлозой и даже лигнином, наиболее трудно поддающимся разложению соединением. Существенно, что грибы разлагают в несколько раз больше органического вещества, чем его потребляют. Актиномицеты и бактерии в совокупности способны разлагать практически любые органические соединения и даже минералы.

Бактерии разлагают водорастворимые органические соединения до полной минерализации с выделением органических кислот. В результате деятельности грибов также образуются органические кислоты, но разложение неполное. Крахмал разлагается внеклеточными микробными ферментами. Деструкцию гемицеллюлозы осуществляют бактерии, грибы и актиномицеты. Пектины разлагаются в анаэробных условиях бактериями, в аэробных — главным образом грибами.

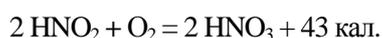
Основные по массе компоненты растительных тканей — целлюлоза (40-70%) и лигнин (20-50%). В аэробных условиях целлюлозу разлагают бактерии, актиномицеты и грибы; разложение обычно полное — до образования CO₂ и воды. В анаэробных условиях разложение ведется бактериями; помимо углекислого газа выделяются этанол и органические кислоты. В кислых почвах лесов целлюлозу разлагают в основном грибы. Деструкция лигнина, поступающего на почву главным образом в составе древесины, ведется базидиальными грибами.

Растения не способны потреблять свободный азот атмосферы. Доступные для них соединения азота — аммиак, нитриты, нитраты. Они образуются в результате фотохимических реакций, электрических разрядов в атмосфере, вулканических процессов, деятельности свободноживущих азотфиксаторов и симбиотических азотфиксирующих бактерий. По отношению к потребляемому растениями азоту его фиксация в атмосфере составляет 0,01%, связывание свободноживущими микроорганизмами 2%, бактериями-симбионтами — 33%, всего примерно 35%. Около 65% азота растения получают из разлагаемого органического вещества. При деструкции часть азота (свободный азот) выделяется в атмосферу, вымывается из почвы в составе разных соединений, частично стагнируется в не полностью разложившемся органическом веществе.

Можно представить фантастическую ситуацию: в природе не происходит деструкции органического вещества (оно консервируется) либо, напротив, разложение идет до полного освобождения азота. В том и другом случае прирост фитомассы будет ничтожным, так как связанного азота атмосферы для питания окажется явно недостаточно, к тому же в этом случае запас азота в атмосфере в конце концов исчерпается. На первых этапах зарастания территорий, первично или вторично лишенных растительности (скалы, карьеры, отвалы горных пород, не содержащие токсических

соединений, заброшенные истощенные пашни, концентрированные вырубки и т.д.), где органическое вещество содержится в ничтожном количестве, прирост фитомассы крайне низкий, жизненность растений невелика. По мере накопления органики и, как следствие, увеличения количества и разнообразия гетеротрофов, их активности, в биологическом круговороте повышается количество азота и элементов минерального питания. Естественно, возрастает и прирост фитомассы. Этот процесс идет по возрастающей до установления равновесия между пополнением элементов питания в круговороте и вымыванием и стагнацией их в гумусе. Например, при зарастании скал сосновым лесом в тех случаях, когда органика не удаляется с поверхности при эрозии, жизненность деревьев улучшается, прирост фитомассы увеличивается, но до определенного предела. Так, в этих условиях бонитет древостоя повышается только на 1-2 ступени. При концентрированных рубках удаляется не только вся стволовая древесина, но и ветви, из почвы извлекаются пни, т. е. с вырубки удаляется почти полностью органическое вещество, почва разрушается тяжелыми машинами. Восстанавливается лес медленно, и единственный способ ускорить лесовозобновление — внести удобрения, лучше всего в виде любого органического вещества. На верховых болотах прирост фитомассы также невелик, несмотря на огромное количество органического вещества (торфа). Круговорот элементов осуществляется крайне медленно, поскольку из-за высокой обводненности и кислотности субстрата здесь почти полностью отсутствуют деструкторы органического вещества. Опад, слабо разлагаясь, накапливается в виде торфа, бедного доступными для растений элементами питания.

Вернемся к разложению органического вещества. Высвобождение азота из органики происходит в процессе аммонификации, нитрификации и денитрификации. При аммонификации, осуществляемой микроорганизмами, происходит минерализация органических соединений с выделением аммиака (NH₃). Аммиак частично потребляется растениями, частично вымывается, а главным образом используется микроорганизмами — нитрификаторами. Процесс нитрификации идет в два этапа с образованием нитрита (HNO₂) и нитрата (HNO₃):



Нитрифицирующие организмы облигатно аэробные. Видовое их разнообразие невелико: нитритные бактерии относятся к роду *Nitrosomonas*, а нитратные — к роду *Nitrobacter*. Нитриты поглощаются растениями, в клетках которых восстанавливаются до аммиака и включаются в органические соединения. Часть нитратов вымывается из почвы, а другая восстанавливается до молекулярного азота. Процесс денитрификации осуществляется денитрификаторами (*p.Pseudomonas*, *p.Micrococcus*, *p.Bacillus*) и химическим путем. В общем виде его можно выразить так: $2\text{HNO}_3 \rightarrow 2\text{HNO}_2 \rightarrow 2\text{HNO} \rightarrow \text{N}_2$. Молекулярный азот частично вновь включается в биологический круговорот азотфиксирующими организмами.

Гумус. В результате разложения органического вещества и биохимического синтеза, осуществляемого бактериями и грибами при участии ферментов, образуется гумус (перегной). В состав гумуса входят водорастворимые органические вещества, битумы, гуминовые и ульминовые кислоты и их соли, гумин и ульмин. Гумин и ульмин растворяются только плавиковой кислотой. Из гумусовых веществ образуются органические и органоминеральные коллоиды. Они входят в почвенный поглоща-

ющий комплекс, играющий определенную роль в плодородии почв. Гумус в значительной мере определяет физические свойства, например агрегированность почвы, влагоемкость, и тепловые свойства. Таким образом очевидно, что первопричиной образования особого природного тела — почвы — является растительный покров. Запасы гумуса в почве велики и сильно колеблются в зависимости от климата, почвообразующей породы, условий разложения органического вещества и, конечно, состава растительности (табл.3.19). Гумус различается и по качеству в зависимости от особенностей органического вещества, поставляемого растительностью. Различают гумус: муль, модер, мор. *Муль*— мягкий гумус, образуется под широколиственными породами (ильм, ясень, граб, липа, лещина) и под травянистой растительностью. Подстилка в широколиственных лесах не накапливается, органическое вещество активно перерабатывается гетеротрофами, реакция почв — слабокислая и нейтральная (рН 6,0-7,5). *Мор* — грубый гумус (сухой торф), образуется в хвойных лесах (сосна, ель, лиственница, кедр), где опад разлагается медленно, главным образом грибами. Гумусовые кислоты не нейтрализуются основаниями, которых недостает, поэтому реакция почв кислая (рН 3,0-5,0). Муль и мор различаются по отношению углерода к азоту (C : N)*. В муле оно, как правило, меньше, а в море больше 15. Эта граница условна. *Модер* — промежуточный по свойствам гумус, образуется под лиственными породами (дуб, бук), под смешанными хвойно-лиственными древостоями. реакция почв слабокислая: рН 5-6,5. Гумус в минеральных горизонтах почвы образуется главным образом из отмирающих подземных органов растений и отчасти попадает туда при миграции подстилки, в том числе при перемешивании почвы беспозвоночными животными.

Таблица 3.19

Запасы гумуса в разных типах почв
(по: Тюрин, 1937)

Типы почв	Запасы гумуса, т/га
Сероземы	80
Светлокаштановые	120
Темнокаштановые	350
Обыкновенные черноземы	450
Мощные черноземы	760
Выщелоченные черноземы	555
Серые лесные	475
Оподзоленные	230
Подзолистые (включая подстилку)	110
Красноземы влажных субтропиков	300
Перегнойно-карбонатные лесных областей	150

Опад и подстилка. Опад надземных частей растений образует подстилку. В общем виде подстилку можно охарактеризовать как органическую массу, состоящую из трех слоев. Верхний слой составляет свежий

*Отношение C : N служит одним из показателей микробиологической активности и обеспеченности растений азотом. Чем меньше C : N, тем благоприятнее условия для развития растений.

опад. Из него вымываются легкорастворимые вещества, здесь разлагаются простые углеводы, пектины и белки. В среднем слое идут активные микробиологические процессы, осуществляется более глубокое разложение органического вещества, в том числе целлюлозы, лигнина, хитина, и синтезируются гумусовые вещества. В нижнем слое в основном завершается распад органического вещества и формируется гумус. Подстилка, особенно лесная, играет большую роль в жизни сообществ. Крупнейший лесовед Г. Ф. Морозов назвал подстилку тем горизонтом, "где рождается почвенный раствор".

Таблица 3.20

Запасы подстилки в 80-100-летних густых культурах
(по: Похитон, 1953)

Порода	Запас подстилки, воздушно-сухое вещество, т/га
<i>Picea abies</i>	29.3
<i>Pinus sylvestris</i>	25.0
<i>Pinus nigra</i>	17.7
<i>Abies alba</i>	17.3
<i>Quercus rubra</i>	17.0
<i>Abies concolor</i>	15.5
<i>Aesculus hippocastanum</i>	13.8
<i>Acer pseudoplatanus</i>	13.8
<i>Quercus robur</i>	13.7
<i>Fagus sylvatica</i>	13.1
<i>Carpinus betulus</i>	11.2
<i>Pinus strobus</i>	10.6
<i>Ulmus laevis</i>	9.4
<i>Larix europaea</i>	9.4
<i>Acer platanoides</i>	8.0
<i>Populus alba</i>	8.0
<i>Corylus avellana</i>	7.9
<i>Betula pendula</i>	7.7
<i>Robinia pseudo-acacia</i>	7.0
<i>Tilia cordata</i>	6.2
<i>Juglans regia</i>	5.9
<i>Ulmus glabra</i>	5.4
<i>Fraxinus excelsior</i>	4.5
<i>Padus racemosa</i>	1.9

Примечание. Северная степь, выщелоченные черноземы на суглинистом лесе. Сбор подстилки — август 1951г.

Скорость разложения опада зависит от климатических условий, от состава и строения отмирающей органической массы. В умеренном климате полное разложение хвойного и листового опада происходит в среднем за 9-12 лет. В тропиках и субтропиках при высокой влажности и круглогодичной положительной температуре опад полностью разлагается за один-два года. В горных лесах и тундрах, где период микробиологической деятельности непродолжителен и активность ее вследствие низких температур не столь велика, разложение опада длится десятки лет. В одном климате на сходных почвах разложение опада растений разных видов сильно различается и зависит от его химического состава и строения. Например, мелкая хвоя ели плотно упакована в подстилке, кроме того, содержащиеся в хвое смолистые вещества выполняют роль консервантов.

Поэтому в отличие от листьев осины и березы, образующих рыхлый верхний слой подстилки и легко поддающихся разложению, хвоя разлагается значительно медленнее. Опад, образующий кислые подстилки, разлагается дольше, чем формирующий нейтральные. По кислотности подстилки древесные породы образуют следующий ряд: ель-сосна-ольха серая-береза-осина (изменение рН в среднем от 3,3 до 6,7). В той же последовательности увеличивается и скорость разложения опада этих древесных пород. Естественно, чем медленнее разлагается опад, тем больше накапливается подстилки, и запасы ее неодинаковы под разными древесными породами (табл. 3.20). Например, запасы подстилки в одинаковых почвенных условиях в зависимости от породы различаются в 15 раз.

КРУГОВОРОТ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ

Круговорот элементов питания осуществляется в результате их потребления растениями и сброса с опадом в среду. Приводимые в литературе данные об этом процессе варьируют, что объясняется специфичностью потребления элементов питания растениями разных видов, зависимостью поглощения от содержания элементов в почве и условий поглощения, а также разными методами исследования. И все же соотношения цифр о поглощении и выделении элементов указывают на простые закономерности. В табл.3.21 приведены данные об аккумуляции в приросте азота и некоторых зольных элементов и содержании их в опаде, т. е. возвращении в среду. В молодых сосняках и липняках с опадом возвращается около половины азота, фосфора, калия и кальция от количества, фиксированного в текущем годовом приросте. В 70-летнем возрасте возврат примерно равен приросту. Естественно, что среднегодовая разница за длительный срок оказывается равной нулю. (Закономерность здесь та же, что и с органическим веществом. Это понятно — элементы питания включены в состав органического вещества.) Существенно и различие между сосновым и липовым лесом, прежде всего связанное с синтезом большого количества органики в последнем. Различие в количестве азота и зольных элементов в опаде разных растительных сообществ хорошо иллюстрируют таблицы 3.22 и 3.23. Запас зольных элементов и азота определяется не только количеством производимого вещества, но и его качеством, зависящим от биологических особенностей растений отдельных видов. Например, в сходных условиях произрастания хвоя ели, листья липы и листья березы содержат разные количества азота и кремнезема. В процентах от сухого вещества оно соответственно составляет: азот — 0,83 — 2,73 — 2,82, кремнезем — 22,08 — 0,35 — 0,07 (Ремезов и др., 1949). Из обобщенных данных о содержании некоторых элементов в свежем опаде ряда древесных пород Северной Америки (табл.3.24) также следует, что растения разных видов специфично поглощают элементы питания. Столь же разнообразен химический состав и тканей растений разных жизненных форм (табл.3.25). Специфичность видов четко проявляется и при сравнении их в пределах одного растительного сообщества, при произрастании растений разных видов в одних и тех же условиях (табл.3.26).

Таблица 3.21

Круговорот азота и зольных элементов в сосняках и липняках
(по: Ремезов, Смирнова, Быкова, 1959)

Насаждение, воз- раст, лет	Количество вещества, кг/га								
	N		P ₂ O ₅		K ₂ O		CaO		
	в при- росте	в опаде	в при- росте	в опаде	в при- росте	в опаде	в при- росте	в опаде	
Сосняк	14	24	15	8.0	3.5	1.9	6	26	17
	70	32	23	5.4	5.2	10.2	10.1	29	28
Липняк	13	58	39	20	17	34	22	93	73
	74	90	78	31	29	54	48	153	144

Таблица 3.22

Запас зольных элементов и азота в опаде насаждений
различного состава в кг/га (по: Ремезов и др., 1959)

Насаж- дение	N	SiO ₂	Al ₂ O ₃ + +Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	SO ₃
Сосняки чистые	7-8	3-7	3-7	11-25	2-5	2-5	1-4	2-5
Сосняки с липой	19-26	10-12	4-7	26-27	5-6	6-11	4-7	7-9
Ельники чистые	2-20	11-20	1-8	20-22	4-5	5-6	4-7	2-3
Ельники сложные	20-34	25-32	5-9	26-44	2-5	4-7	4-5	2-4
Березняки	30-34	10-12	2-5	35-67	16-20	27-32	18-21	12-14
Осинники	31-54	39-62	8-16	93-148	14-20	27-102	8-10	6-12
Липняки	21-66	4-13	3-7	39-122	8-23	13-39	9-28	4-13
Дубняки	35-40	38-51	5-11	93-110	15-18	19-22	19-28	14-20

Таблица 3.23

Запасы азота и зольных элементов в напочвенном покрове,
кг/га (по: Ремезов и др., 1959)

Группы растений	N	CaO	K ₂ O	P ₂ O ₅	SO ₃	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MgO
Зеленые мхи	9	5	11	4.1	3.0	3.1	1.9	0.6	1.6
Кислица	5	3	7	1.6	0.7	0.4	0.7	0.2	0.9
Дубовое широколистное, его корни	16 11	16 6	31 8	3.4 3.3	7.2 2.9	10.3 1.1	3.8 3.0	0.6 0.2	5.7 2.7

Таблица 3.24

Содержание азота и минеральных элементов в свежем опаде древесных пород, % от абсолютно сухого вещества (по: Китредж, 1951)

Порода	N	CaO	P ₂ O ₅	K ₂ O
Осина	0.4-0.8	1.5-3.0	0.15-0.3	0.3-0.6
Ольха серая	1.1-2.1	0.3-1.5	-	-
Лиственница	0.8-1.1	0.3-1.5	-	-
Ель серебристая	1.1-2.1	1.5-3.0	-	-
Клен ясенелистный	0.8-1.1	3.0-6.4	-	-
Липа американская	0.8-1.1	3.0-6.4	0.15	0.6-2.0
Береза желтая	1.1-2.1	1.5-3.0	-	-
Ель черная	1.1-2.1	0.3-1.5	-	-

Таблица 3.45

Содержание азота и зольных элементов в растениях напочвенного покрова (в % на абсолютно сухое вещество) (по: Пономорева, Мясникова, 1957)

Объект	N	зола	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	MnO	CaO	MgO	K ₂ O	SO ₃	P ₂ O ₅
Широко- травье	2.60	8.30	1.18	0.40	0.24	0.24	1.80	0.75	2.27	0.48	0.61
Папоротник	1.40	8.00	5.25	0.03	0.07	0.09	0.88	0.55	0.32	0.24	0.33
Хвоя сосны	0.59	2.57	0.82	0.08	0.09	0.11	0.84	0.18	0.11	0.15	0.19
Сфагнум	0.80	2.70	0.43	0.18	0.05	0.04	0.52	0.22	0.70	0.38	0.19
Кукушкин лен	1.00	2.68	0.43	0.44	0.03	0.02	0.41	0.18	0.68	0.35	0.14
Вереск	0.96	2.74	1.06	0.02	0.04	0.12	0.56	0.20	0.16	0.21	0.36
Лишайники	0.54	1.40	0.58	0.01	0.03	0.01	0.13	0.08	0.14	0.18	0.25

Таблица Я.26

Содержание азота и зольных элементов в травяном покрове дубняка ясенево-снытьево-осокового (в % на сухое вещество) (по: Мина, 1955)

Растения	CaO	MgO	K ₂ O	P ₂ O ₅	SO ₃	SiO ₂	N
Осока	0.71	0.31	2.79	0.320	0.36	2.220	1.47
Сныть	3.14	0.68	7.91	0.547	0.54	0.018	1.45
Звездчатка	2.03	0.73	5.19	0.368	0.57	0.017	1.69

Возникает вопрос, насколько сильно меняется среда в результате биологического круговорота элементов минерального питания растений? Ранее уже говорилось, что большая часть азота, идущая на питание растений, накапливается и сохраняется в экосистеме. Потери же его при полной минерализации органического вещества и вымывание водным стоком компенсируются деятельностью азотфиксирующих организмов.

Элементы питания, содержащиеся в минеральной части почвы, в основной своей массе слабо растворимы и недоступны для питания растений.

Разрушение минералов, перевод элементов питания в доступное растениям состояние производятся органическими кислотами, выделяемыми корнями растений и микроорганизмами. Особенно велика роль угольной кислоты, образующейся в почве при дыхании и брожении. Идут и иные процессы, приводящие к мобилизации в растительной массе минеральных элементов. В результате в распоряжении растений оказывается во много раз больше элементов питания, чем это было бы при отсутствии биологического круговорота.

Таблица 3.27

Извлечение растительностью питательных веществ за вегетационный период и содержание их в почве (по: Ремезов, Смирнова, Быкова, 1959; Зайцев, 1964)

Насаждение	Количество вещества, кг/га			
	N	CaO	K ₂ O	P ₂ O ₅
Ельник зеленомошный, возраст 93-38 лет	28-62	36-73	11-46	9-28 8
	197	89	7	
Сосняк брусничный, возраст 95-30 лет	10-44	14-59	5-23	2-13
	62-161	41-90	4-9	5-10
Липняк осоково-снытевый, возраст 74-30 лет	41-89	84-153	30-54	14-31
	238-677	304-1218	41-103	19-39

Примечание. Почвы: ельник — подзолистая слабодерновая на моренном суглинке; сосняк — подзолистая слабодерновая на флювиогляциальном песке и подзолистая на древнеаллювиальном песке; липняк — серая лесная на эоловом песчаном наносе и темно-серая лесная на лёссе. Запас: общий азот, обменные кальций и калий, лимоннорастворимый фосфор. В верхней строке указано количество вещества, извлеченного из почвы, в нижней — количество вещества, запасенного в почве, слой 0-20см.

Насколько значительно извлечение растительностью элементов из почвы, можно оценить, сравнив его с содержанием в ней этих элементов (табл.3.27). Следует обратить внимание, что приведены сведения о запасе общего азота в почве, большая часть которого содержится в гумусе и органическом веществе в связанном виде. Реально количество азота, доступного для растений в текущее время, много меньше указанного в таблице. Извлечение из почвы растениями элементов питания сопоставимо с содержанием их в почве. Оценить масштабы потребления можно и другим способом. Рассмотрим следующий пример. На лугах невысокой продуктивности со смешанным разнотравным травостоем в 3 тоннах сена (что меньше общего надземного и подземного прироста), отчужденного с 1га, содержится N и K₂O по 45-60кг, P₂O₅ —12-18кг. Под посевы многолетних трав рекомендуется вносить по 30-45 кг/га удобрений (и это не максимальное рекомендуемое количество). Очевидно, при таком высоком уровне извлечения элементов питания по сравнению с имеющимся в почве создается дефицит питательных веществ, особенно в период интенсивного роста растений. Наличие дефицита подтверждается тем, что внесение удобрений практически всегда интенсифицирует прирост фитомассы. На лугах в период наиболее быстрого роста трав дефицит нередко столь велик, что приостанавливается прирост фитомассы. Внесение удобрений в этот момент восстанавливает нормальный ход развития. Потребление веществ при их дефиците приводит к разнообразным взаимодействиям растений, о чем будет подробно рассказано в следующей главе.

Таблица 3.28

Количество элементов, вымываемых из крон деревьев в сосновом лесу и содержащихся в напочвенном покрове из зеленых мхов, кг/га (по: Ремезов и др., 1959)

	N	Ca	K	P	Mg
Вымывается из крон сосен	8.1	6.0	1.0	Следы	0.9
Находится в зеленых мхах	8.9	4.7	10.7	4.1	1.6

Биологический круговорот приводит к перемещению веществ по вертикали. Одно из проявлений этого процесса—формирование подстилки, являющейся субстратом, необходимым для существования многих низкорослых лесных видов, корневые системы которых развиваются преимущественно в подстилке (кислица, майник и др.). Мхи получают пищу в основном с осадками в виде растворенных веществ. Следует отметить, что количество некоторых вымываемых элементов из крон деревьев находится примерно на том же уровне, что и содержащееся в фитомассе мхов (табл.3.28). Благополучие зеленых мхов в лесу обеспечивается в результате перемещения элементов из почвы в фитомассу сосны и поступления их ко мхам со смывными водами. Саксаулы, особенно черный (*Haloxylon aphyllum*), аккумулируют в тканях многие соли, содержащиеся в нижних слоях грунта. С опадом эти соли в высокой концентрации попадают на поверхность. Содержание ионов в почве под саксаулом в десятки и даже тысячи раз больше, чем в открытом песке. Так, если содержание ионов в поверхностном слое открытого песка составляет 0,015%, то под саксаулом 0,330-2,630%. Соответственно и рН почвы изменяется от 7,5 до 9,7-11,2, т. е. она становится щелочной (Мирошниченко, 1969). Фитогенное засоление изменяет состав растительного сообщества, в частности устраняет из подкоронового пространства саксаула осоку (*Carex physodes*).

ВЫДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЯМИ ИНГИБИТОРОВ

В результате биохимических реакций в растениях образуются балластные вещества, часть из них выводится наружу, другая накапливается в клетках и межклеточном пространстве, в тканях. Многие из них обладают физиологической активностью, т. е. ингибирующими или стимулирующими свойствами. Такими же свойствами могут обладать продукты секреции, имеющие функциональный характер, - нектар, ловчие слизи, переваривающие жидкости (у насекомоядных растений), эфирные масла и т. п. Физиологически активными веществами могут быть и промежуточные продукты синтеза и распада, освобождающиеся из мертвых тканей.

Совокупность этих веществ может рассматриваться как своеобразный элемент абиотической среды, создаваемый растениями. Влияние одних растений на другие посредством этих веществ называется *аллелопатией*. При исследовании аллелопатии основное внимание уделяется ингибирующим эффектам. Термин "аллелопатия" ввел Молиш (Molisch, 1937). Он включал в аллелопатию и вредные, и благоприятные воздействия. Некоторые ученые ограничивают аллелопатию вредными воздействиями.

Химические вещества, выделяемые растениями и имеющие ингибирующее действие на растения, называются *полипами*. Ингибиторы, продуцируемые высшими растениями и действующие на микроорганизмы (и животных), принято называть *фитонцидами*. Ингибиторы, выделяемые микроорганизмами и влияющие на микроорганизмы,— *антибиотики*, на высшие растения—*маразмины*. Химическая природа ингибиторов многообразна, число их велико и возрастает по мере исследований. Э. Райе (1978) объединил ингибиторы в 15 биохимических групп.

Каждая биохимическая группа содержит десятки соединений, идентифицированных как колины и фитонциды. Очень велико число антибиотиков и маразминов.

Механизмы действия ингибиторов хотя еще мало изучены, но уже ясно, что они разнообразны. Подробный обзор механизмов действия аллелопатических агентов содержится в сводке Э. Раиса (1978). Ниже приведены основные из них.

1. Угнетение деления и растяжения клеток. Например, насыщенный раствор кумарина блокирует митозы в корнях лука и лилии. В кожуре *Juglans nigra* содержится транс-коричная кислота, уменьшающая число клеток, вступивших в митоз в корнях *Pisum sativum*.

2. Подавление роста, индуцированного гибберелловой или индолилуксусной кислотами. Ряд полифенолов подавляет активность ИУК-оксидазы в этиолированных эпикотильях гороха, а некоторые кумаровые кислоты усиливают ее. Природные фенольные ингибиторы роста из *Salix rubra* и яблони являются антагонистами индолилуксусной кислоты и гиббереллина. Шесть танинов ингибируют рост гипокотилей проростков огурцов, индуцированный гибберелловой кислотой

3. Влияние на поглощение минеральных солей. Имеется довольно много примеров уменьшения поглощения минеральных солей при выращивании растений в смешанных культурах. Однако убедительной идентификации ингибиторов поглощения ионов из почвенного покрова не приводится.

4. Угнетение фотосинтеза. Свидетельств этого механизма немного. Скополетин снижает скорость фотосинтеза подсолнечника, табака, щирцы *Amaranthus retroflexus*.

5. Подавление или стимуляция дыхания. Фенолы и кумарины влияют на поглощение кислорода семенами салата и зерновками ячменя. Два летучих терпена из листьев *Salvia leucophylla* подавляют поглощение кислорода суспензией митохондрий, выделенных из клеток *Avena fatua* и *Cucumis sativus*.

6. Влияние на величину устьичной щели. Обработка растений рядом аллелопа/гических агентов вызывает расширение или сужение устьичных щелей у растений, хотя не всегда, ясно, первичный ли это эффект.

7. Подавление синтеза белка. Коричная и феруловая кислоты подавляют синтез белка.

8. Изменение проницаемости клеточных мембран.

9. Ингибирование специфических ферментов, в частности целлюлазы, играющей существенную роль в разложении целлюлозы.

Несомненно, спектр химических веществ, содержащихся в газообразных, жидких и твердых выделениях и имеющих аллелопатические свойства, широк, и число их велико. По-видимому, из тканей растений любого вида можно выделить вещества, обладающие ингибирующим эффектом. Вместе с тем немного фактов, доказывающих проявление аллелопатии в естественных сообществах растений, да и в культурах также.

Т. С. Саламатова и О. А. Зауралов (1991) справедливо указывают: чтобы считать аллелопатию доказанной, необходимо обнаружить: 1) наличие действия (ингибирующего, активирующего) одного растения на другое; 2) образование вещества-эффектора донорным растением; 3) способ выделения вещества из растения в среду; 4) способ перемещения или накопления вещества в среде; 5) поглощение (связывание) эффектора растением-акцептором. Кроме того, необходимо доказать, что наблюдаемый характер ответа растения-акцептор а не вызван действием иных, более очевидных факторов — физических или биологических. В литературе приводится большое число наблюдений, интерпретируемых как аллелопатия, но многие из них не выдерживают перечисленных критериев. Вот два примера подобной интерпретации. В 9-летних посадках рядами сосны и клена высота сосен колебалась от 1,3 до 6,0 м в зависимости от близости к кленам (расстояния до них находились в пределах 1,25-5 м); чем дальше от кленов, тем выше сосны. Объясняется этот факт биохимическим влиянием клена (Колесниченко, 1968). М. В. Колесниченко приводит также наблюдения В.П.Тимофеева о сближении корней сосны и липы, лиственницы и липы, дуба и клена остролистного, дуба и липы в качестве примера положительного аллелопатического влияния. Однако аллелопатические агенты не выявлены, попытки объяснить эти факты иными, экологическими, причинами ни в том, ни в другом случае не делается.

Конечно, иногда аллелопатические объяснения весьма правдоподобны, хотя исследование и не имеет исчерпывающего характера. Так, вблизи корней черного ореха (*Juglans nigra*) завядают картофель (*Solanum tuberosum*) и томаты (*Lycopersicon esculentum*). При этом зависимости между плотностью корней ореха и завяданием томатов не обнаруживается. Томаты в водной культуре, куда положены кусочки коры ореха, завядают. Весьма вероятно ингибирующее воздействие какого-то вещества, выделяемого орехом.

При изучении аллелопатических взаимодействий растений, если не проведен полный цикл исследований, нередко возникают ошибки в интерпретации полученных эффектов. Смывные воды с хвои ели задерживают рост некоторых зеленых мхов, в частности *Pleurozium schreberi*, прирост же иных, например *Dicranum polysetum*, увеличивают. Напрашивается объяснение задержки роста в первом случае действием ингибитора. Однако опыт с поливом мхов водой, содержащей азотное, фосфорное и калийное удобрения, привел к тому же результату. Другой пример. В листьях злостного сорняка рыжика (*Camelina allysum*) содержатся фенольные соединения, вымываемые дождевой водой. Соседство рыжика со льном приводит к задержке роста льна. Этот эффект объяснялся ингибирующим воздействием фенольных соединений (Грюммер, 1964). Последующие исследования (Balschum, Gasol, 1972) показали, что причина заключается в конкуренции за питательные вещества; хотя рыжик и выделяет ингибиторы, они быстро разрушаются в среде.

Большая часть вполне доказанных фактов аллелопатического воздействия получена в лабораторных экспериментах. В природной обстановке это воздействие часто либо не подтверждается, либо не имеет существенного значения. Например, водные экстракты (настои) из хвои ели при обработке ими семян ели в чашке Петри снижают всхожесть и темпы прорастания. Однако в сообществе влияние смывных дождевых вод с хвои и опада на всхожесть семян не обнаруживается. Горчица черная (*Brassica nigra*) продуцирует большое количество аллилового эфира изородановой кислоты, который в лабораторных экспериментах (с высокой concentra-

цией эфира в водных вытяжках) угнетает рост корешков коостра (*Bromus rigidus*). При обработке же почвы в полевых условиях даже растворами с высокой концентрацией ингибирующий эффект быстро исчезает (Bell, Muller, 1973). Дело в том, что в экспериментах в лаборатории или на делянке растения-акцепторы обрабатываются экстрактами из растений доноров с такой высокой концентрацией ингибиторов, которой не бывает в естественных условиях. Вот типичный пример. Экстракт из верхушек донника (1 г в 5 мл воды) снижает всхожесть семян кукурузы после замачивания их в течение суток с 95 до 23% (McCalla, Duley, 1948). Конечно, при совместном посеве кукурузы с донником такого мощного воздействия, как в условиях описанного опыта, и быть не может. Листья свеклы, томатов, батата, редиса выделяют ацетальдегид, пропионовый альдегид, ацетон, метиловый спирт и другие вещества, в замкнутых системах проявляющие себя как ингибиторы (Ладыкин и др., 1970). Под стеклянным колпаком концентрация этих соединений может оказаться высокой. Иное дело в поле, на грядке— диффузия выделяемых веществ столь велика, что их воздействия вряд ли можно обнаружить. Ингибиторы, поступающие в почву, частично вымываются из прикорневой зоны растений-акцепторов. Выделяемые корешками и содержащиеся в мертвой органике ингибиторы связываются и разрушаются микроорганизмами. Например, вымываемая из корней гваюлы (*Parthenium. argentatum*) транскоричная кислота очень токсична для проростков гваюлы, но в почве она неустойчива, разрушается микроорганизмами (Bonner, 1950).

Ингибиторы не универсальны, т.е. одно и то же соединение подавляет рост и развитие растений не всех, а лишь некоторых видов. Между растениями разных видов, совместно произрастающими в естественных устойчивых сообществах, аллелопатические взаимодействия не наблюдаются или обнаруживаются с трудом. В то же время часто выявляется ингибирование адвентивными (пришлыми) растениями автохтонных (аборигенных). При интродукции эвкалипты, грецкий орех задерживают рост ряда трав в местах нового произрастания. Создается впечатление, что сводимые в культуре растения (либо культивируемые друг с другом, либо сорняки с культурными), не образующие без человека устойчивые сообщества, очень часто вступают в аллелопатические отношения. Экстракты из сена люцерны и тимофеевки, сухих стеблей кукурузы, соломы овса, ботвы картофеля замедляют в разной степени прорастание семян кукурузы, сои, гороха, овса, люцерны, тимофеевки (Nielsen, Cuddy, Woods, 1960). При исследовании влияния водных экстрактов сорняков (13 видов из разных семейств) на культурные растения (8 видов) было изучено 108 комбинаций видов и в половине случаев обнаружен эффект ингибирования прорастания семян (Gressel, Holm, 1964).

В комбинациях "адвентивные — автохтонные" виды; "культурные — культурные"; "сорные — культурные" есть общая черта — совместно в одних и тех же самовосстанавливающихся сообществах они не формировались. На основании этого В. П. Иванов (1973) и Т.А.Работнов (1974) высказали предположение, что аллелопатические взаимодействия чаще наблюдаются между видами, не прошедшими сопряженной (в одних и тех же местообитаниях, сообществах) эволюции. "В естественных фитоценозах все виды растений с резко направленным антагонизмом как в смысле использования трофических факторов, так и биохимического взаимодействия в результате длительной эволюции сошли со сцены. В этих растительных сообществах остались в основном физиологически совместные компоненты, где биохимический фактор внешне проявляется незаметно,

хотя в действительности он существует" (Иванов, 1973, с.63). По этой гипотезе аллелопатия рассматривается как фактор эволюционного естественного отбора, приводящий к элиминации из природы некоторых видов, неспособных выдержать ингибирующий пресс. Надо допустить такую возможность, но доказать справедливость этого предположения невозможно. Отсутствие или слабую выраженность аллелопатических взаимодействий в естественных сообществах можно объяснить и по-иному. В любое сообщество постоянно попадают зачатки растений, ему не свойственных. Но развитие многих блокируется неблагоприятными экотопическими условиями, измененной растительной средой, т. е. идет непрерывный экотопический и ценотический отбор. Определенную роль играет и аллелопатия. Виды, аллелопатически несовместимые, оказываются в разных сообществах. При внедрении в сообщества адвентивных видов, обладающих мощным аллелопатическим воздействием, происходит перестройка сообщества, и некоторые автохтонные виды теряют свои позиции.

Аллелопатия, по-видимому, может играть существенную роль в динамических процессах в растительных сообществах, в восстановительных сменах (демутации) растительного покрова после его нарушения, и особенно полного разрушения, или в сменах растительных сообществ при зарастании территорий, первично лишенных растительности. Наиболее полное детальное исследование роли аллелопатии в сукцессиях растительного покрова проведено Райсом с учениками (Райе, 1978). Исследования проводились в естественных условиях, ставились лабораторные опыты, выделялись и идентифицировались ингибиторы.

На залежах в прерии (штаты Оклахома, Канзас) наблюдаются три стадии сукцессии на залежи. Первая стадия продолжается 2-3 года, на ней преобладают мощные сорняки - *Helianthus annuus*, *Ambrosia psilostachya*, *Erigeron canadensis*, *Chenopodium album*, *Sorghum halepense*, *Digiiana sanguinalis*, *Bromus japonicum* и др. На второй стадии доминирует низкорослый однолетник аристида мелкоцветковая (*Aristida oligantha*). Ее господство длится 9-13 лет. Постепенно происходит замещение аристиды многолетними травами с участием бородача (*Andropogon scopanus*). Однако в течение более тридцати лет третья стадия не завершается, и настоящая прерия с преобладанием *Andropogon scopanus*, *A. gerardi*, *Panicum virgatum* и *Sorghastrum nutans* не восстанавливается. Было обнаружено, что виды пионерных сорняков выделяют ингибиторы и подавляют друг друга. Аристида же устойчива к этим ингибиторам, чем объясняется ее разрастание и замещение ею сорняков. Кроме того, почва этих залежей неплодородна и бедна для пышного развития многолетних видов. Аристида и некоторые пионерные сорняки ингибируют развитие азотфиксирующих бактерий и синезеленых водорослей, подавляют образование клубеньков у бобовых, тем самым задерживая накопление азота в почве. По этим причинам замещение аристиды многолетними травами растягивается на десятилетия.

Исследование роли аллелопатии в постпожарных сукцессиях в чапарале проведено в горах Калифорнии (Muller, Hanawalt, McPherson, 1968). Кустарники чапарала периодически выгорают. В сформированном чапарале травянистые виды отсутствуют или их мало. После пожара появляются в большом обилии одно- и двухлетние травы и луковичные, а также многолетние травы. Кустарники отрастают из корневищ, спящих почек на корнях и из семян. Через 10-15 лет чапараль восстанавливается (срок зависит от господствующих кустарников). Оказалось, что некоторые виды растений чапарала выделяют ингибиторы, подавляющие рост проростков травянистых растений, способных расти здесь. В строении чапарала

заметную роль играют *Adenostoma fasciculatum*, *Arclostaphylos glandulosa*, *Salvia leucophylla*. Шалфей белолистный (*Salvia leucophylla*) и полынь калифорнийская (*Artemisia californica*) выделяют летучие терпены, аккумулируемые почвой. Смывные воды с листьев и веток *Adenostoma fasciculatum* содержат токсины, которые препятствуют прорастанию семян, содержащихся на почвах развитого чапаралья. В листьях толокнянки и в образованной ими подстилке обнаружено несколько ингибиторов, блокирующих прорастание семян. Этим, видимо, и объясняется быстрое исчезновение трав из растительного покрова в послепожарной сукцессии чапаралья.

Несмотря на то, что многие сведения об аллелопатических эффектах вызывают сомнения из-за неполноты исследования, аллелопатия вообще и в естественных сообществах в частности, особенно в динамических процессах, является одним из факторов, определяющих формирование растительных сообществ, и пренебрегать им нельзя. Однако нет оснований и преувеличивать значение аллелопатии, считать ее главным механизмом доминирования растений и ответственной за образование мозаики растительного покрова, как это делают Гау и Мюллер (Chou, Muller, 1972) и вслед за ними Райе (1974).

Масштабы явления стимулирования и его роль в растительном покрове пока не выяснены.

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И РЕЛЬЕФ

Характер рельефа в малой мере зависит от растительного покрова, если рассматривать небольшие интервалы времени. Влияние растительности на рельеф определяется главным образом тем, что растения препятствуют передвижению грунта: сползанию на склонах его под действием гравитации и сносу с водой, перемещению твердых частиц водными потоками при разливах рек, передвижению песка ветром. Закрепляя грунт корневыми системами, растения уменьшают эрозию. Задерживая твердые частицы у своего основания, растения способствуют образованию микрорельефа. На крутых склонах, размываемых дождевой и талой водами, часть грунта задерживается стволами деревьев и кустарников, и образуются небольшие терраски. С нижней стороны стволов грунт вымывается, корни частично обнажаются и возникает эрозионное углубление. Обычно терраски покрыты напочвенным покровом, а углубления оголены.

В поймах рек во время паводков водой переносится большая масса твердых частиц, поступающих в результате эрозии склонов, размыва русла. Куртины кустарничков, группы деревьев препятствуют движению воды, уменьшают ее скорость, вызывают завихрения. При меньшей скорости воды здесь оседает больше твердых частиц. В итоге образуются повышения, нередко в форме грив. Экологические условия на них иные, чем на плоских участках, в вегетационный период обычно суше.

Участие растительности в образовании мезорельефа можно проследить на песчаных побережьях. Несмотря на различия в видовом составе в разных районах, наблюдаются общие черты процесса закрепления растениями подвижных песков на берегах крупных водоемов. В качестве примера приведем описание растительности северо-восточного побережья Ладожского озера. Обычно сразу за пляжем (полоса берега, примыкающая к водной поверхности, лишена растительности из-за действия волн) формируется береговой вал — зарождающаяся дюна высотой 1,5–2,0 м, шириной 16–18 м. Растительный покров на береговом валу разрежен, в нем доминируют колосняк песчаный (*Lycmus arenanus*), овсяница Бекке-

ри (*Fesiuca beckeri*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), чина морская (*Lathyrus maritimus*). В зоне подвижного песка господствует псаммофит колосняк. Постоянное подсыпание песка не только не мешает развитию колосняка, но, напротив, способствует разрастанию корневищ этого злака. По мере засыпания узлы кущения выносятся вверх, в них образуются корни, формируется многоярусная подземная система, скрепляющая песок. Вейник наземный растет лучше на закрепленных песках, но выдерживает и подсыпание песка. Эти злаки хотя и не прекращают движение песка, но частично задерживают его. На береговом валу широко распространены ивы, в основном *Salix acutifolia*. Они встречаются как в виде отдельных кустов, так и сплошной полосой до 15-20 м длины. Высота их колеблется от 0,8 до 3 м. Заросли ивы, где аккумулируется песок, в еще большей мере способствуют образованию берегового вала. Благодаря опадению и притенению напочвенный покров под ивами хотя и мало отличается по видовому составу от фоновой растительности, но имеет в 2-2,5 раза более высокое проективное покрытие, чем вне ив. На подветренном склоне дюны, в основном закрепленном, появляются сосны, а в их подкroновом пространстве — элементы соснового леса, пока в небольшом обилии. Это толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*), зеленые мхи, кустистые лишайники и др. Таким образом, на береговом валу наблюдается аккумуляция песка растительностью, его закрепление и формирование устойчивых форм растительного покрова. Конечно, этот процесс может нарушаться ураганными ветрами и волнами, доходящими до берегового вала и размывающими его.

При отмирании растений, образующих кочки, разрушении пней и поваленных стволов, формируется микрорельеф в виде небольших повышений. Длительность существования этих образований определяется скоростью разрушения мертвой органической массы, из которой они состоят. Они представляют собой пространственную экологическую нишу, благоприятную для развития растений. Яркими примерами этому служит возобновление ели в виде "гребенок" на разрушающихся лежащих стволах в еловом лесу; поселение и развитие, вплоть до плодоношения, рябины и даже требовательной черемухи в гнилых пнях на сосновой вырубке, на бедных и сухих песках.

Из сказанного ранее следует, что растительность трансформирует широкий спектр экологических факторов. Растения реагируют на всю совокупность изменений либо на часть их. Комплексное воздействие трансформированных экологических факторов проявляется при зарастании лугов ольхой серой (*Alnus incana*). Заброшенные, не подвергающиеся выпасу и косью луга зарастают кустарниковыми и древесными породами. Наиболее энергичным агрессором на лугах выступает ольха серая. Если сероольшаник граничит с лугом, то, благодаря интенсивному корнеотпрысковому возобновлению и быстрому росту, ольха наступает на него сплошным фронтом с образованием плотной опушки. Серая ольха сильно модифицирует среду. Уже в молодых древостоях по мере смыкания крон начинается изменяться среда. Под густой полог ольхи проникает меньше света, и вследствие этого там создается особый температурный режим. В утренние и дневные часы температура в ольшанике ниже, чем на лугу, а в вечерние и ночные — выше, причем амплитуда, колебаний температуры под пологом ольхи заметно меньше. Относительная влажность воздуха в сероольховом древостое меняется в течение суток также в меньшей степени, чем на лугу. Днем значения ее выше значений, наблюдаемых в луговой зоне, а ночью равны или ниже их (рис.3.28). Изменяются и

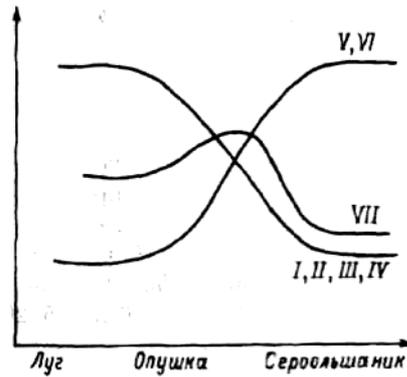


Рис.3.28. Изменение микроклиматических факторов по профилю: луг — опушка — сероольшаник.

I—сквозистость; II— свет; III- температура днем; IV—осадки, влажность воздуха ночью; V—температура ночью; VI—влажность воздуха днем; VII- роса.

почвенные условия. По профилю "луг-сероольшаник" затухает подзолообразовательный процесс. Богатый азотом и кальцием сероольшовый опад практически полностью минерализуется в течение вегетационного периода. Большое количество кальция в почве, поступающего с опадом в верхний горизонт, способствует накоплению гумусовых кислот. Содержание азота под ольхой в 1,5 раза выше, чем на лугу. Здесь улучшается структура почвы.

В связи с изменением комплекса экологических факторов меняются состав и соотношение видов травяного покрова. Для луговой зоны обычно характерно большое число видов с низким обилием, в опушечной зоне чаще, чем на исследованных лугах, наблюдается преобладание одного-двух видов, образующих большую массу (например, *Chamerion angustifolium*, *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*), однако большинство видов также малообильны. В сероольшанике обычно встречаются один-два вида с высоким обилием, полностью доминирующих в травостое. Видовой состав очень сильно варьирует в зависимости от механического состава почв и гидрологического режима, независимых от растительности. Однако наблюдается общая закономерность в изменении спектра экологических групп видов. На лугах он шире: от пустотных ксеромезофитов и олиготрофов до гигрофильных эутрофных растений. Преобладают олигомезотрофные и мезотрофные ксеромезофиты и мезофиты. В сероольшаниках могут присутствовать луговые и опушечно-полянны виды, но встречаемость их и обилие невелики. Среди видов, типичных для сероольшовых сообществ, преобладают теневыносливые олигомезотрофные мезофиты и гигромезофиты. Характерно появление в большом обилии нитрофилов (*Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Aegopodium podagraria* и др.). При переходе от луговой растительности к сероольшаникам возрастает роль влаголюбивых и более требовательных к богатству почв растений. Меняется и соотношение жизненных форм. На лугах обычны рыхлокустовые и дерновинные злаки, а из разнотравья — стержне- и кистекорневые растения. В ольшаниках преобладают широколиственные корневищные, реже кистекорневые виды. В результате выравнивания ольхой условий среды и ограничения светово-

го довольствия число видов уменьшается в сероолыпаниках в 1,5-2 раза. Таким образом, растения реагируют на всю совокупность факторов, трансформируемых серой ольхой.

Иногда растения откликаются не на все изменения среды. В сосновых лесах на бедных сухих песках при высокой сомкнутости крон (небольшой сквозистости) развивается покров из зеленых мхов (*Phurozium schreben*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*). Наблюдения на участках с разной сквозистостью показали, что с увеличением сомкнутости уменьшается количество света и осадков, проникающих к напочвенному покрову, выравнивается температурный режим, увеличивается влажность воздуха, возрастает количество опада и т.д. Одновременно увеличивается прирост зеленых мхов и достигает максимума при наименьшей в этих лесах сквозистости. Однако опытным путем установлено, что на прирост зеленых мхов влияют только факторы, способствующие поддержанию мохового ковра во влажном состоянии (более высокая, чем на открытом месте, влажность воздуха, и смягченный температурный режим, которые задерживают испарение воды мхами) и, по-видимому, смывные воды осадков, содержащие питательные вещества, поглощаемые мхами. Влияние же светового потока на мхи не выявлено. Воздействие опада (отрицательное) обнаруживается лишь в местах высокой его концентрации.

В некоторых ситуациях решающим оказывается только один фактор. После вырубания древостоя зеленые мхи деградируют и гибнут. В результате экспериментов с пересадкой мхов на открытое место установлено, что единственная причина их гибели — перегрев вследствие высокой температуры в жаркие периоды. Искусственное дождевание и притенение (с сохранением высокой температуры) не спасли мхи от гибели.

Отметим также противоречивость воздействий, возникающую из-за разной направленности, противоположности результатов воздействия. Например, ограничение светового довольствия под пологом растений, занимающих верхнее положение, оказывает негативное воздействие на светолюбивые растения и ограничивает их возможности существования в этих условиях. Повышенная же и более стабильная влажность воздуха благоприятна для них, да и вообще для всех растений. Наиболее сильное влияние, решающее, оказывают факторы, измененные до экстремальных значений.

Иногда увеличение количества одного фактора может усилить воздействие другого. Например, повышение содержания CO₂ в воздухе и соответственно поглощения растениями стимулирует усвоение ими азота.

Экотоп и биотоп

Принимая во внимание трансформацию среды биоценозом, абиотическую среду можно рассматривать состоящей из двух компонентов: экотопа и биотопа.

Экотоп представляет собой совокупность элементов и свойств абиотической среды, не измененных биоценозом. Его образуют солнечная радиация и осадки, приходящие к поверхности растительного покрова, материнская почвообразующая горная порода (ее минералогический состав, механический состав, сложение), рельеф, грунтовые воды, воздушный режим вне растительного покрова. *Биотоп* включает в себя трансформированный растительностью свет, создаваемый растениями тепловой режим, перераспределенные растениями осадки, влажность воздуха и почвы, воздушный режим в толще растительного покрова, детрит, почву (почти все ее свойства), микрорельеф. Разумеется, в формировании био-

топа участвуют и гетеротрофы (бактерии, грибы, животные). В определении признаков биотопа имеются трудности, заключающиеся в том, что ряд свойств среды порожден не той растительностью, которая существует в данный момент, а предшествующей. Например, почва формируется в результате деятельности растительного покрова за длительный срок, в течение которого неоднократно происходит смена растительных сообществ. Так, механический состав верхних минеральных горизонтов может меняться, хотя и не радикально, в процессе длительного преобразования, для чего требуется большой срок. Некоторые же признаки почвы, в частности кислотность почвы, характер и мощность подстилки и т.д., определяются существующей в данное время растительностью. Отдельные формы микрорельефа (повышения в виде старых разрушающихся кочек) и даже мезорельефа (прирусловые валы) обязаны своим происхождением растительности, предшествующей той, что существует в данный момент. Кроме того, некоторые свойства среды могут формироваться крупными массивами растительности и практически не зависеть от растительности небольшого участка. Например, уровень грунтовых вод в значительной мере определяется большим массивом леса. Участок же леса размером 200-400 м² практически не оказывает влияния на глубину залегания грунтовых вод.

Таким образом, можно различать *текущий биотоп*, формируемый растительностью данного конкретного участка и в текущий момент времени, и *общий биотоп*, создаваемый не только существующей ныне растительностью, но и предшествующей ей.

Экотоп "поставляет" материал (энергия, вода, минеральные элементы и т.д.), трансформируемый растениями. Этот материал содержится в определенных количествах и состояниях, что ограничивает возможность его преобразования растительностью. К примеру, влаги не может быть больше на конкретном участке растительности, чем количество ее, поставленное экотопом. Содержание элементов минерального питания в почве лимитируется его количеством, имеющимся в горной породе. Растительность совместно с гетеротрофами способствует их переходу в доступную для питания форму, но не увеличивает их количество в экотопе. Таким образом, экотоп может рассматриваться и как система ограничений возможности преобразования среды растениями.

Специфичность видов по воздействию на среду.

Эдификаторы

Ранее при рассмотрении способов влияния растительности на среду постоянно обращалось внимание, что разные виды неодинаково воздействуют на одни и те же компоненты среды. Можно вполне определенно утверждать, что растения специфичны по воздействию на среду; степень же воздействия зависит от многих обстоятельств. Предпосылка, возможность такого рода специфичности определяется комплексом биологических особенностей растений разных видов — морфологией растений, физическими свойствами опада, химическим составом органического вещества и т.п.

Количество пропускаемого света, тепловых лучей, осадков, перераспределение их под кронами зависит от размеров листьев, их расположения, строения кроны. Так, крона сосны ажурнее кроны пихты и пропускает значительно больше света, осадков и тепловых лучей. Травянистые растения, имеющие нерассеченные крупные листья (например, борщевик сибирский *Fleracleum sibiricum*), перехватывают больше осадков и солнеч-

ной радиации, чем растения с мелкими рассеченными листьями (к примеру, подмаренник настоящий *Galium verum*).

Физические свойства подстилки — ее сложение, плотность, аэрированность, влагоемкость и скорость поглощения воды — определяются размерами и деформированностью листьев и хвои, ее образующих. По этим признакам существенно различен опад березы, осины, сосны. Сухие листья березы скручиваются больше, чем осины. Хвоя сосны длиннее хвои ели, хвоинки сосны расположены по две в пучке, это делает сосновую подстилку более рыхлой. В плотной еловой подстилке создаются более анаэробные условия разложения, чем в сосновой, не говоря уже о подстилке, содержащей осинный и березовый опад. Ранее уже обращалось внимание на различие химического состава фитомассы растений разных видов. Достаточно посмотреть любой справочник по кормовым растениям, чтобы убедиться, что нет ни одной пары видов, у которых совпадал бы химический состав фитомассы. Из этого следует, что роль разных видов в круговороте веществ неодинакова.

Иной вопрос — насколько сильно различается влияние растений разных видов на среду, в какой мере и при каких условиях реализуется возможность указанной специфики. Чем больший вклад вносится растениями в биотоп, тем в большей мере проявляется их специфичность. Этот вклад зависит от плотности популяции и фитомассы — чем они больше, тем сильнее проявляется воздействие на среду. Как правило, верхнее положение, особенно при большой фитомассе и плотности, обеспечивает и большее влияние на среду, на такие ее составляющие, как свет, осадки, тепло. Однако и этого недостаточно. Проявление специфичности зависит от сочетания разных видов в сообществе. У контрастных по своим свойствам растений разных видов специфичность выявляется в большей мере, чем у сходных. Например, осина и береза, если они растут порознь, сходно, но неодинаково влияют на среду. В равномерно смешанном древостое это различие не выявляется. Здесь наблюдается интегральный эффект их воздействия на среду, так же как в смешанном травостое тимopheевки (*Phleum pratense*) и лисохвоста (*Alopecurus pratensis*). Напротив, в березняке с отдельными елями отличие во влиянии на среду елей настолько велико, что в зоне их воздействия радикально изменяется напочвенный покров. На любом фоне проявляют свою специфичность дернины щучки (*Deschampsia cespitosa*), белоуса (*Nardus stricta*). Таким образом, в практическом плане следует признать относительную специфичность видов во влиянии на среду (Василевич, 1983), т.е. их своеобразие не абсолютно, а проявляется в зависимости от конкретных обстоятельств, в частности от того, в какой комбинации произрастают растения разных видов.

Специфичность видов в трансформации среды послужила основой формирования понятий *эдификатор* и *ассектатор*. Впервые использовала эти понятия Г. И. Поплавская (1924). По Г. И. Поплавской, эдификаторами являются виды — создатели, строители растительного сообщества, обуславливающие главные особенности его фитогеоной среды, а к ассектаторам относятся виды, мало влияющие на создание фитогеоной среды.

Способность быть или не быть эдификатором не является облигатным признаком определенного вида (хотя и такое случается). Эдификатором вид становится в конкретной обстановке, в конкретном ценозе. Например, популяции клена и ясеня при диффузном смешении в качестве эдификаторов выступают только в совокупности, тогда как в чистых одновидовых древостоях они, формируя среду под своим пологом, проявляют себя как отдельные эдификаторы. Однако некоторые виды, например ель, обладая

мощным средообразующим воздействием на большинство элементов среды, практически всегда играют роль эдификаторов. Полезным критерием при сравнении мощности эдификаторных свойств мы считаем следующий: может ли одна особь рассматриваемого вида существенно изменить среду и оказать влияние на окружающие растения или ощутимый эффект достигается только в результате коллективного воздействия. Применяв этот подход, можно с уверенностью подтвердить репутацию ели как сильного эдификатора в отличие от сосны. Эдификаторная же роль сосны проявляется преимущественно в коллективе; так, формирование мохового покрова на сухих почвах возможно лишь в сомкнутых древостоях (сомкнутость 0,6-0,7). Эдификаторами могут быть как коллективы растений, так и отдельные растения; например, упомянутая уже ель, пихта или остролисточник (*Oxytropis immersa*). Последний образует в высокогорьях подушки и формирует в своей толще своеобразную среду, отличную от окружающей практически по всем экологическим факторам (температура, влага, кислотность почвы, содержание гумуса). Чаще одновидовых в роли эдификатора выступают смешанные коллективы, состоящие из растений разных видов, но одной жизненной формы, а главное сходно, специфично в конкретном сообществе и существенно трансформирующих среду. Виды, входящие в такой коллектив, можно назвать *созэдификаторами*. Это — клен остролистный и ясень обыкновенный в упомянутом ранее примере, ель и пихта или береза и осина в смешанных древостоях. В коллективном воздействии на среду ковра, состоящего из разных видов зеленых мхов или лишайникового покрова, образованного перемешанными *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*, невозможно выделить вклад отдельных видов.

Среди эдификаторов нередко наблюдается иерархия. Наряду с эдификаторами, определяющими состав и состояние видов в растительном сообществе и формирующими в основном биотоп, могут быть и *субэдификаторы* (или эдификаторы низших рангов), находящиеся под влиянием эдификатора и даже обязанные ему своим существованием. Примером субэдификаторов (точнее субсозэдификаторов) служат зеленые мхи в основном лесу. Выполняя эдификаторную роль по отношению к кустарничкам и некоторым травам, они зависят в своем развитии от притенения их пологом сосны и получают питание со смывными с крон сосны водами.

Несколько слов о соотношении понятий *доминант* и *эдификатор*. Если доминантным считать вид, имеющий не только относительное (по сравнению с другими видами в сообществе), но и значительное абсолютное покрытие, высокую сомкнутость, образующий большую массу, такой доминант всегда проявляет себя как эдификатор или субэдификатор. Если выделяется коллективный доминант — группа видов одной жизненной формы, доминирующая в совокупности, то он обычно выступает как коллективный эдификатор (состоит из созэдификаторов). Однако вид-эдификатор, представленный отдельными особями, может и не быть в сообществе доминантом. Например, единичные ели в мелколиственном лесу, дернины белоуса или щучки на лугу.

Фитогенные поля

Трансформация растениями среды и тем самым влияние их друг на друга нашли отражение в понятии о *фитогенном поле* как пространстве, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения (Уранов, 1965). Яркой иллюстрацией могут быть фитогенные поля одиночных елей в сосняке, где в целом напочвенный покров сформировался под влиянием полога сосны и

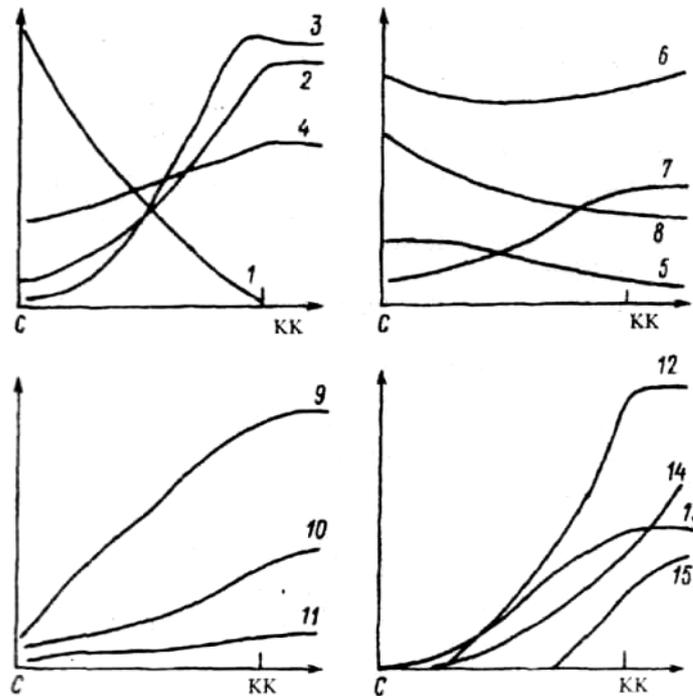


Рис.3.29. Изменение экологической обстановки и напочвенного покрова под елью по профилю ствол (С) — край кроны (КК).

По оси абсцисс — расстояние от ствола, по оси ординат — признак.

1 — толщина кроны (по вертикали); 2 — сквозистость кроны; 3 — осадки; 4 — температура максимальная; 5 — онад; 6 — толщина подстилки; 7 — толщина нижней разложившейся части подстилки; 8 — рН подстилки; 9 — влажность подстилки в дождливый день; 10 — влажность подстилки в сухой день; 11 — влажность верхнего минерального горизонта; 12 — /5 — проективное покрытие: зеленых мхов (12), *Vaccinium vitis-idaea* (13), *Vaccinium myrtillus* (14), *Calluna vulgaris* (15).

представляет собой сплошной ковер из зеленых мхов с вкраплениями мелких пятен кустистых лишайников и кустарничков, в основном *Vaccinium myrtillus*, *V.vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*. На рис.3.29 показано изменение ряда экологических факторов и напочвенного покрова под кронами одиночных елей. Причиной изменения среды от края кроны к стволу является увеличение толщины кроны (протяженности по вертикали), массы опадающей хвоей и веточек. В этом направлении уменьшается сквозистость и, следовательно, количество солнечной энергии и осадков, проникающих под крону. Меняются условия разложения подстилки, которое у ствола крайне замедленно из-за постоянного дефицита влаги в вегетационный период. Резкое снижение обилия всех видов вплоть до полного их исчезновения вызвано прежде всего недостатком влаги и света. Специальные опыты показали, что элиминация вереска происходит в результате ограничения светового довольствия; брусники, черники, зеленых мхов — дефицита влаги и света; кроме того, зеленые мхи болезненно реагируют также на большое количество оида ели, попадающее на их поверхность. Вместе с тем зеленые мхи способствуют накоплению подстилки и поддержанию

ее во влажном состоянии; за их счет долго удерживается в подкroновом пространстве ели черника—вид, требовательный к питанию и увлажнению. Выявлен ряд по выносливости: ранее всех выпадают *Calluna vulgans* и *Empetrum nigrum*, затем *Vaccinium myrtillus* и дольше всех сохраняется *Vaccinium vitis-idaea* как менее требовательная.

Ю. И. Самойловым (1982) детально исследованы фитогенные поля одиночных дубов (*Quercus robur*) на пойменных лугах р. Луга. По мнению автора, в фитогенном поле дерева имеют место:

- снижение освещенности (затемнение);
- изменение микроклимата, температурного режима воздуха, образование росы;
- обогащение дернового горизонта органическим веществом, а также азотом, фосфором, калием, кальцием и другими элементами, извлекаемыми корневой системой дерева из глубоких горизонтов и высвобождающимися при разложении опада;
- изменение режима влажности почвы; - аллелопатические воздействия дерева: прижизненные (смыв с кроны) и при разложении опада;
- воздействие ризосферных микроорганизмов и животных, входящих в консорцию дуба.

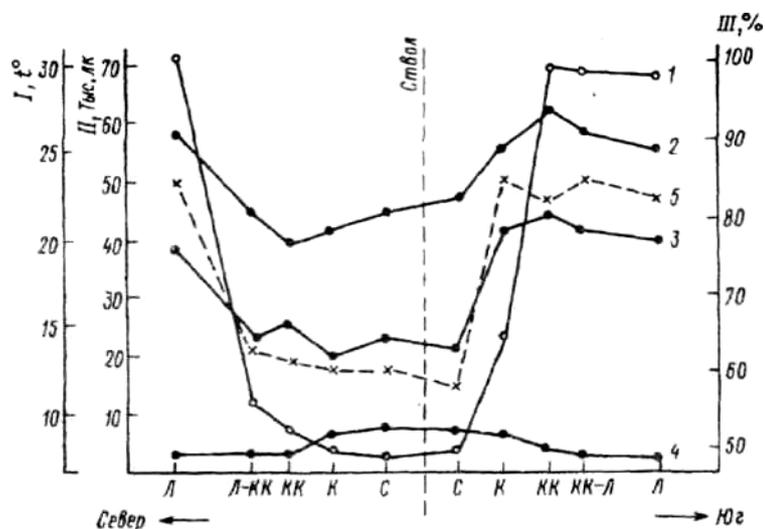


Рис. 3.30. Изменение некоторых микроклиматических параметров в сфере влияния одиночного дуба (*Quercus robur*) (по: Самойлов, 1986).

По оси абсцисс — положение микроклиматических станций (С — приствольная, К — подкroновая, КК — под краем кроны, Л — открытый луг); по осям ординат: I — температура, II — освещенность, III — относительная влажность воздуха.

I — средняя освещенность (13-17ч); 2 — средняя температура воздуха днем (12-17ч) на высоте 20см; 5 — то же на поверхности почвы; 4 — средняя ночная температура воздуха (23-24 ч) на высоте 20 см; 5 — относительная влажность воздуха в травостое на высоте 10см (12-17 ч).

Конкретно микроклиматические факторы изменяются следующим образом: освещенность близ центра фитогенного поля (у ствола) в сред-

нем за день составляет 3,5-5,0% от освещенности на лугу. Температура сравнению с лугом. Вследствие воздуха под кроной на высоте 20 см была в ясный июньский день на 6,5-7,9° ниже, а ночью на 12-16° выше по разницы в интенсивности транспирации относительная влажность воздуха днем в подкroновом травостое составляет около 60% при 80-90% на лугу (рис.3.30). Все это делает мягче микроклимат и выравнивает режим почвенной влажности под кроной. Основные агрохимические характеристики почвы ухудшаются с увеличением расстояния от ствола: понижается рН, уменьшается содержание гумуса, общего и легко гидролизуемого азота, доступных для питания растений форм фосфора и калия, суммы обменных оснований. Содержание гумуса и доступных форм азота в луговой почве нередко в 1,3-1,5, фосфора в 1,5-2,0, калия в 3-5 раз ниже, чем в центре проекции кроны. Обычно под краем кроны наблюдается скачок в изменениях среды и травяной растительности, влияние же дерева, хотя и слабое, может продолжаться до границы его корневой системы. Соответственно изменениям условий местообитания меняется и характер травяной растительности. На лугах наиболее постоянны и в совокупности доминируют трясунка средняя (*Briza media*), клевер горный (*Tnfolium montanum*), кульбаба шершаволистная (*Lcontodon hispidus*), прозанник крапчатый (*Achyrophorus maculaium*). Наряду с ними нередко в заметном обилии встречается василек луговой (*Centaurea jacea*), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), белоус (*Nardus stricta*). Под кронами дубов травяной покров существенно изменяется, в чем и проявляется фитогенное поле. Ближе к стволу появляется обильное широколистное и крупные эвтрофные злаки: сныть (*Aegopodium podagraria*), купырь лесной (*Anthnscus sylvestns*), герань луговая (*Geranium pratense*), ежа сборная (*Dactyhs glomerata*), тимopheвка луговая (*Phleum pratense*), пырей ползучий (*Elytngia repens*). В подкroновом пространстве иное сложение травяной растительности: доминирование отдельных видов выражено резко, но состав доминантов варьирует, а на открытом лугу виды распределены равномерно.

Фитогенное поле выявляется у растений и иных жизненных форм. На двадцатилетней вырубке зеленомошно-лишайникового сосняка, пройденной пожаром, исследовано фитогенное поле овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) (Самойлов, 1980), Растительный покров представлен овсяницей овечьей, мозаикой политриховых мхов (*Polytnchum juniperum*, *P.strictum* и др.), бокальчатых кладоний (*Cladonia gracillis* с примесью *C.cornuta*), кустистым лишайником *Cladina arbuscula*. Овсяница имеет здесь дерновин-ную форму роста, и особи ее разрежены, что делает возможным изучение ее фитогенного поля. Около дерновины овсяницы выделяются две зоны, отличающиеся по воздействию овсяницы: зона, благоприятная для развития кустистых и бокальчатых кладоний, и зона, где овсяница оказывает положительное влияние только на бокальчатые кладонии. Первая зона окружает дерновины овсяницы кольцом шириной 5-7 см вторая от 5-7 см до 10-12 см. Дело в том, что лишайники растут только во влажном состоянии. Около дерновин и непосредственно в них в утренние и дневные часы температура на несколько градусов ниже, чем вне воздействия овсяницы. В жаркую погоду эта разница достигает 20°. Соответственно влажность воздуха около овсяницы выше, и высыхание лишайников идет медленнее.

Фитогенные поля нередко оцениваются только по изменению обилия, размеров, массы или встречаемости растений в зоне влияния растения без анализа изменений в абиотической среде. Конечно, такой способ не вскрывает механизмы влияния, но все же позволяет определить наличие

фитогенного поля и его размеры. А. В. Галанин (1989), изучая влияние щучки дернистой *Deschampsia cespilosa* в разных сообществах, установил, что на протяжении 25 см (а особенно существенно в районе 5-8 см) от края дернины возрастает встречаемость всех видов, входящих в контакт со щучкой, т. е. чем ближе к дернине щучки, тем больше ее негативное влияние. Среди этих видов представлены разные по форме роста и размерам особи *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Elytngia repens*, *Festuca pratensis*, *Potentilla anserina*, *Leontodon autumnalis*, *Tnfolium repens*, *Veronica arvensis*, *Equisetum arvensis* и др.

Вокруг бодяка полевого (*Cirsium arvense*), имеющего иную, чем щучка, форму роста, также наблюдается зона угнетения практически всех видов, встречающихся рядом с ним (*Agrostis tenuis*, *Cynosurus cnstatus*, *Elyirigta repens*, *Phleum pratense*, *Medicago lupulina*, *Bromus molds*, *Equisetum arvense*, *Trifolium repens*, *Leontodon autumnalis* и др.). Зона угнетения разных видов различна и варьирует от 2 до 15 см. Следует отметить, что в этом исследовании выбирались крупные особи щучки и бодяка. Несомненно, что у растений небольших размеров фитогенное поле меньше, а может и вовсе не выявляться. Проявление фитогенного поля вообще зависит от эдификаторной способности растений, определяющейся прежде всего, как уже говорилось, их размерами и количеством образуемой фитомассы.

Понятие фитогенного поля оказалось полезным при изучении взаимоотношений между растениями и удобно для объяснения мелкой мозаики растительного покрова. А. А. Уранов рассматривал фитогенное поле отдельных особей. В реальной обстановке фитогенные поля накладываются друг на друга, создавая интегральный эффект изменения среды и образуя тем самым фитогенные поля совокупности растений. В результате формируется фитосреда сообщества.

Понятие об экологической нише

Трактовка термина «экологическая ниша» в литературе сложна и противоречива. Остановимся на двух аспектах этого понятия.

По отношению к каждому виду экологическая ниша представляет собой совокупность амплитуд экологических факторов, в которых реализуется существование вида (Hutchinson, 1957). Экологическая ниша вида характеризуется местообитаниями, в которых растения этого вида не только встречаются, но и способны к воспроизводству себя. Поскольку существует видовая специфичность к любому экологическому фактору, постольку и экологические ниши видов специфичны, каждый вид имеет свою, ему свойственную экологическую нишу. Следует иметь в виду, что параметры экологических ниш разных видов пересекаются (перекрываются), могут совпадать, но не полностью, в чем и выражается их специфика. Экологическая ниша коллектива растений одного вида или даже одной особи в конкретном сообществе характеризуется комплексом варьирующих экологических факторов во времени и пространстве, занятом этим коллективом или особью.

Выраженность экологических факторов варьирует в пространстве любого растительного покрова, неодинакова в разных его точках; их значения изменяются как в вертикальном направлении, так и в горизонтальной плоскости. Очевидно, если не совпадают пространства, занимаемые разными группами растений или особями, они не будут полностью совпадать и по всем экологическим характеристикам. Это и есть экологические ниши. Иной вопрос, как сильно различаются по своим параметрам экологические ниши. Они могут заметно различаться функционально (по

значениям экологических факторов) и пространственно (занимая разные слои или участки), а могут и практически совпадать, если надземные и подземные органы растений находятся в одном месте, в одном слое. Экологические ниши разных видов растений могут пересекаться.

Для анализа структуры и строения растительных сообществ полезно выявление как сходных пространственно и функционально экологических ниш (слоев в растительном сообществе, отдельных участков), так и заметно различающихся друг от друга по порогам чувствительности растений, так как это дает возможность понять и объяснить дифференцированность растительного покрова внутри сообщества.

ГЛАВА 4 ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Классификация взаимоотношений растений

Прежде чем обсуждать собственно взаимоотношения, поставим вопрос — кто является субъектом взаимодействий? На первый взгляд кажется очевидным, что если речь идет о взаимоотношениях растений, то элементарными, исходными единицами должны быть отдельные особи. На самом деле это не вполне соответствует действительности. С любым автотрофным растением в непосредственном физиологическом контакте находятся многочисленные симбионты-гетеротрофы. Между ними происходит физиологический обмен веществом. Такое сожительство может способствовать жизнедеятельности автотрофных растений или оказывать на них негативное влияние. В тех случаях, когда баланс интересов складывается не в пользу растения автотрофа, проявляется паразитизм. Среди паразитов представлены вирусы, бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, животные. Ими могут быть и цветковые растения, например повилика (*p.Cuscuta*), паразитирующая на клеверах, льне, ивах; зарази́ха (*p.Orobanche*) — на подсолнечнике, конопле, табаке; Петров крест (*Lathraea squamaria*) — на кленах, ольхе, липах и т.д. Представители более 500 видов из 52 родов и 9 семейств ведут паразитический образ жизни. Паразиты, получая от хозяина вещество и связанную в нем энергию, снижают жизнедеятельность хозяина. Многие из них, поражая фотосинтезирующий аппарат, сокращают его поверхность; выделяя в ткани растения токсины, задерживают рост и развитие; нарушая воспроизводящую систему, снижают семенную продуктивность хозяина.

Обнаружено около 2000 видов растений-полупаразитов, имеющих фотосинтезирующий аппарат и обеспечивающих себя энергией. Воду и минеральные вещества они потребляют из тканей хозяев либо полностью, либо частично, если имеют собственную корневую систему. Отбирая часть воды и минеральных веществ, они, естественно, снижают возможность роста хозяев. Наиболее широко полу паразиты представлены в семействах: Ремнецветных (*Loranthaceae*) — около 1000 видов и Норичниковых (*Scrophulariaceae*) — 500 видов, среди них такие общеизвестные, как очанка (*p.Euphrasia*), погребок (*p.Rhinanthus*), марья́нник (*p.Melampyrum*), мытник (*p.Pedicularis*), Санталовые (*Santalaceae*).

Симбиотрофию с выраженной взаимной пользой принято называть *симбиозом* (мутуалистические отношения). В симбиоз с автотрофными растениями вступают грибы, актиномицеты, бактерии, водоросли. У всех голосеменных и почти у 80% покрытосеменных обнаружена микориза, т.е. имеет место симбиоз с грибами. При экзотрофной микоризе мицелий гриба оплетает окончания молодых корней и проникает в межклетники наружных покровов корня. При эндотрофной микоризе мицелий проникает внутрь клеток паренхимы корня; в том и другом случае гифы расположены и в почве. Гриб получает от растения углеводы в качестве энергетического материала, витамины. Растения за счет гриба приобретают дополнительную всасывающую поверхность, в результате увеличивается поступление воды и минеральных веществ из почвы, в том числе труднорастворимого фосфора; усиливается поглощение азота. Азотфиксирующие симбиотические актиномицеты и водоросли служат одним из существенных источников азота для растения.

Высшей формой проявления мутуализма являются лишайники, у которых синтез углеводов, протеинов, нуклеиновых кислот совершается зелеными и синезелеными водорослями; обеспечение водой, минеральными веществами осуществляется грибом, им же вырабатываются специфические вещества, стимулирующие развитие водорослей. Гриб пространственно организует симбионтов в единое тело. Лишайник может рассматриваться как целостный организм, лишенный лишь одного атрибута — единого процесса полового размножения. Лишайники благодаря своим водорослям осуществляют фотосинтез, поэтому в соответствии с определением растительного покрова они включаются в его состав.

Симбиотические связи (в широком смысле, включая паразитизм и мутуализм) играют важную роль во взаимоотношениях растений с абиотической средой и друг с другом. Вследствие истощения растений паразитами и полупаразитами, например погрешком, могут меняться состав и строение луговых сообществ. Иногда микориза определяет существование высших растений и тем самым некоторых растительных формаций. Например, в высокогорьях и среднегорьях Альп деревья не могут развиваться без экзотрофной микоризы. Не удаются без нее культуры лиственницы в степных условиях, сеянцы сосны на некоторых типах почв нормально растут лишь при наличии микоризы. Практически всегда успешное развитие микоризы улучшает состояние древесных культур. 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 паразитический эффект симбионтов, склонных к паразитизму, усиливается, что ускоряет гибель отстающих в росте растений.

В системе взаимоотношений со средой и друг с другом каждое растение вместе с симбионтами выступает как целое, в определенном смысле как организм. Такие квазиорганизмы мы называем *конфасциями*, имея в виду, что в конфасции автотрофные и гетеротрофные организмы объединены совместным физиологическим функционированием. Необходимо отличать конфасцию от консорции. Понятие *консорции* введено В. Н. Беклемишевым (1951) и Л. Г. Раменским (1952). Консорция включает в себя все живые организмы, так или иначе связанные в процессе жизнедеятельности с автотрофным организмом. Например, М.С.Боч и В. В. Мазинг (1979) включают в консорцию сосны на болоте: эпифитов, насекомых-фитофагов, грибов-паразитов, микоризообразователей, грибов-сапрофитов, беспозвоночных животных, питающихся отмершей сосновой органикой, птиц, лося и т.д. По составу и связям консорция относится к биогеоценотическим объектам, в частности через консорцию автотрофы включаются в биоту как целое и в экосистему. Очевидно, что в растительном покрове во взаимоотношения вступают конфасции. При детальном анализе взаимоотношений между растениями необходимо помнить, что результат взаимоотношений "хозяев" (автотрофных растений) может зависеть от их симбионтов.

Взаимоотношения растений имеют многообразный характер и разобраться в них помогают классификации взаимодействий, которых существует довольно много. Они различаются набором основополагающих признаков. В качестве примера (табл.4.1 и 4.2) представлены классификации В. Н. Сукачева (1956) и М. В. Маркова (1964). Они, как и другие, не названные нами, соответствуют объективной реальности, и в этом смысле трудно признать преимущество за какой-либо из них.

Отразить многообразие взаимодействий возможно, лишь проведя их группировку по разным основаниям (признакам). Даже взаимоотношения между одной и той же парой особей или одними и теми же конкретными коллективами растений могут рассматриваться в разных аспектах. Например, с точки зрения последствий взаимодействия, способов, какими они достигаются, по участию среды во взаимоотношениях и т. п. Очевидно, если учитывать многоаспектность взаимоотношений при их классификации, то вряд ли возможно построить строго иерархическую классификацию так, чтобы самый низкий класс попал только в один класс более высокого ранга. Во всяком случае, такая классификация оказалась бы столь громоздкой, что было бы непродуктивным использовать ее при анализе материалов.

Таблица 4.1

**Классификация взаимодействий растений
по В.Н.Сукачеву (1956)**

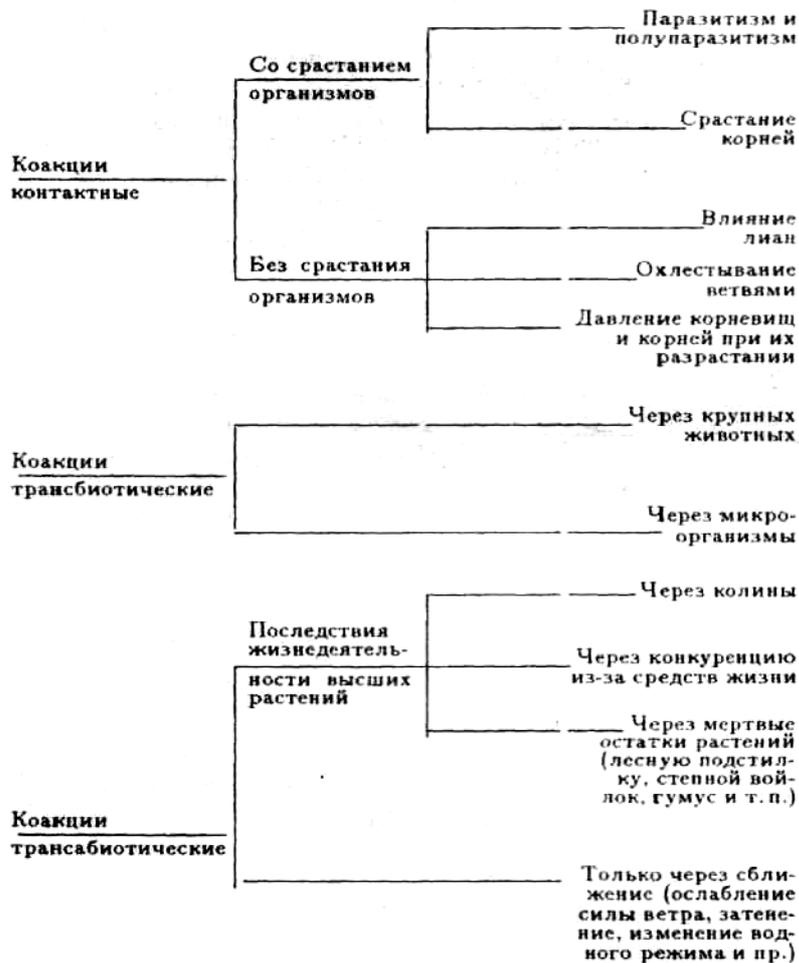


Таблица 4-

Классификация взаимодействий по М. В. Маркону (1964)

Воздействия, которые оказывают друг на друга растения в ценозе:

Непосредственно	Косвенно
1. Паразитизм	1. Через климат: свет, тепло, влажность, углекислый газ
2. Симбиоз	2. Через почвенные факторы: влажность, тепло, аэрация, плотность, кислотность, питательные вещества
3. Срастание корней	3. Через биотические факторы: микронаселение ризосферы, животные организмы и др.
4. Механические воздействия:	4. Через геологические факторы: ограничение эоловых и эрозийных процессов и т.д.
а) давление при разрастании	
б) охлестывание ветвями	
в) сдавливание лианами	
5. Аллелопатия (корневые выделения и выделения надземных частей)	

Взаимосредообразование

Один организм по отношению к другому является фактором среды, причем может иметь место:

1. Неблагоприятное влияние
2. Благоприятное влияние
3. Односторонне-отрицательное и односторонне-положительное влияние

Нами предлагается **двухуровневая классификация взаимодействий между растениями:**

- I. По субъектам
 1. Индивидуальные
 2. Коллективные
- II. По способам воздействия
 1. Механические
 2. Физические
 3. Экологические
 4. Ценологические
 5. Химические (аллелопатия)
 6. Информационно-биологические
- III. По участию среды
 1. Непосредственные
 2. Топические (опосредованные)
- IV. По роли среды в питании растений
 1. Трофические
 2. Ситуационные
- V. По последствиям для растений
 1. Конкуренция и взаимоограничение
 2. Приспособительные (адаптационные)
 3. Изживание — ограничение, изживание элиминация
 4. Недопущение
 5. Самоограничение. Самоблагоприятствование

Термин "взаимодействия" понимается широко. Сюда включаются не только обоюдосторонние воздействия и реакция на них рассматриваемых

объектов, но и односторонние. Односторонние воздействия не редки в растительных сообществах. Крупные растения, особенно занимающие верхнее положение (например, деревья в лесу), оказывают влияние на мелкие, воздействия же последних могут быть столь слабыми, что практически их выявить невозможно. Более того, в категорию "взаимодействий" мы включаем и воздействия растений на самих себя в результате трансформации ими среды обитания.

Особенность предложенной классификации состоит в том, что одно и то же взаимодействие в зависимости от аспекта рассмотрения может квалифицироваться по-разному, т. е. попадать в разные классы. Так, приспособительные взаимодействия (группа "по последствиям") по роли среды в питании могут быть трофическими, если речь идет о реакции на ограничение пищевого довольствия партнерами по взаимодействию, или ситуационными, когда рассматривается их приспособление к температурному режиму, создаваемому соседями. Рассмотрим последовательно типы взаимодействий.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО СУБЪЕКТАМ

Индивидуальные взаимодействия. Любое растение в сообществе находится под влиянием соседей. Во многих случаях обнаружить и вычлениить влияние конкретного растения на его соседа невозможно. Однако нередко, даже если во взаимодействие вовлечено некоторое количество организмов, удается выделить индивидуальные взаимодействия. Прежде всего это характерно для растений с сильным эдификаторным эффектом, например деревьев. Индивидуальные взаимодействия легко обнаруживаются у пары соседних деревьев в рядовых культурах, если их соседи с противоположных сторон оказываются меньших размеров (рис.4.1). Прирост по радиусу в направлении друг к другу меньше, чем в противоположные стороны, что объясняется взаимным "перехватом" питательных веществ и отчасти взаимным притенением. Индивидуальные взаимодействия выявляются при исследовании не только у специально подобранных субъектов, но и массового материала. В ельниках и сосняках разного возраста молодняках, средневозрастных, приспевающих и спелых были проведены замеры окружностей деревьев (O), радиусов в сторону ближайших соседей на поперечных спилах (r), расстояния до соседей (l). Сила влияния соседей на дерево оценивалась величиной $\frac{O}{l}$ (чем толще дерево и бли-

же, тем сильнее его влияние). Сравнивались разницы силы влияния пары ближайших соседей $\frac{O_1}{l_1} - \frac{O_2}{l_2}$ и разницы радиусов дерева, испытывающего

влияние, направленное к соседям $\left(\frac{r_1 - r_2}{O_{кр}} \right) \%$. Фрагмент материалов при-

веден в табл.4.3. Оказалось (табл.4.3) то, что и следовало ожидать: чем больше разность силы влияния соседей, тем больше и разность приростов по радиусу, что определенно доказывает существование индивидуальных взаимодействий между деревьями. Конечно, полный анализ данных потребовал учета систематических ошибок, введения ряда ограничений на данные. В конечном счете установлено сильное индивидуальное влияние деревьев друг на друга, при этом взаимодействие сосен оказалось слабее, чем елей. Выводы о сравнительной силе взаимодействия можно представить в следующем виде: $(C \rightarrow E) < (C \rightarrow C) < (E \rightarrow E) < (E \rightarrow C)$ (сосна на ель воздействует слабее, чем сосна на сосну, и т.д.). Эти результаты свидетельствуют о том, что невозможен однозначный ответ на вопрос, сильнее ли взаимодействия между особями одного вида, чем межвидовые взаимодействия. Даже для любой пары видов ответ может быть разным

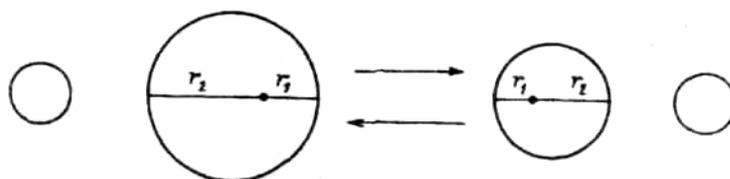


Рис. 4.1. Индивидуальное влияние деревьев-соседей в рядовой культуре
 r — радиус на поперечном спиле ствола, $r_1 < r_2$

в зависимости от того, по реакции особей какого вида мы судим о силе взаимодействия.

Таблица 4.3

Влияние деревьев-соседей (ель) на рост по радиусу

Окр., см	r , мм	l , см	O , см	$\frac{O}{l}$	$\frac{O_1 - O_2}{l_1 - l_2} \times 100$	$\frac{r_1 - r_2}{Oкр},$ %	Ранги	
							r	$\frac{O}{l}$
5	6	6	4.5	0.750	+61	-40	3	1
	8	58	8	0.138	+51	-30	1	3
	7.5	49	12	0.245	-11	+10	2	2
10	16.5	97	15	0.155	-3	+15	1	3
	15	22	4	0.182	-8	+55	2	2
	11	78	18.5	0.237	-6	+40	3	1
12.5	20.5	47	6	0.128	-7	+8	1	2
	19.5	45	9	0.200			2	1

Примечание. Окр. — окружность дерева, испытывающего влияние соседей; O — окружность дерева, оказывающего влияние, r — радиус на поперечном спиле в сторону ближайшего соседа; l — расстояние до него.

Коллективные взаимодействия. Это взаимодействия коллективов растений, а также отдельных особей и коллективов. Коллективные воздействия проявляются при трансформации среды обитания. В формировании экологических факторов участвует множество растений. При воздействии измененного экологического фактора не дифференцируется вклад каждого из трансформирующих среду растений. Даже если в этом процессе участвует отдельная особь — мощный эдификатор и можно частично оценить ее вклад во влияние на растения, в сомкнутом покрове большая часть напряженности экологического фактора остается обезличенной. Например, в ослаблении солнечной радиации (свет, тепло) верхним ярусом участвуют все растения этого яруса. Определенная влажность воздуха в лесу есть совокупный эффект деятельности всех растений. В дренировании почвы участвуют все особи сообщества.

Коллективное воздействие, по-видимому, не является суммой воздействий особей, здесь всегда имеет место эффект коллектива — усиление воздействия, появление новых свойств. Если воспринимающим воздействием элементом также является коллектив растений, то непосредственное восприятие, разумеется, осуществляется отдельными организмами и проявляется в темпах их роста, приросте фитомассы, в прохождении фаз онтогенеза и т. д. Средние значения, полученные из индивидуальных оце-

нок реакции всех особей в коллективе, могут быть приняты как реакция коллектива. Вместе с тем имеются и специфические признаки коллектива. Например, варьирование (дисперсия) признаков, таких как проективное покрытие, плотность (численность на единицу поверхности) и т. п. Обычно при исследовании растительного покрова принимается во внимание реакция на изменение экологических факторов не отдельных особей, а коллективов растений.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО СПОСОБАМ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Механические взаимодействия. Они связаны с изменением положения тела в пространстве и возникают при соприкосновении и давлении частей растений друг на друга. К механическим воздействиям относятся охлестывание ветвями, давление корней, давление лиан на опорные стволы деревьев и кустарников. У деревьев, растущих рядом, например у березы и сосны или березы и ели, отдельные ветви при ветре соприкасаются друг с другом. При сильном ветре такие удары могут быть сильными; тогда наблюдаются повреждения хвоинок и тонких ветвей сосны и ели ветвями березы. Масштабы этого явления, а главное, последствия для охлестываемых растений неясны. Н. И. Казимиров (1971) обнаружил в смешанных древостоях до 8-42% охлестанных березой елей. Очень часто корни растений прижаты друг к другу, иногда корень одного дерева охватывает петли корни другого или своего же. При росте корней в толщину давление оказывается столь сильным, что в местах контакта корни деформируются. Однако каких-либо достоверных данных о влиянии давления корней на рост и развитие растений в целом не обнаруживается. Вместе с тем при разрушении поверхностных тканей и соприкосновении камбиальных слоев корни могут срастаться, и между растениями (это обнаружено у деревьев) происходит обмен растворами. Но это уже иной тип взаимоотношений. Лианы, используя в качестве опоры живые деревья, спирально обвивают их. По мере разрастания в толщину стеблей лианы и ствола дерева сдавливаются ткани дерева, в частности камбиальный слой, что приводит к нарушению камбиального тока пластических веществ. При этом жизнедеятельность дерева ослабляется, и может наступить его гибель. Подобное явление наблюдается не только в субтропических и тропических лесах, где оно широко представлено, но и в зоне южной тайги. Например, роль "удушителя" деревьев серой ольхи в приручейных сероольшаниках играет хмель (*Humulus lupulus*).

Физические воздействия. Живые растения генерируют слабые электромагнитные колебания. Влияют ли они на жизнедеятельность растений, неизвестно; в имеющейся литературе нет убедительных доказательств такого влияния. Иное дело, электрические явления в зоне сосущих корней. Между поверхностью сосущих корневых волосков и частицами почвы, между сосущими корешками растений возникает разность электрических потенциалов, которая не может не влиять на интенсивность поглощения ионов, содержащихся в почвенном растворе. Видимо, такие электрические взаимодействия играют существенную роль в распределении питательных веществ между соседними растениями. Исследование этих процессов может дать частичный ответ на вопрос о механизме конкуренции.

Экологические взаимоотношения. Наибольшую роль в растительном покрове играют экологические воздействия растений друг на друга путем трансформации отдельных экологических факторов и среды в целом, т. е. с помощью создания фитолимата. Экологические воздействия

не имеют специфического характера, не отличаются от воздействия на растения неживых объектов. Например, стена леса и стена дома сходным образом влияют на образование росы. Решетчатый забор может точно таким же образом притенять растения, как кустарники, и т. п.

Ценотические взаимодействия. Прилагательное "ценотические" используют очень широко для обозначения процессов в растительных сообществах, имея в виду все отношения между растениями. Не ограниченными рамками употребление термина делает его бессмысленным. В предложенной классификации к ценотическим воздействиям относятся лишь специфические — свойственные только живым растениям и имеющие активный характер. Потребление контактирующими растениями питательных веществ из одного источника при их дефиците приводит к разному распределению питательных веществ между растениями. О последствиях этого будет подробно рассказано при обсуждении типов взаимоотношений по их результатам.

Ценотическими являются информационные взаимодействия — передача сигналов о состоянии растений и неэквивалентная (по энергетическим затратам) по сравнению с сигналами реакция на них. Можно высказать ряд сомнений о наличии и биологической целесообразности информационного обмена между растениями. Достоверных и однозначно интерпретируемых фактов пока не обнаружено. Однако некоторые наблюдения можно истолковать и как передачу информации. При повреждении растений насекомыми-фитофагами нередко наблюдается секреция веществ (репеллентов), отпугивающих насекомых. Имеются отдельные сведения, что соседние растения, еще не подвергшиеся нападению насекомых, также выделяют репелленты, в частности фенолы (Baldwin, Schultz, 1983). Это явление, если оно будет подтверждено, можно трактовать как ответ на информацию, полученную неповрежденными растениями. Возможно, носителем сигнала служит репеллент. Попадание его в ткани растения активирует соответствующие секреторные клетки. Сомнения же в биологической целесообразности получения и использования информации сводятся к следующему. Изменяющаяся среда одновременно влияет на все растения, поэтому информация об этих изменениях не может быть предупреждающей и играть какой-либо роли в подготовке растений к наступающим изменениям из-за запаздывания. Исключение представляет "оповещение" о первом нападении вредителей.

Химические взаимодействия (аллелопатия). Они выражаются в ингибировании (подавлении) или стимулировании жизненных процессов веществами, выделяемыми растениями прижизненно или высвобождающимися из мертвых тканей растений и не являющимися продуктами питания растений. Термин "химические взаимодействия" по отношению к растениям неудачен. Строго говоря, химические взаимодействия следовало бы ограничить только атомно-молекулярным уровнем, но приходится считаться с тем, что этот термин широко используется в литературе. Об аллелопатии подробно говорилось в главе 3.

Информационно-биологические взаимодействия (передача генетической информации). Этот тип взаимодействий не является предметом исследования фитоценологии. Вместе с тем сведения, которые фитоценолог получает от генетиков, необходимы для понимания чисто ценотических процессов. В частности, полезны сведения о генетическом разнообразии популяций.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО УЧАСТИЮ СРЕДЫ В НИХ

Непосредственные взаимодействия. Под непосредственными взаимодействиями подразумеваются прямые контакты между растениями, когда элементы среды не служат промежуточным звеном. Непосредственными являются все механические взаимодействия. К ним же относятся взаимоотношения, возникающие при срастании корней растений. Факт срастания корней деревьев бесспорно установлен. Срастаются корни одной особи, разных особей одного вида, наблюдались срастания корней у особей разных видов. Но масштаб явления остается невыясненным. По одним данным срастание имеет массовый характер, например в сосняках старше 30 лет наблюдалось срастание корней деревьев в 28% случаев (Или-Вакури, 1961), а по сведениям А. П. Следнева (1953) даже достигало 54%. По другим данным это крайне редкое явление: в степи, даже в густых культурах корни дубков срастаются редко. По нашим наблюдениям, при очень густых посевах дуба (рядовой посев, по 20-25 дубков на 1 погонный метр) в исключительно благоприятных условиях, когда дубки достигали 1,5 м в высоту, срастание корней происходит очень редко. Редко срастались корни сосны в густом самосеве 11-15-летнего возраста. По-видимому, срастание происходит только после длительного и плотного соприкосновения корней и имеет случайный характер. Частота срастания увеличивается по экспоненте с возрастом древостоя (Проскуряков, Коваленко, 1970).

При срастании корней наблюдается перемещение питательных веществ из одного растения в другое. По данным ММ. Бескаравайного (1955), сросшиеся деревья хорошо растут только в том случае, когда их размеры сравнительно одинаковы, если же одно из них меньше другого, то рост его замедляется.

Топические (опосредованные) взаимодействия. Эти взаимодействия происходят путем изменения растениями среды. Средствами взаимодействия служат трансформируемые растениями или созданные ими элементы среды: свет, вода, тепло, питательные вещества, детрит, ингибиторы и стимуляторы и т.д.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО РОЛИ СРЕДЫ В ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ

Трофические взаимодействия. Воздействие заключается в изменении растениями количества, состава, состояния вещества и энергии, представляющих собой продукты потребления. Партнеры по взаимодействию, поглощая свет, воду, питательные вещества, уменьшают их ресурсы; выделяя воду, некоторые минеральные вещества, — частично восполняют их. Создание органического вещества, его сброс и превращение (с участием гетеротрофов) в доступные для питания формы также приводят к трофическим взаимодействиям.

Ситуационные взаимодействия. К этому типу относятся взаимодействия, в основе которых лежит изменение условий питания и отправления жизненных функций одними растениями для других. Это прежде всего влияние измененного растениями микроклимата: температурного режима, влажности воздуха и т.д.; из эдафических факторов — кислотность почвы в той мере, насколько она определяется растениями в результате разложения органического вещества. Сюда же относятся колины, выделяемые растениями: становясь элементами среды, они влияют на физиоло-

гические процессы растений-акцепторов. Тепловая энергия не используется растениями при синтезе органического вещества. Вместе с тем фотосинтез может происходить только в определенном диапазоне температур, и его интенсивность связана с уровнем температуры, в регулировании которого участвуют растения. Содержание воды в воздухе определяет давление водяных паров, от которого зависит интенсивность транспирации, в свою очередь влияющая на физиологические процессы. Влажность воздуха в толще растительного покрова в большой мере определяется растениями. Корневые выделения растений изменяют кислотность почвы, которая в значительной мере зависит от состава органического вещества, попадающего на почву. Кислотность (рН) почвенного раствора влияет на растворимость минеральных элементов и тем самым на доступность их растениям. Одним словом, ситуационные воздействия возникают при изменении элементов среды, не являющихся продуктами потребления, но влияющих на метаболизм растений и тем самым на их рост и развитие.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ,

ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО ИХ ПОСЛЕДСТВИЯМ ДЛЯ РАСТЕНИЙ

При совместном произрастании растений всегда обнаруживается взаимное или одностороннее влияние друг на друга, выражающееся в изменении ростовых процессов, а также нередко онтогенеза. Для фитоценолога наибольший интерес представляют такие признаки, как масса, размеры, плотность (проективное покрытие), встречаемость, темпы онтогенеза (например, задержка развития); по ним оценивается состояние растительного сообщества. Результатом воздействия могут быть увеличение или уменьшение значений этих признаков. Различие и особенности разных типов взаимодействий можно обнаружить, анализируя последствия взаимодействия между однотипными субъектами с разной силой воздействия. В некоторых случаях необходимо выявление изменений во времени у одних и тех же субъектов. С этих позиций и рассмотрим основные типы взаимодействий, выделяемые по их последствиям для растений.

Конкуренция и взаимоограничение. В определении конкуренции существует большая неопределенность. Имеются столь разные толкования этого понятия, что возникает трудность в понимании исследователями друг друга. Детальный анализ различных трактовок данного термина провели Л. К. Берч (Birch, 1957) и Д. Мильн (1964). Очень часто к конкуренции относят любые неблагоприятные влияния растений друг на друга. Столь широкая трактовка понятия делает его неэффективным при анализе взаимоотношений. Дж. Харпер (1964), учитывая эти обстоятельства, предложил термин "*интерференция*" для обозначения неблагоприятных влияний, которые возникают при взаимодействии растений, считая, что конкуренцию следует ограничить более узким кругом явлений.

Широко пользовался понятием конкуренция Ч. Дарвин. Основными объектами конкуренции по Ч. Дарвину выступают пища и пространство, когда они ограничены. Однако в таком понимании заложена возможность разной интерпретации этого понятия, поскольку не отвечено на вопрос, как распределяются объекты конкуренции.

Мы используем термин *конкуренция* для обозначения только таких взаимодействий, при которых вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве, распределяются между взаимодействующими субъектами непропорционально их потребностям. Иными словами, растения, имеющие большие потребности, при конкуренции получают больше той

доли вещества и энергии, которой они были бы обеспечены при пропорциональном их потребностям распределении. Очевидно, необходимо иметь термин и для иного типа распределения вещества и энергии — пропорционального. Для этого мы используем термин "*взаимоограничение*". Нетрудно представить, что растения, имеющие большие размеры к моменту вступления в конкурентные отношения, имеют, как правило, и большие потребности. Со временем, по мере увеличения размеров доля потребления у одних увеличивается, а у других — уменьшается, что выражается в дифференциации растений на господствующие и угнетенные. Если процесс конкуренции длится достаточно долго, он приводит к элиминации угнетенных организмов. Представление о конкуренции как совокупности процессов, приводящих к элиминации части растений, сформулировала Е. Н. Синская (1948). Однако сводить конкуренцию только к элиминации было бы неверно, поскольку элиминацию растений могут вызывать и некоторые другие типы взаимодействий.

Если распределение вещества и энергии происходит пропорционально потребностям, трудно ожидать социальной дифференциации растений. При недостатке ресурсов будут относительно одинаково страдать все растения. Вскрыть механизм конкуренции и тем самым ее наличие можно, установив закономерности распределения вещества и энергии между взаимодействующими объектами. Прямое определение всего набора и измерение объема распределяемых вещества и энергии крайне сложно, а в настоящее время вряд ли технически осуществимо. Впрочем, использование меченых атомов или окрашенных растворов позволяет проследить за судьбой отдельных элементов питания. В. Е. Барнацкий (1968) установил, что при пропитке живых деревьев бука водными растворами сернокислого железа и меди происходит перераспределение растворов, при этом обнаруживаются деревья-поставщики (лишающиеся этих растворов), деревья-потребители и нейтральные деревья. Видимо, первые — угнетенные, вторые — господствующие. Можно определить суммарный итог потребления по накоплению органической массы, по признакам, отражающим процесс роста растений, — прирост в высоту, в толщину и т.п. Путем сопоставления ростовых процессов взаимодействующих растений, а тем самым и распределения вещества и энергии между ними, может быть установлена конкуренция. Для этого необходимо рассмотреть состояние растений в разные моменты времени, т. е. провести сравнительный анализ хода роста взаимодействующих растений, поскольку результат конкуренции выражается в замедлении хода роста у одних организмов и ускорении его или стабильности — у других. Только по различию роста и развития растений в условиях взаимодействия и его отсутствия, без анализа этих изменений во времени, невозможно судить о том, имеет ли место конкуренция или иной тип взаимодействия. Таким путем можно обнаружить только интерференцию — отрицательное влияние. Например, меньшие размеры растений в условиях тесного произрастания по сравнению со свободным размещением, или уменьшение размеров с увеличением плотности размещения, могут свидетельствовать лишь о том, что на долю каждого растения достается меньше вещества и энергии. Но в этом случае остается неясным, каким образом распределились ресурсы среды.

Если конкуренцию квалифицировать не по способу распределения ресурсов среды с вытекающими из этого последствиями, а по иным признакам, то ее можно отнести к индивидуальным, ценотическим, трофическим, топическим взаимодействиям. Они индивидуальные, так как ресурсы среды распределяются между отдельными организмами, а не коллек-

тивами растений. Это — ценотические взаимодействия, поскольку процесс распределения активен, предполагает потребление одновременно из одного источника и тем самым специфичен — отличается от взаимодействия между живым организмом и абиотической средой. К трофическим взаимодействиям их следует отнести, поскольку идет речь о распределении вещества и энергии, т. е. продуктов потребления. Мы сомневаемся, что между растениями возникает конкуренция за пространство как таковое (к этому вопросу вернемся позже). "Борьба" за пространство если и возникает, то лишь как побочный эффект распределения материально-энергетических ресурсов, так как при одной и той же плотности ресурсов их количество прямо связано с объемом пространства, используемого растениями. Конкурентные отношения по преимуществу топические, за исключением случаев срастания корней.

Удобным объектом для изучения взаимодействий служат деревья: легко определить их возраст, годичный прирост и ход роста ствола в высоту и толщину. В связи с тем, что они не только многолетние, а, как правило, и долгоживущие, изучение изменения их размеров в течение длительного времени позволяет выяснить динамику процесса взаимодействия.

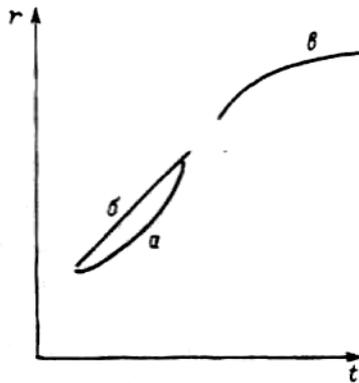


Рис. 4.2. Идеализированный ход роста дерева (без взаимодействия с другими деревьями) на первых (*a*, *б*) и последних (*в*) этапах его развития. *t*—возраст, *r* - размер.

В связи с нетривиальностью предложенного понимания конкуренции остановимся на ней подробнее. Рассмотрим некоторые закономерности жизни деревьев с точки зрения их взаимодействия. Идеализированная кривая хода роста (изменение радиуса, поперечного сечения ствола, площади сечения, высоты и др. с увеличением возраста) одиночного дерева без влияния окружающих его соседей напоминает логистическую кривую (рис.4.2). В отсутствие ценотических факторов (конкуренции) при освоении пространства, т.е. увеличении объема, из которого дерево получает продукты питания, прирост в первый период жизни увеличивается (отрезок *a* кривой) или, по крайней мере, не уменьшается (отрезок *б* кривой). На каком-то этапе жизни наступает биологическое старение организма, и прирост уменьшается (отрезок *в* кривой). Старение деревьев сопровождается уменьшением общей длины корней (отмирает их больше, чем прирастает), снижением прироста вершины и даже ее отмиранием, некоторым уменьшением объема кроны. Сокращение площади питания и явля-

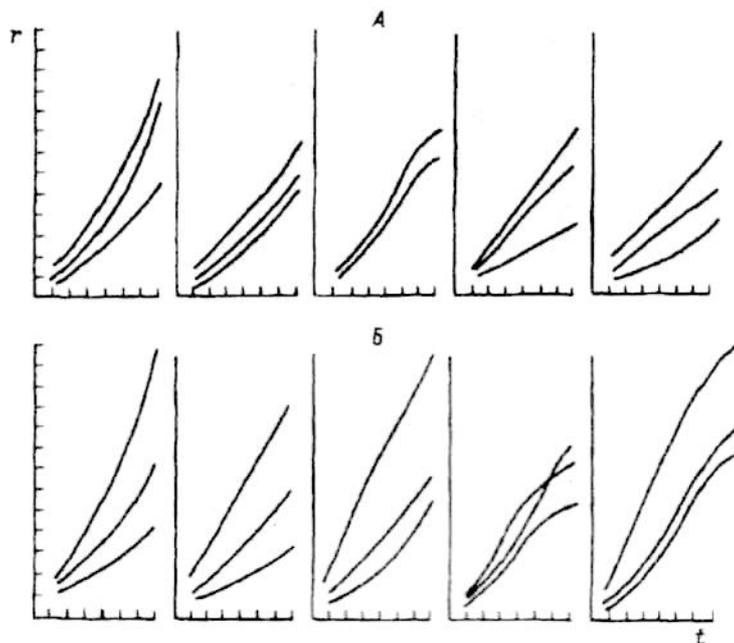


Рис. 4.3. Кривые хода роста сосен (.А) и елей (Б) в первые годы жизни без взаимодействия.
 r —радиус, t —возраст.

ется одной из причин снижения прироста. Естественно, что при изучении конкуренции наибольший интерес представляет активный период жизни деревьев, до начала их биологического старения. В противном случае очень трудно выявить эффекты, вызываемые конкуренцией.

Реальные кривые хода роста одиночных деревьев в первые годы жизни совпадают с идеализированной кривой (рис.4.2, отрезки *a*, *б* кривых; рис.4.3). Абсолютный возраст семян сосны 9-12 лет. Ход роста охватывает период с 4-5 до 9-12 лет. Иное дело — ход роста деревьев, произрастающих в сомкнутом древостое, т.е. при их взаимодействии. На рис.4.4 и 4.5 приведены кривые хода роста деревьев разных размеров, произрастающих в сомкнутом древостое. Ступенчатость кривых объясняется, с одной стороны, флуктуациями климата, с другой — изменениями ценотической обстановки. В первом случае ресурсы среды, доступные для деревьев, увеличиваются или уменьшаются, в связи с чем увеличивается или уменьшается прирост. Во втором случае при гибели соседей ресурсы среды увеличиваются, увеличивается и прирост, но затем по мере возрастания размеров растений они вступают в контакт с новыми соседями и ресурсы среды, приходящиеся на одно дерево вновь уменьшаются. Однако главное заключается в другом. В любом сомкнутом древостое имеются деревья с увеличивающимся в отдельные периоды приростом, относительно стабильным и уменьшающимся. Практически все погибшие деревья имели уменьшающийся прирост. Обобщая эти закономерности, отвлекаясь от изменений хода роста в зависимости от климатических флуктуаций и изменений в ценотической обстановке, ход роста деревьев в насаждении можно представить в виде кривых, изображенных на рис.4.б. Очевидно, кандидатами на элиминацию прежде

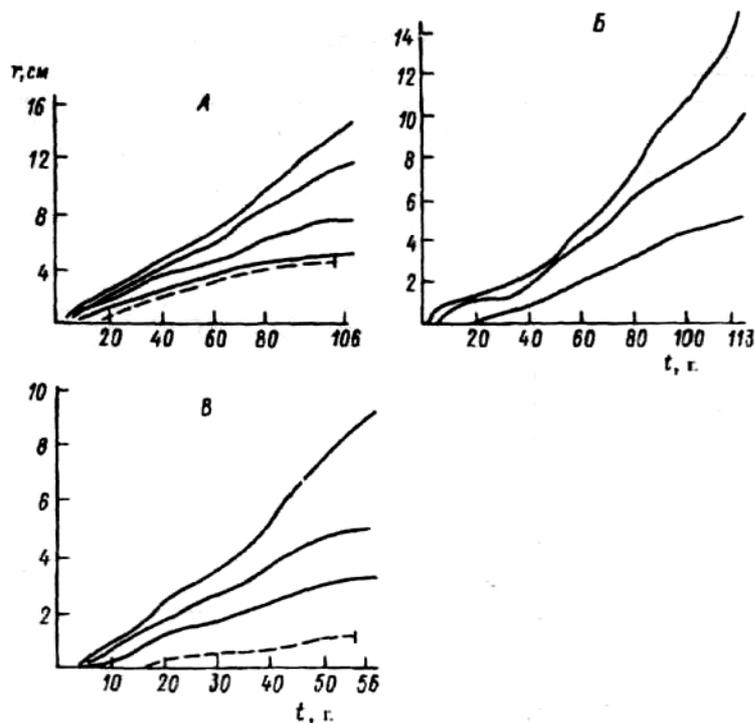


Рис. 4.4. Кривые хода роста деревьев ели по радиусу. *A* — ельник чернично-бруснично-зеленомошный; *B* — ельник чернично-зеленомошный; *B* — ельник кислично-зеленомошный. Здесь и на рис. 4.5: штриховая линия — ход роста погибших деревьев, по оси абсцисс — возраст.

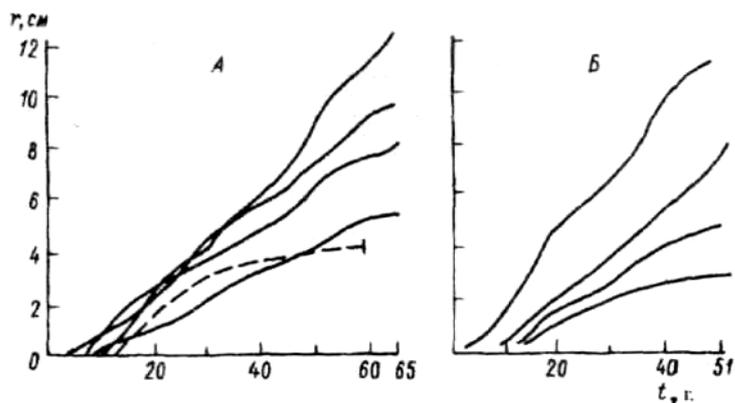


Рис. 4.5. Кривые хода роста деревьев сосны по радиусу. *A* — сосняк бруснично-чернично-зеленомошный; *B* — сосняк чернично-зеленомошный.

все становятся деревья с уменьшающимся приростом — угнетенные. В любом древостое с возрастом происходит гибель большей части деревьев. Этот процесс назван *самоизреживанием*, он давно количественно изучен лесоведами и отражен в таблицах хода роста древостоев, представлен-

ных в справочниках по таксации (табл.4.4). Вполне логично объяснить дифференциацию деревьев по ходу роста и самоизреживание древостоев как результат взаимодействия деревьев, как последствия распределения ресурсов среды между деревьями. Конкуренцию мы определили как распределение ресурсов, непропорциональное потребностям. Естественно, подлежит проверке, к каким последствиям может привести и распределение вещества и энергии, пропорциональное потребностям, названное взаимоограничением.

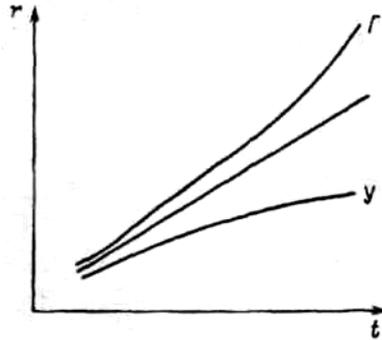


Рис. 4.6. Идеализированные кривые хода роста деревьев в сомкнутом древостое в период до биологического старения и без учета климатических и ценотических флуктуации.

Г - господствующие деревья, У—угнетенные деревья; t — возраст, r — размер.

Таблица 4-4

Число деревьев (на 1 га) в сосновых и еловых насаждениях I бонитета, Ленинградская область

Порода	Возраст (лет)			
	20	50	100	140
Сосна	4151	2550	604	421
Ель	5261	2058	695	476

Для иллюстрации возможных последствий того или иного типа распределения ресурсов среды воспользуемся предельно упрощенной численной моделью, используя те же величины, что и при построении кривых хода роста, т.е. радиус ствола— r прирост по радиусу — Δr . Допустим, что потребности дерева соответствуют его размерам, а реальное потребление ресурсов — приросту по размерам. Примем в качестве характеристики размеров r , а прироста— Δr . Это вполне правомерно, поскольку в одном и том же древостое радиус тесно связан с площадью сечения, объемом ствола, высотой, размером и массой кроны и даже с площадью, охватываемой корневой системой, а прирост по радиусу связан соответственно с приростом по тем же характеристикам. Правда, расход потребленных ресурсов на дыхание, выделение (транспирация, опад) в приросте не учитывается.

Но, по-видимому, количество расходуемого на текущий метаболизм вещества и энергии, не закрепленное в приросте, корреляционно связано с приростом. По этой причине можно считать, что прирост приблизительно отражает все потребление. Итак, принято, что r соответствует потребностям, Δr —реальному потреблению за один этап (один год, два или другое число лет, но не слишком большое). Ресурсы среды обозначим через C , при этом выражать их будем в тех же единицах, что и r , Δr . Договоримся, что три взаимодействующих дерева имеют доступ одновременно ко всем ресурсам, которые постоянны и деревьями используются полностью. В действительности площади питания деревьев перекрываются только частично и ресурсы среды, как уже говорилось, непостоянны. Принципиально наше допущение не изменит результат взаимодействия, а только сделает его более четким. Во взаимодействие вступают деревья по преимуществу разных размеров, а значит и с разными потребностями. Первичная вариабельность неизбежна, она вызывается разными размерами семян и запасами питательных веществ, разной энергией роста, что давно показано Г.Ф.Морозовым (1912). Семена попадают в неодинаковые микроусловия среды. Во взаимодействия вступают растения разного возраста, а значит и разного размера. В естественных условиях в любом древостое (кроме культурных посадок) совместно произрастают деревья разного возраста. Таким образом, мы можем принять, что три дерева в нашей модели, вступая во взаимодействие, имеют разные размеры.

В случае *взаимоограничения*—пропорционального распределения ресурсов среды — прирост трех деревьев будет на каждом этапе развития определяться соотношением:

$$\Delta r_1 + \Delta r_2 + \Delta r_3 = \frac{Cr_1}{r_1 + r_2 + r_3} + \frac{Cr_2}{r_1 + r_2 + r_3} + \frac{Cr_3}{r_1 + r_2 + r_3}.$$

Прирост каждого из них:

$$\Delta r_i = \frac{Cr_i}{\sum_{j=1}^3 r_j}.$$

Каждый год радиус (потребности) увеличивается на Δr . Нетрудно убедиться, что прирост у деревьев хотя и разный, но остается постоянным, а гипотетические кривые хода роста (рис.4.7) отличаются от реальных (рис.4.4,4.5). При пропорциональном распределении угнетенные деревья (у которых в результате взаимодействия прирост уменьшается) не появляются и не могут появиться в принципе.

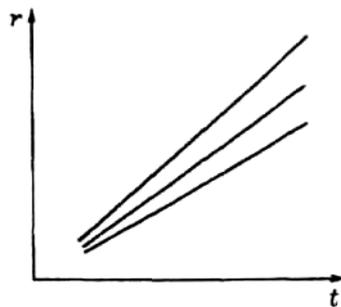


Рис. 4.7. Модель хода роста деревьев при пропорциональном потребностям распределении вещества и энергии.

t — возраст, r —радиус. Объяснения в тесте.

Жизнедеятельность любого дерева можно выразить как соотношение трех величин: потребностей (максимальное количество вещества и энергии, которые может поглотить данное растение), минимального уровня потребления, необходимого для поддержания жизни, ниже которого следует гибель, и реального уровня потребления. По мере увеличения размеров растения потребности возрастают (до начала старения). Минимальный уровень потребления также увеличивается. Реальный уровень потребления при пропорциональном распределении (взаимоограничении) снижается одинаково по отношению к потребностям всех растений. При снижении реального уровня до минимального вероятность гибели и крупных, и мелких деревьев одна и та же и носит случайный характер, а при резком снижении ресурсов среды (например, из-за погодных условий) должна наблюдаться массовая гибель деревьев независимо от размеров. В реальном процессе самоизреживания преимущественно гибнут отставшие в росте. Отмечается гибель отдельных крупных деревьев, но она носит случайный характер и не является результатом взаимодействия. Таким образом, характер элиминации деревьев при взаимоограничении не имеет ничего общего с реальным процессом самоизреживания. Очевидно, взаимоограничение неприменимо для объяснения процессов, происходящих в древостое.

Рассмотрим теперь непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии как механизм *конкурентных* отношений. Непропорциональность распределения осуществим введением степени k у радиуса (эквивалент потребностей) — r^k . Естественно, что k должно быть более 1 ($k > 1$). В этом случае прирост (эквивалент потребления) выразится при взаимодействии трех деревьев:

$$\Delta r_i = \frac{C r_i^k}{\sum_{j=1}^3 r_j^k}.$$

Приведем численный пример расчета Δr и r для гипотетического случая (табл.4.5), когда взаимодействуют три дерева, черпающих ресурсы среды из одного источника. Примем, что к началу взаимодействия деревья имеют исходные значения r : $r_{1исх} = 2,0$, $r_{2исх} = 2,5$, $r_{3исх} = 3,5$. Показатель степени для простоты принят равным 2 ($k = 2$). Ресурсы среды $C = 6$, 5, т. е. они находятся в дефиците и меньше суммарной потребности: $C < \sum_{j=1}^3 r_{jисх}$. У двух деревьев прирост уменьшается, это — *угнетенные* деревья. У одного (с наибольшими потребностями) прирост увеличивается и постепенно приближается к постоянному. Это *господствующее* дерево. Здесь не учтена возможная ситуация, когда потребности у взаимодействующих деревьев одинаковы. В таком случае прирост у них будет одинаковым, тенденция хода роста неопределенна. Такие деревья назовем *индетерминантными*. Со временем различие в потребностях у них обязательно появится, и ход роста будет формироваться по типу либо угнетенных, либо господствующих.

В реальной обстановке, как говорилось, ресурсы среды не остаются постоянными. Во-первых, идет освоение пространства на первых этапах развития деревьев, во-вторых, изменяются климатические условия. Однако дифференциация деревьев быстрее или медленнее все равно происходит. В принципе модель хода роста деревьев при непропорциональном потребностям распределении ресурсов среды (рис.4.8) не отличается от реально существующей (рис.4.4, 4.5). У угнетенных деревьев абсолютный уровень потребления снижается до минимального (смертельного), что приводит к их элиминации. В численной модели (табл.4.5) показано,

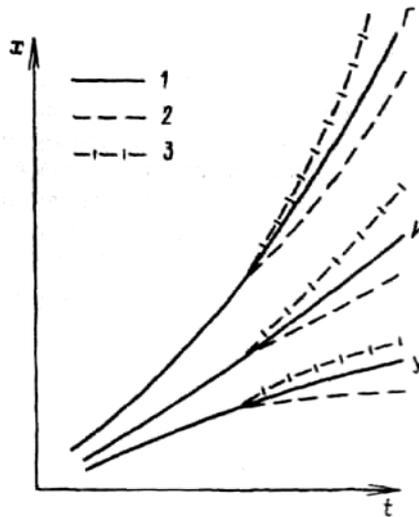


Рис. 4.8. Модель хода роста деревьев при непропорциональном потребностям распределении вещества и энергии.

t —возраст, x —размеры; Γ —господствующее дерево, I — индетерминантное дерево, Y — угнетенное дерево; 1-3 ресурсы среды не меняются (1), уменьшаются (2), увеличиваются (3).

что относительный уровень потребления ($\frac{\Delta r}{r}$ %) снижается у всех деревьев, но у угнетенных деревьев темпы снижения значительно большие, поэтому они являются первыми кандидатами на элиминацию. После гибели угнетенных деревьев ресурсы среды, приходившиеся на их долю, поступают в распоряжение господствующих.

Таблица \.5

Гипотетическое изменение прироста (Δr) и хода роста по радиусу (r) с возрастом при непропорциональном распределении ресурсов среды между тремя деревьями

Этап i	$r_{исх} = 2.0$			$r_{исх} = 2.5$			$r_{исх} = 3.0$		
	Δr	r	$\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i},$ %	Δr	r	$\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i},$ %	Δr	r	$\frac{\Delta r_{i+1}}{r_i},$ %
1	1.4	3.3	66	2.1	4.6	83	3	6	100
2	1.1	4.4	32	2.0	6.6	44	3.4	9.4	57
3	0.8	5.2	19	1.9	8.4	28	3.8	13.3	41
4	0.65	5.9	12	1.7	10.1	20	4.2	17.4	31
5	0.5	6.4	9	1.5	11.7	15	4.5	21.9	26
...
10	0.18	7.8	2	0.89	17.9	5	5.4	47.4	13

Модель непропорционального распределения ресурсов позволяет объяснить процесс самоизреживания древостоя. Господствующие деревья оказываются в меньшей мере зависимыми от ценотической обстановки. И прирост, и ход роста таких деревьев зависит, главным образом, от условий абиотической среды, что позволяет использовать в качестве индикаторов среды именно эти показатели, а не средние значения, получен-

ные для всей совокупности деревьев. Конкуренция приводит не только к уменьшению числа деревьев на единицу площади, но и к изменению соотношения ценологических классов деревьев: доля угнетенных и индетерминантных уменьшается, а господствующих увеличивается. Со временем у индетерминантных деревьев определяется тенденция хода роста, и они переходят либо в класс угнетенных, либо господствующих. Угнетенные элиминируются; небольшая часть господствующих переходит в класс угнетенных и также элиминируется. Конкуренция постепенно затухает и, по-видимому, в спелом и перестойном древостое практически не проявляется. В спелом лесу преобладают господствующие деревья.

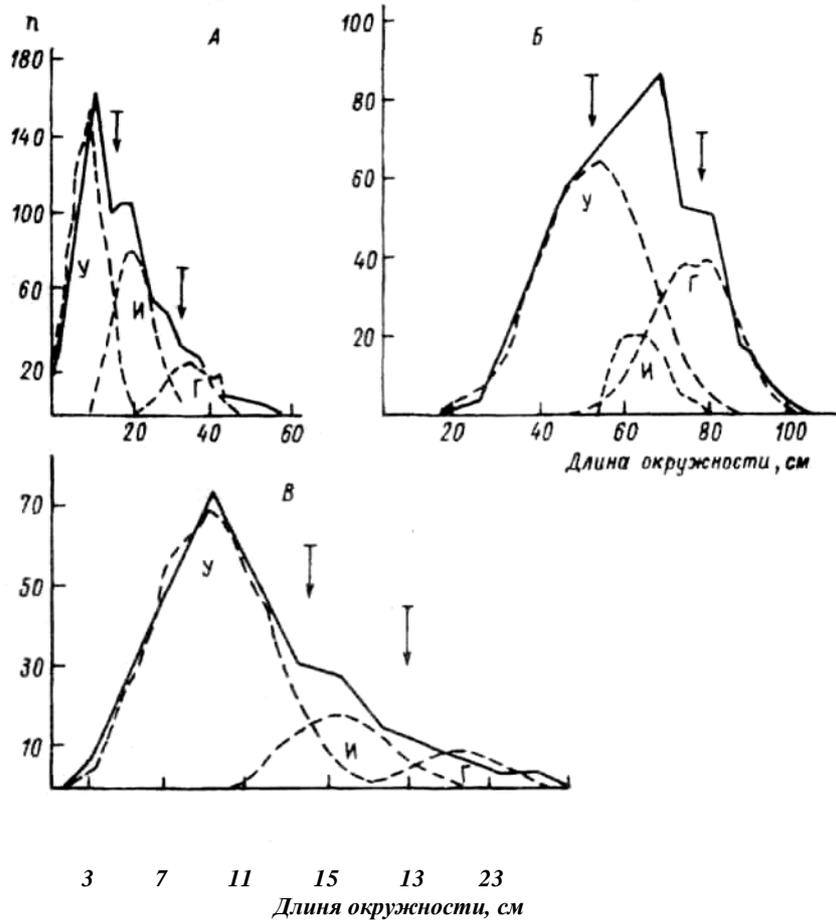


Рис. 4.9. Распределение деревьев по толщине (окружности).

А — сосна, сосняк лишайниково-зеленомошный, возраст 35 лет; Б — сосна, сосняк чернично-зеленомошный, возраст 100 лет; В — ель (15-20 лет), ельник зеленомошный. Сплошная линия — все деревья; штриховая: У — угнетенные, И — индетерминантные, Г — господствующие, л — число деревьев.

Наличие разных ценологических классов может быть обнаружено при анализе распределения деревьев по признаку, отражающему их ценологическое положение. Еще более полувека назад Н.Кищенко (1926) и Н.В.Третьяков (1927) указывали, что на характере распределения деревьев по толщине отражаются ценологические (социальные) отношения, но, к

сожалению, анализа этого явления они не проводили. Позже В. С. Ипатов (1968, 1969, 1970) обнаружил, что кривые распределения деревьев по толщине (окружности) имеют деформации, разделяющие кривые на участки, каждому из которых соответствует свое распределение, принадлежащее одному из ценотических классов деревьев (рис.4.9). Дифференциация особей на три группы в посевах культурных растений отмечена Л. И. Любименко и др. (1925). Несколько ценотических классов, в синузидях *Polytrichum commune* выявила Т. Н. Тархова (1971).

Приведенная нами модель предельно упрощена и не может быть использована для описания конкуренции между множеством деревьев в древостое. Для этой цели А.Б.Ястребов (1988, 1989) применил балансовые уравнения роста. Им показано, что наилучшее описание хода роста дерева в древостое, т. е. при взаимодействии, достигается, если принять непропорциональное потребление распределение ресурсов среды. Трагедия дерева на поддержание жизнедеятельности оказались пропорциональными квадрату площади сечения ствола. А.Б.Ястребов также показал, что в древостое одновременно присутствуют три ценотических класса деревьев. Правда, два из них он интерпретирует как угнетенные двух порядков — ранее и позднее образующиеся. Гибнут прежде всего первые. В этих исследованиях использованы данные одновозрастных древостоев, поэтому нельзя объяснить дифференциацию древостоев разновозрастностью.

Формирование разных ценотических совокупностей в древостое может служить основой для классификации деревьев по их жизненности. Такая классификация состоит всего из трех классов: господствующих, индетерминантных, угнетенных. Если следовать логике А. Б.Ястребова, - из деревьев господствующих и угнетенных разных порядков. При практическом отнесении деревьев к тому или иному классу трудность заключается в том, что нет функциональной зависимости между размером дерева и его ценотическим рангом. Например, крупные деревья, как правило, являются господствующими, но деревья одинаковых размеров в зависимости от окружения могут оказаться и господствующими, и угнетенными. Вероятно, может быть использована оценка величины отдельного дерева по отношению к размерам прочих в конкретной группе. Небесполезен также поиск и иных внешне легко определяемых признаков, свидетельствующих о ценотическом положении конкретного дерева.

Итак, конкуренцию можно определить как процесс непропорционального потребностям распределения ресурсов среды между растениями, приводящий к дифференциации растений на разные ценотические группы и к элиминации угнетенных. Конкуренция между растениями может возникнуть только при определенных условиях: 1) качественном сходстве потребностей, 2) одновременном потреблении ресурсов из одного источника, 3) дефиците ресурсов среды. Понятно, что если ресурсы имеются в избытке, то потребности всех растений полностью удовлетворяются, поэтому о взаимодействии путем распределения ресурсов среды говорить не приходится. Одновременное потребление из одного источника может происходить, когда ассимилирующие органы (активные корни, кроны) находятся в одном слое и контактируют друг с другом. Это наблюдается при перекрывании, хотя бы частично, площадей питания. Если корневые системы и фотосинтезирующий аппарат находятся в разных слоях, то потребление ресурсов происходит не одновременно, а последовательно. Одни из партнеров по взаимодействию потребляют независимо, а другим приходится довольствоваться остатками. Это уже иной тип взаимодействия.

Сходство потребностей у растений одного вида очевидно. Не приходится сомневаться, что и растения разных видов нуждаются в воде, фотосинтетически активной радиации, элементах минерального питания. Различия в потребностях выражаются в их уровне, и в меньшей мере — в качестве. Поэтому в конкурентные отношения могут вступать как растения одного вида, так и разных. Но исход конкуренции может быть неодинаковым. Для совокупности конкурирующих растений одного вида конкуренция — благо. В смешанных коллективах, состоящих из растений разных видов, результат конкуренции (в виде элиминации особей) зависит от конкурентной силы и конкурентной выносливости растений разных видов. По-видимому, *конкурентная сила* при одинаковых размерах определяется интенсивностью ассимиляции, плотностью кроны и корневой системы, а *конкурентная выносливость* — уровнем минимального потребления, обеспечивающим жизнедеятельность. Быстрее оказываются угнетенными и больше гибнут растения того вида, конкурентная сила которого меньше, а минимальный уровень потребления выше. В смешанных (из сосны и ели) древостоях остаются живыми и имеют признаки господствующих особи сосны, у которых диаметр больше, чем у ели, и, главное, варьирование его значений меньше. Это обусловлено гибелью сосен, имеющих большие диаметры, чем у гибнущих елей. В смешанных коллективах конкуренция может приводить к полной или почти полной элиминации одного из видов, что нередко и наблюдается в смешанных посевах.

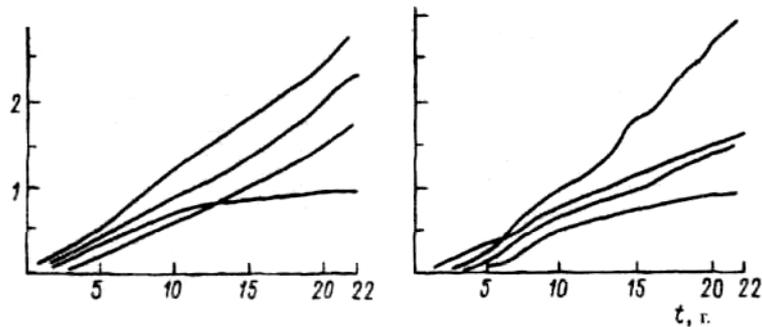


Рис. 4.10. Ход роста елей в группе подроста (сомкнутость 0.9) в сосняке с березой, чернично-зеленомошном. сомкнутость 0,4.
 r - радиус, t — возраст.

Принадлежность к одному виду — не обязательная предпосылка к конкуренции. Подрост ели и сосны под пологом взрослых деревьев довольствуется остатками света, проходящими через верхний полог кроны. Основная масса сосущих корней подростка не находится в контакте с корнями деревьев верхнего яруса. Следовательно, конкурентные отношения между подростом и взрослыми деревьями не должны появляться. Представляется невероятным, чтобы подрост (имеющий небольшие размеры) мог длительное время существовать в условиях конкуренции с верхним ярусом и не гибнуть. Несомненно, в этих условиях он должен был бы оказаться угнетенным и элиминироваться. Однако подрост ели под материнским пологом существует десятки лет, а подрост ели и сосны под пологом сосны и мелколиственных пород не только благополучно произрастает, но и в конце концов выходит в верхний ярус. Дифференциация внутри сомкнутых групп подростка происходит относительно независимо от верхне-

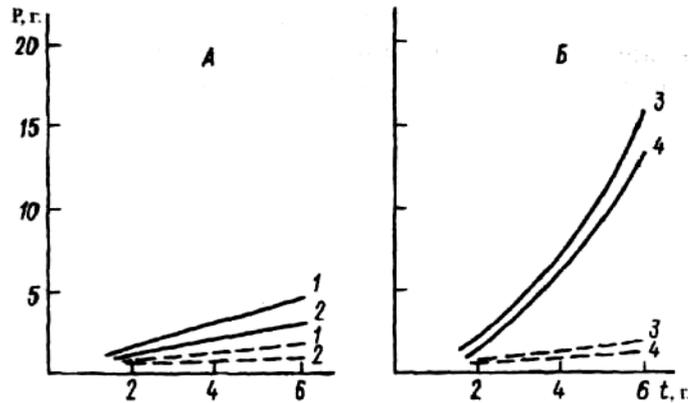


Рис.4.11. Изменение сухого веса сеянцев ели с возрастом в ельнике (А) и в березняке (Б) (по: Карпов, 1969).

1 — ельник кислично-щитовниковый; 2—ельник кислично-черничный; 3—березняк снытево-разнотравный; 4—березняк кислично-чернично-вейниковый. Сплошная линия — в условиях изоляции от корней деревьев, штриховая — без изоляции.

го яруса (рис.4.10). Здесь представлены и господствующие, и угнетенные особи. Конечно, конкуренция в подросте протекает под жестким прессом верхнего яруса, в условиях ограничения светового довольствия и, видимо, отчасти и количества почвенного раствора, поскольку хотя бы частично корни подроста и деревьев верхнего яруса все же соприкасаются. Об ограничении потребления почвенного раствора, по-видимому, свидетельствуют опыты В. Г. Карпова (рис.4.11). После обрезки корней деревьев на площадках, изолированных от них, вес сеянцев ели оказывается большим нежели без изоляции. Из этого следует, что в распоряжении сеянцев, не изолированных от корней взрослых деревьев, оказывается меньше ресурсов почвенного питания.

В заключение отметим, что конкуренция, в результате которой происходит изреживание в коллективах растений, образующих сомкнутые группы, представляется биологически целесообразной. При ограниченности ресурсов среды и увеличении с возрастом размеров растений (а значит, и потребностей) элиминация большей части растений позволяет оставшимся нормально функционировать. Если бы конкуренция не возникала, то практически невозможно было бы длительное существование сомкнутых популяций.

Приспособительные (адаптационные) взаимодействия. Существование растительных сообществ, состоящих из определенного множества растений—представителей разных видов, свидетельствует, что трансформированная растениями среда соответствует пределам толерантности составляющих сообщество видов, т.е. растения приспособлены к существованию в данных условиях. Эта приспособленность могла появиться вследствие совместной эволюции растений — отбора мутаций, адекватных условиям совместного существования, либо в результате миграционных процессов и вторичного отбора видов, вписывающихся в новые для них сообщества.

Определим приспособительные (адаптационные) взаимодействия как взаимодействия, заключающиеся в трансформировании среды одними

компонентами растительного сообщества и использовании этой измененной среды другими, отвечающими на это воздействие изменением своего состояния. В полной мере выявить адаптационные взаимодействия можно только в том случае, если устанавливаются состояния подчиненного вида или видов во всем диапазоне воздействующего вида или видов. Термин "подчиненный" используется условно: имеется в виду, что исследуется реакция растений данного вида (или видов) на воздействие. "Подчиненный" вид в действительности может оказывать большее влияние на воздействующий, если их поменять местами. Состояние подчиненного вида можно оценивать по ряду признаков — обилию, фитомассе, размерам или интенсивности физиологических процессов, например фотосинтеза. Интенсивность воздействия следовало бы оценивать непосредственно по степени изменения воздействующим видом комплекса экологических факторов. Однако часто это непросто сделать. Обычно степень воздействия оценивается косвенно по таким признакам, как обилие, фитомасса, плотность популяций воздействующего вида. Для этого имеются основания — степень изменения среды непосредственно связана с уровнем значений этих признаков.

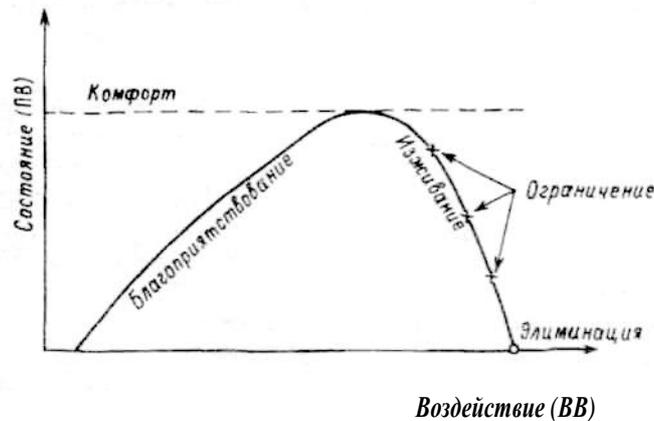


Рис.4.12. Полный цикл приспособительного (адаптационного) взаимодействия.

ПВ — подчиненный вид, ВВ — воздействующий вид.

Полный цикл приспособительного взаимодействия можно представить графически (рис.4.12). Поскольку здесь имеет место реакция на изменение абиотических факторов, линия регрессии может быть как симметричной, так и асимметричной. Истинное состояние *комфорта* определить трудно, да и в природе оно, видимо, наблюдается крайне редко. Условно комфортными можно считать те условия, которые соответствуют наибольшему проективному покрытию, плотности, фитомассе, размерам в данных условиях экотопа. Вся последовательность состояний, представленных на восходящей ветви кривой, отражает *благоприятное* для подчиненного вида воздействие. Последовательность состояний, отмеченных на нисходящей ветви, может квалифицироваться как *изживание*, заканчивающееся элиминацией подчиненного вида. Возможности роста подчиненного вида ограничены в любой точке диапазона воздействия, соответствующего нисходящей ветви кривой (*изживание*). *Ограничение* возникает благодаря тому трансформируемому воздействующим видом фактору, значения которого минимальны. Ограничение можно обнаружить, сняв воздействие того или иного фактора: если после этого состояние подчиненно-

го вида улучшается, то ограничение имело место. Например, в опытах И. В. Катрушенко (1968) на четвертый год после удаления древостоя березы у подростка ели прирост главного побега увеличился в 4 раза, сухой вес хвои — в 4 раза, число почек на побегах — в 2,5 раза, что вызвано увеличением светового довольствия. Освещенность под пологом березы составляет 3-4 тыс.люкс, после ее удаления 80 тыс.люкс. Интенсивность фотосинтеза подростки ели под пологом березы была в 4 раза меньше потенциальной интенсивности. Из этих данных следует, что под сомкнутым древостоем березы световое довольствие подростка ели ограничено. Однако выявился любопытный факт. Световое насыщение фотосинтеза хвои подростка ели наступает при освещенности 15-30 тыс.люкс. Это означает, что для подростка ели оптимум (комфорт) по этому признаку соответствует освещенности под пологом разреженного древостоя березы. Доказательством от обратного (исключение воздействия) могут служить, по-видимому, и некоторые результаты опытов с обрезкой корней, впервые проведенных К. Фрике (1904) и неоднократно повторявшихся. Методика их очень проста: в лесу по периметру площадок избранного размера обрубается все корни, место обрубки изолируется или обрубка периодически повторяется. Изменение состояния растений на площадках после обрубки корней авторами опытов объясняется исключением влияния корневых систем деревьев. Например, обрезка корней в тундровом березовом редколесье привела к увеличению подростка ели и березы в 1,5-3 раза, а также проективного покрытия *Lerchenfeldia flexuosa* и *Carex globularis*. Однако далеко не всегда изменения в напочвенном покрове, возникающие после обрубки корней, могут объясняться изоляцией от корней. Рассмотрим результаты опытов В. Г. Карпова с обрезкой корней (табл.4.6). Здесь жирным шрифтом отмечены случаи, когда изменение обилия могло быть вызвано исключением влияния деревьев. В остальных случаях нет достаточных оснований видеть причину в обрезке корней. Их причиной могли быть флуктуации погодных условий в течение опыта. Это выясняется при сопоставлении изменений обилия на контрольных участках и в опыте. Например, численность стеблей *Tnentalis europaea* в ельнике кислично-черничном, *Deschampsia cespitosa* в березняке, *Oxalis aceiosella* в ельнике кислично-щитовниковом и в контроле, и в опыте уменьшалась сходным образом. Обычно увеличение обилия видов после обрезки корней объясняется увеличением водного довольствия. Это правдоподобно, но не исключает и иной возможности: при обрезке нарушается структура грунта и тем самым гидрологический режим: мертвые корни елей пополняют органическое вещество в верхнем горизонте, в результате может интенсифицироваться микробиологическая деятельность и заметно увеличиться количество питательных веществ. На такие размышления наводят и данные В. Г. Карпова, расшифрованные по годам (табл.4.7). После резкого увеличения обилия кислицы оно уменьшается, возможно потому, что ресурсы питательных веществ вначале увеличиваются за счет разлагающихся корней ели, а затем эти дополнительные резервы быстро исчерпываются. Появление же двух стеблей малины на четвертый год (при проективном покрытии 4%) не может быть причиной ограничения светового потока для кислицы и объяснить сокращение ее обилия на треть. Не исключено, что обилие кислицы не увеличивается в ельнике кислично-щитовниковом из-за того, что содержание питательных веществ здесь больше, чем в ельнике кислично-черничном и березняке кислично-чернично-вейниковом, и дополнительная порция питательных веществ не оказывает заметного действия.

Таблица 4.6.

Изменение числа стеблей и проективного покрытия видов (%)
травяно-кустарничкового яруса после обрезки корней по
периметру опытных площадок (по: Карпов, 1969)

Виды	Ельник кислично-черничный				Березняк кислично-чернично-вейниковый				Ельник кислично-щитовниковый			
	Число стеблей		Проективное покрытие		Число стеблей		Проективное покрытие		Число стеблей		Проективное покрытие	
	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4	1	4
<i>Vaccinium myrtillus</i>	206	95	45	25	1	1	<1	<1				
<i>Oxalis acetosella</i>	708	4775	10	95	369	2097	5	40	272	248	15-20	15-20
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	2	0	1	0	2	2	<1	<1				
<i>Trientalis europaea</i>	17	6	1	1					2	2	1	1
<i>Luzula pilosa</i>	9	2	1	1	13	14	1	1				
<i>Maianthemum bifolium</i>	58	19	5	5	5	21	1	5	0	5	0	1
<i>Mi Hum effusum</i>	0	9	0	1								
<i>Festuca sylvatica</i>	0	2	0	1								
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>					72	480	10	50				
<i>Deschampsia caespitosa</i>					53	35	5	20				
<i>Agrostis vulgaris</i>					37	90	5	<5				
<i>Equisetum sylvaticum</i>					1	1	<1	<1				
<i>Fragaria vesca</i>					0	9	0	3				
<i>Dryopteris austriaca</i>									10	16	90	90
<i>Circea alpina</i>									0	2	0	1
<i>Stellaria holostea</i>									7	17	5	5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>									3	3	5	5

Примечание. 1,4 — годы после обрезки корней.

Таблица 4.7

Изменение обилия *Oxalis acetosella* и *Rubus idaeus* после
обрезки корней ели в ельнике черничном
(по: Карпов, 1969)

Виды, признак	Обилие			
	1955 г.	1957 г.	1959 г.	1960 г.
<i>Oxalis acetosella</i>				
Число стеблей на 1 м ²	409	4750	3180	1540
Проективное покрытие, %	7	95	85	51
<i>Rubus idaeus</i>				
Число стеблей на 1 м ²	0	0	2	37
Проективное покрытие, %	0	0	4	60

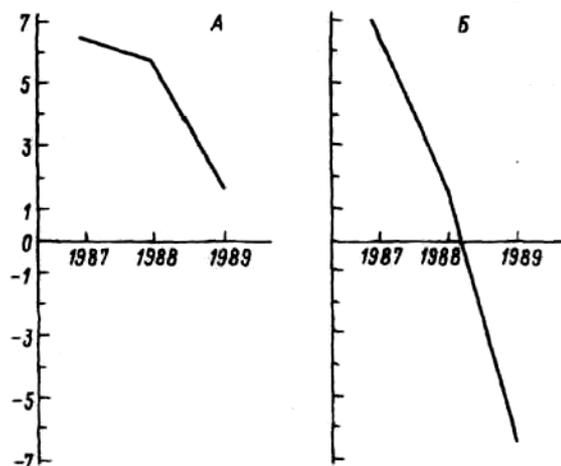


Рис.4.13. Реакция на корневую изоляцию *Lerckenfeldia flexuosa* (А) и *Convallaria majalis* (Б).

По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — разница проективного покрытия (%) между вариантами "окопка-контроль" с учетом флуктуации.

Нами также проведены опыты с корневой изоляцией в сосняках с участием отдельных елей и берез. При интерпретации полученных результатов необходимо учесть флуктуации; с этой целью была проведена следующая простая операция. Для каждого вида вычислялась разница значений проективного покрытия двух следующих друг за другом лет отдельно на контрольных и окопанных участках. Таким образом, получилось два ряда значений, затем была вычислена алгебраическая разница между ними. К примеру, если за год на контрольном участке покрытие вида увеличилось на 5%, а на окопанном — на 10%, то прирост покрытия за счет окопки составил +5%. Другой пример: если в контроле покрытие уменьшилось на 5%, а в опыте, напротив, увеличилось на 5%, то можно считать, что окопка привела к увеличению покрытия на 10%. Данные этих расчетов положены в основу построения кривых (рис.4.13). В результате оказалось, что суммарное проективное покрытие определенно увеличивается в следующем за окопкой году. Увеличение наблюдалось в первый год в 80% случаев, во второй год наблюдений эта цифра снизилась до 50%, а в третьем — до 37%. В реакции видов напочвенного покрова выявлена определенная закономерность: разные виды, а точнее представляющие различные жизненные формы, по-разному отзывались на корневую изоляцию. Заметно увеличилось обилие травянистых растений — ландыша (*Convallaria majalis*) и луговика (*Lerchenfeldia flexuosa*); несколько меньше — орляка (*Pteridium aquilinum*) и вейника (*Calamagrostis arundinacea*). Кустарнички, черника и брусника оказались консервативными; их покрытие на опытных участках менялось мало и неопределенно. Отмеченное различие можно объяснить тем, что процессы жизнедеятельности у травянистых растений протекают более интенсивно, поскольку каждый год им надо формировать заново надземную часть.

В лесах с травяно-кустарничковым ярусом, в экотопах, где отсутствует подпитка водой грунтовых вод корнеобитаемого слоя, растения травяно-кустарничкового яруса перехватывают часть дождевой воды и ограничи-

вают потребление влаги деревьями. Об этом свидетельствуют результаты опыта Уайльда (1969) с удалением в течение 30 лет трав и кустарничков в насаждении *Pinus resinosa*. Вес стволов сосны на опытном участке составил за этот период 166 т/га, тогда как в контроле только 69 т/га. Вода, транспирируемая травами и кустарничками (во всяком случае часть ее) в отсутствие травяно-кустарничкового яруса потребляется деревьями, чем и объясняется разница между опытом и контролем.

Полный цикл адаптационных взаимодействий наблюдается нечасто. Такие взаимодействия могут проявляться только во взаимоотношениях подчиненных видов с очень сильными эдификаторами, например с елью, пихтой, буком, крупнотравьем с широкими листьями и т.п., трансформирующими широкий комплекс экологических факторов.

В таежной зоне наиболее очевидной приспособительной реакцией является отношение *Oxalis acetosella*, а также, но в меньшей степени, *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* на воздействие ели. Кислица — подстилочный вид, и образованная елью мощная подстилка необходима и благоприятна для развития кислицы. При умеренной сомкнутости ели под ее пологом создаются комфортные условия для кислицы — тенелюба и гигрофита. Под крайне разреженным древостоем или на вырубке, даже в отсутствие видов, подавляющих развитие кислицы, она расти не может и гибнет. Вместе с тем и при очень высокой сомкнутости древостоя (0,9-1,0), характерной, в частности, для еловых молодняков, в лучшем случае сохраняются лишь отдельные особи кислицы. Ограничивает ее развитие дефицит влаги — сомкнутый полог древостоя задерживает большую часть осадков. Эта зависимость находит выражение в одновершинной кривой изменения проективного покрытия кислицы с увеличением сомкнутости полога ели. Восходящая ветвь кривой отражает благоприятствование, верхняя — условия комфорта, нисходящая ветвь соответствует изживанию.

Аналогична реакция на изменение сомкнутости ели — по полному адаптивному циклу — и лесных зеленых мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium cnsta-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum* и т. п.). Благоприятствование вызывается смягченным температурным режимом, повышенной влажностью воздуха, минеральным питанием, поступающим в смывных водах на поверхность мхов. Изживание определяется сокращением поступления осадков под полог ели (вплоть до его прекращения) и большим количеством опада хвои, отрицательно влияющим на рост мхов. Положительную роль могут играть и дополнительные факторы, создаваемые елью. Так, иногда в заболоченных ельниках с высоким уровнем грунтовых вод чередуются пятна сфагнов (*Sphagnum girgensohnii*, *Sph.subbtcolor*) и лесных зеленых мхов. Оказывается, зеленые мхи приурочены к участкам с густой сетью скелетных корней ели, на которой зависает опад и образуется дренированная подстилка без избытка влаги. Сфагны же развиваются там, где сеть корней не столь густа, верхний горизонт почвы (подстилка) не "оторван" от нижележащих слоев и содержит влагу в избытке.

В случаях с кислицей и зелеными мхами происходит воздействие комплекса факторов. Влияние древостоя сосны на овсяницу овечью (*Festuca ovina*) определяется главным образом регулированием сосной потока тепла и ФАР. Ю.И.Самойлов (1990) обнаружил в лишайниковых сосняках на сухих песках тесную зависимость состояния особей овсяницы от сквозистости древостоя сосны, измеренной в направлениях по ходу солнца. Линия регрессии средней проекции особи овсяницы по сквозисто-

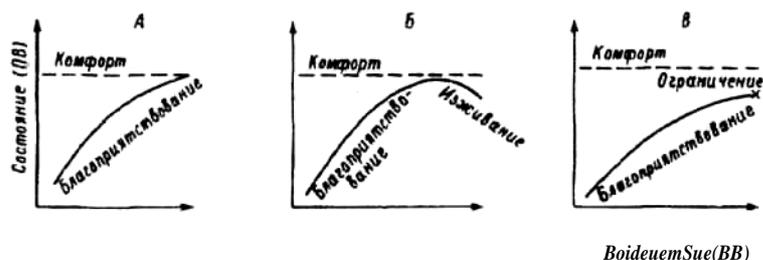


Рис. 4.14. Варианты неполного цикла приспособительного (адаптационного) взаимодействия:

A — благоприятствование-комфорт; *B* — благоприятствование-комфорт-частичное изживание; *V* — благоприятствование-ограничение.

сти оказалась соответствующей полному адаптивному циклу, приведенному ранее (рис.4.12). По-видимому, чаще можно обнаружить *неполный цикл* приспособительного взаимодействия (рис.4.14). Неполный цикл по типу "благоприятствование—комфорт" или "благоприятствование — комфорт — частичное изживание" возникает в тех случаях, когда в силу биологических особенностей воздействующего вида трансформация им среды не столь велика, чтобы приводить к изживанию подчиненного вида. Относительно светолюбивые древесные породы (сосна, береза, осина) не могут образовать полог такой же плотности, как теневыносливые. Поэтому предельно возможные воздействия их для некоторых видов являются условиями комфорта.

На бедных сухих песчаных почвах с увеличением сомкнутости полога сосны увеличивается прирост зеленых мхов и толщина мохового ковра. Максимальных значений они достигают при наибольшей сомкнутости сосны, наблюдаемой в этих условиях (адаптивное взаимодействие по варианту "благоприятствование — комфорт"). Это легко объясняется тем, что улучшаются и достигают оптимума для мхов ситуационные и трофические условия: влажность воздуха становится стабильно более высокой, колебания температуры уменьшаются, максимальные температуры понижаются, моховой ковер пересыхает реже и на меньший срок, количество питательных веществ, поступающих со смывными с крон водами, увеличивается. Такова же в этих условиях экотопа реакция и кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *Cl.rangifennau* др.). опыты с пересадкой лишайниковых куртинок под полог сосны показали, что их прирост и мощность увеличиваются с увеличением сомкнутости сосны (см. гл.3). Перехват света пологом сосны не служит помехой для их роста, а большая влажность воздуха и меньшее пересыхание обеспечивают их благополучие. Притенение вереском (*Calluna vulgaris*) также благоприятно для зеленых мхов. Например, на вырубке под плотными куртинами вереска сохраняются или создаются анклавы зеленых мхов, тогда как вне куртин ковер зеленых мхов разрушается. Однако в силу светолюбия вереска плотность его полога не может достигнуть значений, соответствующих комфортным условиям для зеленых мхов, и цикл адаптивного взаимодействия у них еще более укорочен. М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков (1989) показали адаптивные взаимодействия у ряда трав и кустарничков ("сфагнофилов" и "бриофилов") со сфагновыми и бриевыми (зелеными) мхами. В этом случае адаптивные взаимодействия находятся в пределах "благоприятствование — комфорт" и не переходят в изживание. Плотный живой ковер, образованный сфагнами и зелеными мхами, и мертвая органика в

виде торфа или медленно разлагающегося верхнего органического слоя на минеральных почвах представляют собой наиболее благоприятный субстрат для многих видов. Практически все сфагнофилы — вегетативно подвижные растения, развивающие корневища и ксилоризомы в поверхностном слое сфагнового ковра или в его толще. По мере роста сфагнов в высоту они образуют на скелетных осях все новые и новые ярусы горизонтальных придаточных корней. Таким образом, эти растения обладают морфологическими приспособлениями к существованию в нарастающем сфагновом ковре. Среди них преобладают облигатные сфагнофилы, например *Drosera rotundifolia*, *D. anglica*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpa*, *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polypholia*, имеются и факультативные сфагнофилы (*Salix lapponica*, *S. rosmarinifolia*, *Myrica tomentosica*, *Tmchophorum alpinum* и др.). Моховой ковер с оторфованным органическим горизонтом служит наилучшим субстратом для развития облигатных бриофилов тайги (*Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, *Equisetum scirpoides*, *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarptum dryopteris*, *Goodiera repens*, *Vaccinium myrtilus*, *Ramischia secunda*, *Limnaea borealis*). Характерно, что факультативными бриофилами являются такие виды, как *Maianthemum bifolium*, *M. dilaiatum*, *Tnentalts europaea*, *T. arctica*, в отсутствие мхов развивающиеся на лесной подстилке. Общность требования органического субстрата демонстрируют и виды с широкой экологической амплитудой по отношению к воде, например *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*. Они одинаково хорошо развиваются и на сфагновых, и на зеленомошных коврах, но обязательно с явно выраженным слоем мертвой органики. Неполный адаптивный цикл взаимодействия бриофилов объясняется тем, что условия, создаваемые самыми мощными зеленомошными коврами не выходят за пределы благополучия (комфорта) подчиненных видов. Видам же сфагновых болот вертикальная вегетативная подвижность позволяет постоянно оказываться в зоне комфорта.

Благоприятствование — ограничение, видимо, наблюдается во взаимоотношениях подроста ели со взрослым ее ярусом (рис.4.14, В). Под разреженным пологом ели создаются благоприятные условия для возобновления и молодого подроста ели. Обилие разлагающейся органики, особенно в виде упавших стволов и ветвей, — источник питательных веществ; под прикрытием полога подрост избегает опасных для него солнечных ожогов и подмерзания. При увеличении сомкнутости верхнего яруса возникает дефицит светового довольствия, но подрост ели отвечает на это ограничение текущей адаптацией. У него меняются морфогенез и ряд физиологических процессов. Формируется редкая и развернутая в горизонтальной плоскости крона. Уменьшается число хвоинок на единицу длины ветви. Фотосинтетическая поверхность у подростка составляет 2,5-3% от нормальной (Злобин, 1968, 1978), но благодаря перестройке пигментной системы она обеспечивает жизнедеятельность растений.

Своеобразную адаптацию к изменению кустистыми лишайниками условий развития овсяницы овечьей обнаружил Ю. И. Самойлов (1980). На сосновой вырубке и в редицах лишайниковый покров часто представлен в виде плотных латок лишайника, между которыми имеются трещины шириной несколько сантиметров, особенно хорошо заметные в сухую погоду, когда латки лишайников сжимаются. В этих трещинах накапливается интенсивно разлагающийся опад. Влажность воздуха в них, влажность органики несколько выше, чем на крупных оголенных от растительного покрова участках. Сюда же преимущественно сносятся и зерновки овсяницы. Условия для развития овсяницы здесь наиболее благоприятны.

При смыкании латок лишайников под его покровом, по-видимому, возникают неблагоприятные условия для развития почек возобновления (механизм этого влияния неясен). В норме овсяница — плотнокустовой злак. Под покровом лишайника вдоль трещин развиваются корневища, и на них возникают парциальные кусты овсяницы. Благодаря переходу к иной жизненной форме — дерновинно-корневищной, овсяница уходит из-под лишайника и благополучно существует. Обнаружена и обратная связь между *Festuca ovina* и *Cladonia arbuscula*. Для этого лишайника создаются благоприятные микроклиматические условия около дерновины овсяницы. Лишайники растут только во влажном состоянии, поэтому защита от высыхания, в частности за счет притенения, приводит к увеличению периода роста лишайников. В результате рядом с дерниной овсяницы проективное покрытие лишайников в 1,5-2 раза больше, чем вне зоны ее влияния. Латки кладонии под прикрытием овсяницы плотнее и состоят из прямостоячих сильно разветвленных подециев в отличие от рыхлых, невысоких дернинок, образованных перепутанными подециями на открытых местах.

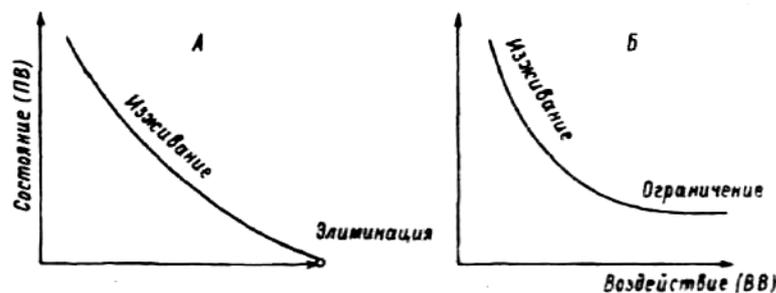


Рис. 4.15. Взаимодействие, выражающееся в изживании подчиненного вида:

А — изживание-элиминация; Б — изживание-ограничение.

Изживание, завершающееся элиминацией (рис.4.15, А), видимо, основная форма взаимодействия при сменах растительных сообществ, поскольку приводит к изменению флористического состава сообществ, а не только соотношения обилия видов. Воздействие может иметь экологический и аллелопатический характер. О последнем было подробно рассказано ранее. Конкретные способы экологического воздействия путем трансформации среды могут быть разными. Однако воздействие обязательно должно быть столь большим, чтобы значение хотя бы по одного экологического фактора выходило за пределы толерантности подчиненного вида. Причинами элиминации могут быть недостаток света или влаги (или того и другого), обильный опад, избыток некоторых минеральных веществ и т.п., а также более сложные воздействия.

В лесостепной дубраве обнаружена по типу изживание-элиминация зависимость числа особей эфемероидов, в частности *Scilla sibirica*, от плотности покрова осоки волосистой. Такими же антагонистами эфемероидов оказались на опушках, полянах, осветленных участках леса некоторые злаки: *Poa angustifolia*, *Festuca sulcata*, *Koelerza delavignei*. Осока волосистая, так же как и злаки, является сильным задернителем почвы. Густое переплетение ее корневищ находится в том же слое (и несколько выше), где и подземные органы эфемероидов, по-видимому, здесь затруднена аэрация почвы, к которой чувствительны эфемероиды. Кроме того,

отрицательную для эфемероидов роль играет и перехват влаги осокой и злаками. Эти соображения косвенно подтверждает тот факт, что ранневесенний вид *Anemone ranunculoides*, корневища которого расположены выше корневищ осоки волосистой, ничуть не страдает от ее присутствия. В зарослях черного саксаула (*Halimodendron halodendron*) в межкрасовых пространствах (вне влияния саксаула) развивается покров из осоки вздутой (*Carex physodes*), полкраснами же саксаула она отсутствует. По данным Ю. М. Мирошниченко (1989), в полуметровом слое почвы под кронами саксаула содержание гумуса в 15 раз, а влажности в 2 раза выше, чем под осокой вздутой. Казалось бы, в подкрасновом пространстве условия для осоки по этим показателям лучше, чем между кронами. Однако черный саксаул аккумулирует в своих тканях большое количество натрия, калия, кальция, магния, ассимилируемых из нижних слоев. С опадом саксаула они попадают на почву и засоляют ее. Процентное содержание Na и K здесь в 6-7, а Ca и Mg в 3-4 раза больше, чем под осокой, а концентрация Cl^- превышает более чем в 30 раз. При поселении и разрастании черного саксаула осока вздутая деградирует и исчезает.

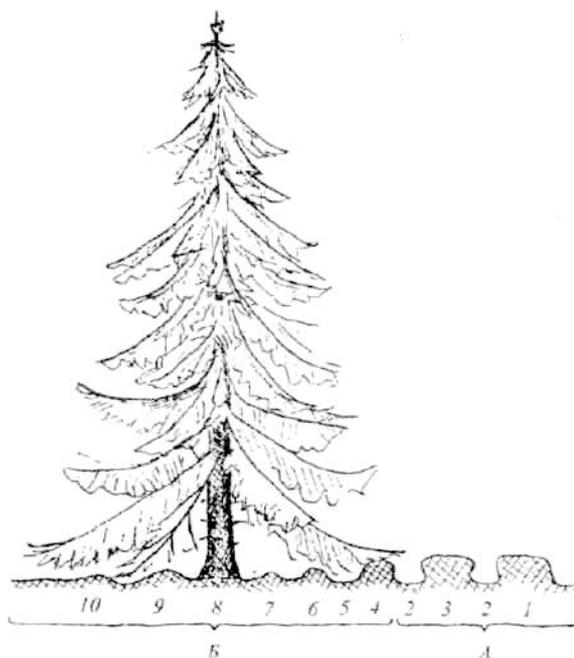


Рис. 4.16. Разрушение кочки осоки *Carex cespitosa* под влиянием ели (пойма р. Луга, Ленинградская обл.).

А—вне влияния ели: 1 — кочка (высота 30см, ширина 30см), высота *Carex cespitosa* 50см, плодоносит; 2 — сырое понижение между кочками; 3—кочка (высота 25см, ширина 30см), высота *Carex cespitosa* 50см, плодоносит.

Б — под влиянием ели (ель, высота 10 м, диаметр ствола 18см, диаметр кроны 2.3 м): 4 — кочка (высота 25 см, ширина 20см), высота *Carex cespitosa* 25 см, вегетативна; 5—понижение между кочками, отчасти на корнях ели, сыровато; 6—кочка "верхом" на корне, осока вырождается, мелкие вегетативные побеги; 7—разрушающаяся кочка, пронизана корнями ели; 8-10—несколько разрушившихся кочек, покрытых только опадом.

Иной механизм изживания осоки дернистой (*Carex cespitosa*) елью на осоковом кочковатом лугу (рис.4.16, табл.4.8). Кочки осоки дернистой представляют собой сложное растительное образование. В теле кочки, состоящей из мертвой органики, скрепленной корневыми системами и стеблями осоки, поселяется большое число видов, требовательных как к влаге, так и к содержанию в субстрате питательных веществ. В этом конкретном случае поселились растения 21 вида, среди них *Geranium sylvaticum*, *Geum urbanum*, *Rubus saxatilis*, *Cirsium heterophyllum*, *Viola palustris*, *Myosotis palustris*, *Ranunculus cassubicus* и др. По мере движения от открытого пространства к стволу ели они исчезают из кочек; сначала наиболее влаголюбивые виды, а затем и остальные. В разрушившейся кочке у ствола ели остается лишь несколько стеблей дегенерировавшей осоки. Этот пространственный ряд можно интерпретировать и как временной. Корни ели, увеличиваясь в размерах, дренируют почву под кочкой, в конечном счете кочка оказывается сидящей на корнях и изолированной от почвенной влаги. В результате осушения здесь ускоряется разложение органики, одновременно уменьшается прирост фитомассы осоки. Все это приводит к разрушению кочки. Довершают процесс отмирания осоки и сопутствующих ей видов затенение елью и перехват осадков кроной.

Таблица 4-8

Разрушение кочки осоки под влиянием ели

Виды	А			Б				
	1	2	3	4	5	6	7	8
Общее проективное покрытие.- %	100	30	95	60	40	60	15	15
<i>Carex cespitosa</i>	г	-	г	г		н	р	-
<i>Filipendula ulmana</i>	с-н	с	н	р	н	с	р	н
<i>Angelica sylvestris</i>	н	-	н	-		с-н		-
<i>Geum urbanum</i>		с	-	-	н	-	-	-
<i>Geranium sylvaticum</i>	р-н	-	р	-		с	-	-
<i>Maianthemum bifolium</i>		-	-	н-с	н	н	-	-
<i>Rubus saxatilis</i>	-	-	р-н	р	р	с-н	р	н
<i>Cirsium heterophyllum</i>	н	н		-		-		
<i>Viola palustris</i>	р-н	н	н	р	р-н	-	р	н
<i>Anemona nemorosa</i>		-	р		р-н	р-н	-	н
<i>Dryopteris spinulosa</i>		-	-	-	-	-	-	р
<i>Aegopodium podagraria</i>	-	-	р	-	-	р	-	
<i>Agrostis canina</i>	-			-		-	-	р
<i>Alopecurus pratensis</i>	р	-	-	-	-	-	-	
<i>Antkriscus sylvestris</i>	р	-	р	-	р		-	
<i>Anthinum filix-fernina</i>		-	-	-	-	-	-	р
<i>Deschampsia cespitosa</i>	р	-	-	-	-	р	р	-
<i>Galium boreale</i>	р	-	-	р	-	р	-	-
<i>Galium palustre</i>	-	-	р	-	-	-	-	-
<i>Galium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	р
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	-	-	-	-	-	-	-	р
<i>Myosotis palustris</i>	р	р	-	-	-	-	-	-
<i>Paris quadrifolia</i>	р	р	-	-	-	-	-	-
<i>Poa trivialis</i>	р	р	-	-	р	-	-	-
<i>Ranunculus auricomus</i>	р	-	р	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus cassubicus</i>	р	р	-	-	-	-	-	-
<i>Valeriana officinalis</i>	-	-	р	-	р	р	-	-
<i>Veronica chamaedrys</i>	-	р	-	-	-	-	-	-

Примечание. Оценки обилия видов по шкале: г— господствующие (свыше 66% от общего покрытия), с — согосподствующие (33-66%), н — наполнители (5-33%), р — редкие (до 5%). См. рис. 4.16.

Еще сложнее протекает процесс вытеснения кустистых лишайников зелеными мхами под пологом соснового леса, рассмотренный ранее.

Изживание не всегда имеет полный цикл, т. е. завершается элиминацией подчиненных особей, а может останавливаться на стадии ограничения (рис.4.15, Б). А. Б. Ястребов (1992) исследовал влияние древостоя на рост подроста сосны. При этом для оценки силы влияния была использована величина $F = \frac{r_1}{d_i}$, где r_1 — окружность ствола влияющего дерева, а d_i — расстояние до испытывающей влияние особи подроста. Сила влияния совокупности деревьев на особь подроста определялась как $F = \sum$. Поскольку в пределах одного древостоя с окружностью ствола дерева тесно и положительно связаны размер кроны и насыщенность корнями почвы, а расстояние отражает положение подроста под кроной, постольку в этой величине отражено и количество проникающего под полог света, и интенсивность поглощения питательного раствора. Чем больше величина F , тем меньше света и больше почвенного раствора ассимилируется взрослыми деревьями (последнее за исключением территории, непосредственно примыкающей к стволу дерева). У молодого подроста (до 13 лет) изживание слабо выражено, и во всем диапазоне исследованной силы влияния сосны подрост находится в условиях некоторого ограничения роста, но видимо, близких к оптимальным (рис.4.17). Это объясняется тем, что сосущие корни молодого подроста находятся выше корней взрослых деревьев и во взаимодействия с ними почти не вступают. Ограничение же светового довольствия не столь велико, чтобы оказывать угнетающее влияние на подрост. Возможно, действуют и компенсационные механизмы — мягкий микроклимат под пологом сосны. Взрослый подрост (старше 25 лет) осваивает почву во всем корнеобитаемом слое и вступает в конкурентные отношения с деревьями верхнего яруса, что может вызвать эффект изживания подроста. Однако это предположение требует специального исследования.

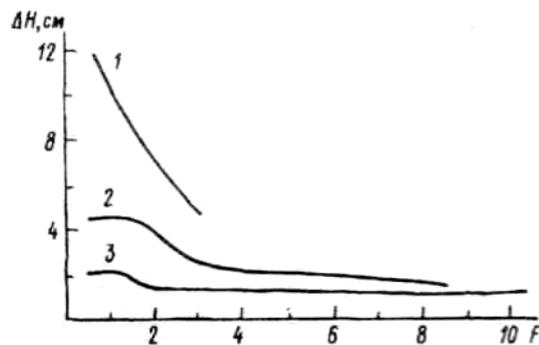


Рис. 4.17. Зависимость прироста в высоту (ΔH) предпоследнего года у подроста сосны разного возраста от силы влияния древостоя (F). 1 — подрост старше 25, 2—13-34 лет, 3—младше 13 лет.

Следует иметь в виду, что изживание, так же как и конкуренция, может завершаться элиминацией слабых особей. Поэтому чтобы отличить собственно изживание как экологическое воздействие от проявления конкуренции (ценотического взаимодействия), необходим специальный анализ.

Недопущение. В растительных сообществах судьба развивающихся зачатков растений зависит от условий, в которых они оказываются. Очень часто условия оказываются столь жесткими, что зачатки гибнут на

первых этапах своего существования. Давно замечено, что большая часть семян древесных пород, в частности ели и сосны, попадая на моховой ковер, прорастают, но зависают в нем, и не могут укорениться в подстилке. Обнаженные корешки периодически обсыхают, и большая часть проростков погибает. Даже в сфагновом ковре (*Sphagnum girgensohnii*) ельника, где пересыхание наблюдается редко, всходы ели гибнут на 2-3-й год, но по иной причине. Сфагнум растет быстрее всходов ели и прикрывает их от света, в результате они оказываются в условиях ниже критических — 2-3% от полного освещения—и гибнут. Тот факт, что моховой и лишайниковый ковры служат препятствием для возобновления, подтверждается определением плотности укоренившихся всходов на лишайниковом и моховом коврах, а также на оголенной подстилке в сосняках лишайниково-зеленомошных (Псковская область). На оголенной подстилке всходы сосны до 3-летнего возраста оказалось в 3-8 раз больше, чем на покрове из кустистых лишайников, и в 3,5-20 раз больше, чем на зеленомошном покрове. Затрудняют процесс семенного возобновления растений и надземные части трав и кустарничков, а также опад. О последнем свидетельствуют данные В. Г. Карпова (табл.4.9). По-видимому, определенную роль играет и ингибирование роста всходов растениями напочвенного покрова.

Таблица 4 - 9

Число всходов трав и кустарничков на 1 м² (по: Карпов. 1969)

Тип леса.	Год	Варианты опыта		
		1	2	3
Березняк кисличпо-черничный	1959	1	11	1170
	1960	3	9	381
	1961	0	7	304
Ельник кислично-черничный	1959	0	1	123
	1959	0	7	171
	1961	0	3	168

Примечание. 1—на площадках без нарушения растительного покрова; 2 — удалены надземные части трав и кустарничков; 3--удалена подстилка, корни деревьев обрублены. Учет проведен в сентябре.

Таким образом, не очень удачным термином "недопущение" обозначается создание растениями одних видов неблагоприятных условий для прорастания и развития зачатков растений других видов, что приводит к гибели всходов. Это явление может трактоваться и как *пространственное исключение*.

Примеры, отражающие различного типа зависимость растений друг от друга, нетрудно найти в литературе. Для оценки силы влияния действующего вида (ДВ) и состояния подчиненного (ПВ) используются разные признаки: встречаемость вида на мелких площадках, число надземных побегов на площадках, проективное покрытие и т.п. Приведем примеры кривых сопряженности видов (рис.4.18-4.21). А. А. Урановым (1968) предложено уравнение, описывающее разные типы кривых сопряженности:

$$y = y_0 e^{ax^2 + cx},$$

где y —среднее количество подчиненного вида (ПВ), y_0 — количество ПВ при отсутствии ДВ, e — основание натурального логарифма, a и c — постоянные величины для данных видов в одних и тех же условиях. По

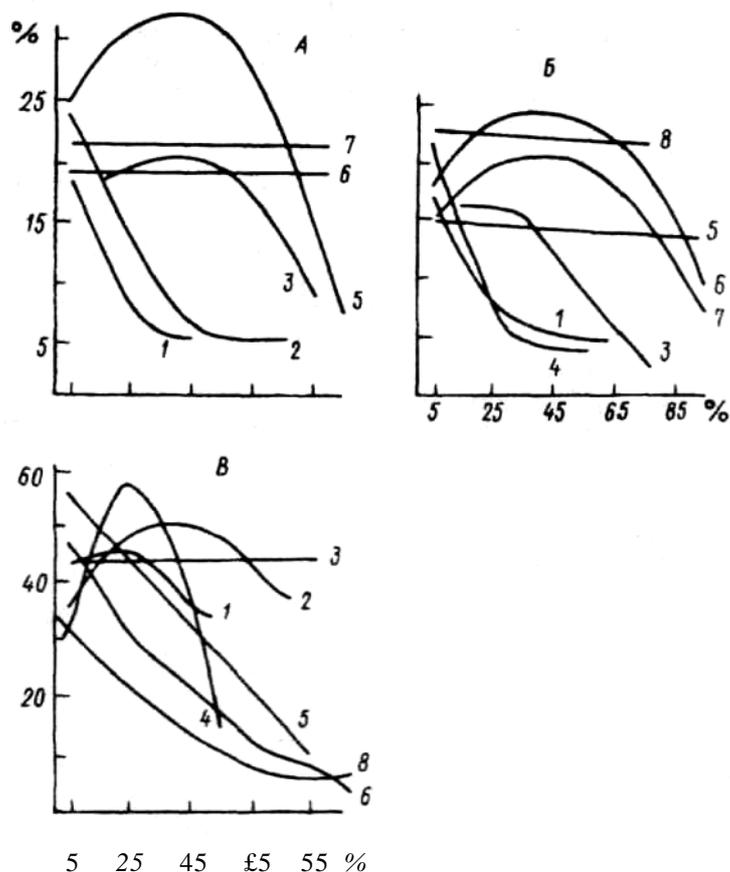


Рис. 4.18. Изменение обилия *Vaccinium myrtillus* (А), *Empetrum kermaphroditum* (Б), *Pleurozium schreberi* (В) в лесотундре при увеличении обилия: *Carex globularis* (1), *Empetrum hermaphroditum* (2), *Betula nana* (3), *Vaccinium myrtillus* (4), *Polytrichum commune* (5), *Polytrichum strictum* (6), *Pleurozium schreberi* (7), *Dicranum congestum* (8) (по: Норин, 1979).

По оси абсцисс — проективное покрытие влияющего вида; по оси ординат — проективное покрытие **вида**, испытывающего влияние.

А. А. Уранову, коэффициент "а" отражает уровень влияния отдельной особи ДВ на особь ПВ через трансформируемые экологические факторы, которые не выравняются. Коэффициент "с" отражает восприятие особью ПВ влияния трансформируемых условий, которые выравняются вследствие турбулентности, например концентрация паров, газообразных веществ и т. д.

Такая интерпретация постоянных интересна, но требует экспериментальной проверки, которой в литературе мы не обнаружили. К толкованию подобных кривых сопряженностей видов как оценивающих взаимодействие конкретной пары видов следует подходить с осторожностью. На форму кривой может влиять взаимодействие подчиненного вида не только с видом, рассматриваемым как действующий, но и с иными видами на исследуемых площадках. Взаимодействие исследуемой пары видов в чистом виде можно выявить только с использованием специальных приемов обработки данных (что часто не выполнимо) или проведения экспериментов с учетом прямодействующих экологических факторов (включая характер

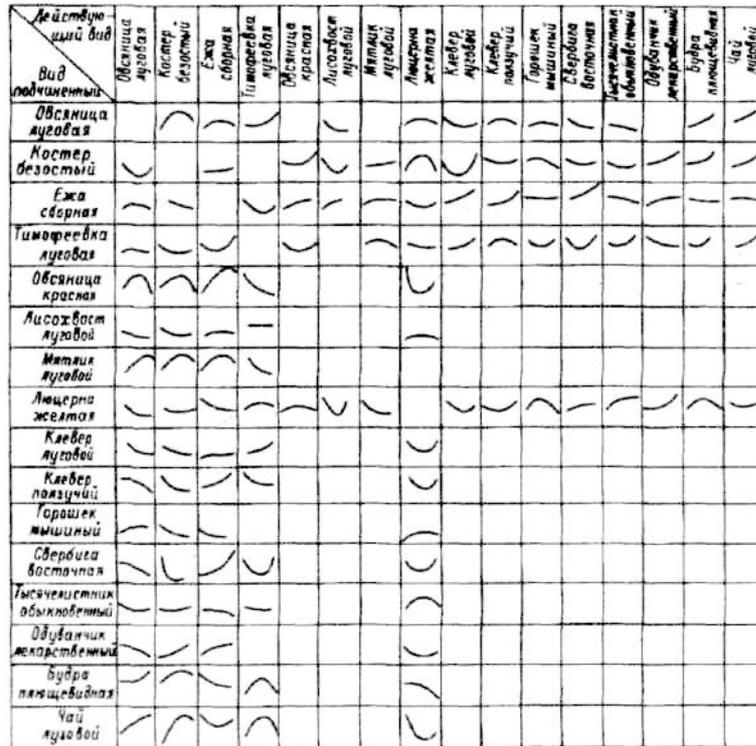


Рис. 4.19. Кривые сопряженности некоторых видов луговых растений в разнотравно-луговой и красноовсяницево-мятличной ассоциации в пойме р. Угры. (по: Уранов, Ермакова и др., 1977).

По осям ординат — встречаемость видов.

и уровень их трансформации растениями). О справедливости сказанного свидетельствует появление U-образных кривых. Трудно найти рациональное объяснение ситуации, когда одинаково благоприятными для вида оказываются минимальные и максимальные воздействия, а при среднем воздействии подчиненный вид подавлен. Скорее всего в этом "виноваты" растения других видов.

Одновременное увеличение обилия и встречаемости видов, рассматриваемых как подчиненный и действующий, может вызываться не взаимодействием этих видов, а внешними причинами, одинаково благоприятствующими обоим видам. Снять такое подозрение можно после специального экологического анализа. Не исключено, что восходящие ветви кривых (рис.4.20) отражают улучшение условий для соответствующих пар сорняков.

Иногда высказывается соображение, что при высоких значениях обилия играют роль не экологические взаимодействия, а пространственное исключение (Василевич, 1983). Если его (пространственное исключение) понимать буквально, то это означает, что при большом обилии одного вида (или видов) другому не хватает места, снижение его обилия вызывается не ограничением ресурсов среды или ситуационными воздействиями, но тем, что пространство заполнено другими растениями. Такую возможность, конечно, надо учитывать, но реальных доказательств прямого про-

Действующий вид / Реагирующий вид	Хвощ полевой	Бодяк полевой	Щавель малый	Осот полевой	Пырей ползучий	Мята полевая
Хвощ полевой		↗	∩	∩	∩	
Бодяк полевой	↗		∩		↗	
Щавель малый	∩	∩		∩	↗	
Осот полевой	∩		∩			∩
Пырей ползучий	∩	∩	↗			
Мята полевая				∩		

Рис. 4.20. Сопряженность сорняков на залежах (по: Лебедев, 1992).

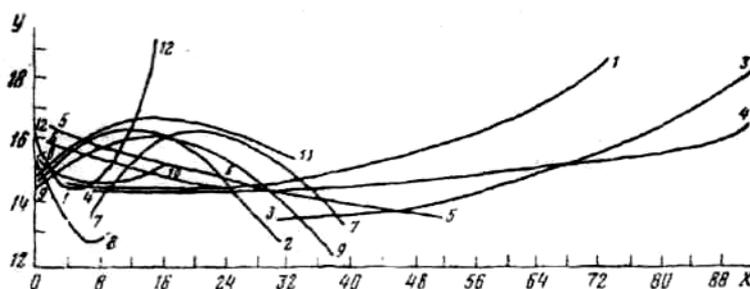


Рис. 4.21. Действие группы видов на овсяницу луговую в одном ценозе пойменного луга р. Угры (по: Уранов, Ермакова и др., 1977).

x—встречаемость (1—овсяницы красной; 2—люцерны желтой; 5—будры плосковидной; 4—вербейника монетчатого; 5—свербиги восточной; 6—тысячелистника обыкновенного; 7—ежи сборной; 8—лисохвоста лугового; 9—клевера ползучего; 10—клевера лугового; 11—горошка мышиного; 12—тимофеевки луговой; y—встречаемость овсяницы луговой).

странственного исключения не наблюдается. Необходимо иметь в виду, что с увеличением обилия увеличивается и степень воздействия на среду, а значит и уровень ее изменения. Поэтому трудно себе представить, что пространственное исключение может осуществляться в чистом виде. В любом случае для видов, расположенных в разных слоях растительного покрова и почвы, пространственное исключение как способ взаимодействия исключается. При всех оговорках кривые, приведенные здесь и им подобные, отражают реальное взаимодействие растений.

Самоограничение, самоблагоприятствование. Растения, меняя среду, не могут не влиять и сами на себя. Этот вопрос актуален прежде всего

в отношении совокупности особей, доминирующих в сообществе, играющих эдификаторную роль. В самом деле, совокупность деревьев основного яруса в большой мере определяет свойства биотопа и в той же мере оказывает влияние на жизненность каждого дерева и коллектива в целом. Это же может относиться и к отдельным особям, и небольшим группам, если они сильно влияют на среду.

Наиболее очевиден эффект *самоограничения*. Например, в буковом лесу весной и в конце лета поглощение азота растениями превышает его минерализацию (Runge, Ellenberg, 1971). Таким образом, сами растения создают дефицит в азотном питании. Сельскохозяйственная практика подтверждает, что в период интенсивного роста растений переход элементов минерального питания, прежде всего N, P, K, из недоступных в доступные отстает от потребления их растениями, что нередко приводит к существенной задержке или даже прекращению роста растений. В сущности этой причиной вызывается необходимость подкормки растений в периоды их интенсивного роста.

Высказываются предположения, что растения неблагоприятно для себя трансформируют среду, т.е. имеет место процесс самоизживания (Раменский, 1938; Марков, 1962; Шенников, 1964; Воронов, 1973; Работнов, 1983). Обычно это положение иллюстрируется на примере демутации—смене доминантов при зарастании залежей, вырубках. Механизм изменения растительности представляется в этих случаях следующим образом: поселяющиеся растения, обычно доминантные, изменяя среду неблагоприятно для себя, ухудшают тем самым условия своего существования, что дает преимущество иным растениям и приводит к самоизживанию первых. А. П. Шенников (1964) объясняет вытеснение пырея из травостоя мятликом узколистным, мятлика — дерновинными злаками (типчаком, ко-вылями, келерией) при восстановлении растительности на степной залежи. Густой травостой из пырея приводит к азотному истощению почвы, уплотнению пахотного горизонта. В результате рост пырея уменьшается, и травостой быстро изреживается (самоизживание). Одновременно разрастается другой корневищный злак — мятлик узколистный, корневища которого располагаются выше корневищ пырея и перехватывают у последнего кислород и влагу. Пырей вытесняется мятликом. В свою очередь, мятлик иссушает почву, еще более уплотняет ее, ослабляет свои позиции, изреживается (вновь самоизживание), что способствует разрастанию степных дерновинных злаков.

Этому умозрительному описанию причин смены сообществ можно противопоставить иное умозрительное, но не менее правдоподобное объяснение. Очередность заселения в большой мере определяется способностью к экспансии, к захвату территории. У пырея два способа захвата — семенной и корневищными отпрысками, особенно активен второй. Мятлик в этом отношении существенно уступает пырею. Дерновинные злаки меньше способны к экспансии. Что касается экологических воздействий, можно допустить, что среда трансформируется растениями, захватившими территорию (или внедрившимися на каком-либо этапе демутации) в благоприятную для них сторону, но вновь созданный биотоп оказывается благоприятным и для иных видов, расселение которых запаздывает. Среди последних оказываются виды, обладающие более мощным воздействием на среду и большей конкурентной силой, благодаря чему они вытесняют виды, подготовившие для них среду обитания.

В растительном покрове немало сообществ, в которых одни и те же виды (или группы видов) доминируют на протяжении многих лет. Это

явно не укладывается в концепцию самоизживания. Длительность существования таких сообществ легко объяснить *самоблагоприятствованием*, созданием и поддержанием комфортных условий. Действительно, нетрудно представить, что при естественном отборе среди видов, образующих плотные скопления растений, преимущество должны иметь виды, трансформирующие среду благоприятно для себя, иначе они будут сметены или станут существовать в виде разреженных популяций. Факт длительного доминирования вида на одном и том же участке не укладывается в концепцию самоизживания. При формировании многовидовых синузий, вероятно, идет текущий отбор видов, создающих комфорт как для себя, так и для сообитающих с ними видов. Представление о самоизживании основано на том, что растения обедняют почву, истощают ее в процессе жизнедеятельности либо выделяют вредные соединения, которые накапливаются, вызывая явление "утомления" почвы. Последнее, видимо, — редкий частный случай. Истощение почвы растениями (если органическое вещество не изымается из сообщества) вызывает большое сомнение. Не следует забывать, что наряду с потреблением идет и возврат питательных веществ с органической массой. Принимая во внимание избирательность потребления, можно считать, что продукты разложения отторгнутого органического вещества — это именно то, в чем нуждаются растения.

В течение вегетационного периода могут возникать моменты, когда в результате интенсивной жизнедеятельности некоторые ресурсы среды (влажность, отдельные элементы питания) исчерпываются растениями, что приводит к самоограничению растений. Но это обстоятельство не противоречит представлениям о самоблагоприятствовании, поскольку характер отношений следует оценивать по результатам всего вегетационного периода, не ограничиваясь отдельными внутрисезонными временными интервалами. Кроме того, при воздействии одних свойств среды, например трофических, может возникать самоограничение, а других, ситуационных, наоборот, самоблагоприятствование. В тех случаях, когда происходит увеличение плотности сообщества в связи с ростом растений, например при развитии древостоя, может увеличиваться суммарное потребление вещества и энергии, которое, казалось бы, должно приводить к дискомфорту. Но, во-первых, одновременно идет освоение пространства, во-вторых, конкуренция приводит к элиминации части растений, что обеспечивает относительную стабильность потребления. Например, начиная с определенного возраста, в древостоях прирост массы, который можно рассматривать как результат потребления, не только не возрастает, но снижается.

Комфортность возникает в результате трансформации среды в благоприятную сторону (смягчение термического режима, ослабление ветра, поддержание влажности и накопление органики). Создание комфорта может происходить и опосредованно — через другие виды. Это имеет место, например, в сосняках с моховым ковром. Полог сосны создает благоприятные условия для развития зеленых мхов. Моховой ковер, участвуя в создании органического слоя почвы и стабилизируя режим увлажнения в корнеобитаемом слое, способствует росту сосны.

Явление благоприятствования мы обнаружили разными способами в сосновых и сероольховых древостоях, моховых и лишайниковых синузиях, в популяциях кислицы. Чтобы оценить влияние коллектива растений на своих членов, надо быть уверенным, что исследуемая среда создана именно этим коллективом. Чистые сосняки на песках с атмосферным увлажне-

Таблица 4.10

Показатели жизненности деревьев в сосняках
разной плотности

Признак	Участок, $\bar{x} \pm S_2$			t_{1-2}
	1	2	3	
ΔR , мм	1.56±0.05	1.74±0.03	1.72±0.03	2.88
ΔH , см	17.4±0.7	21.7±1.3	22.5±0.9	2.89
ΔV , см ³	61.9±5.7	107.4±19.1	96.6±3.1	2.28
ΔW , г	260.8±20.3	379.3±34.3	335.4±11.5	2.97
Средний радиус, мм	21.8	24.7	23.9	
Средняя высота, м	2.8	3.8	3.6	
Бонитет по:				
ΔR	5.2	6.0	5.7	
ΔH	3.0	3.7	3.6	
Средний возраст	23.5	22.7	26.6	
Число деревьев на 1 га	100-120	10000-12000	12000-18000	

Примечание. $<0.05 = 2.10$. Годичный прирост за последние 10 лет: ΔR — по радиусу, ΔH — по высоте, ΔV — по объему ствола, ΔW — по массе.

нием были выбраны потому, что при отборе сравниваемых участков легко контролировать сходство экотопов. Совершенно бесспорно, что биотопы вне лесного насаждения, на его периферии и в центре, а также в насаждениях разной плотности следует считать разными. Поэтому мы проводили сравнение деревьев в древостоях разной плотности, а в пределах одного древостоя — в центре и на окраине, где деревья стоят редко. В качестве показателей, отражающих условия биотопа, использовались высота деревьев, окружность ствола, радиус, объем, вес, а также производные от этих параметров и возраста — соответствующие приросты и бонитет. В этой методике очень важен определенный способ отбора деревьев для измерений. Для выявления комфортности экологических условий необходимо брать для учета *господствующие* деревья, прирост которых относительно независим от ценотической обстановки и наиболее полно отражает условия экотопа и биотопа. Ими, как правило, являются наиболее крупные деревья.

На 6 участках с одновозрастным сосновым древостоем (от участка к участку возраст сосны колеблется от 20 до 34 лет) отобрано по 25 наиболее крупных деревьев из центра и с окраины. Определен средний прирост в высоту, прирост в толщину (расчетная величина — прирост окружности, представляющий собой частное от деления длины окружности на высоте 50 см от корневой шейки на возраст) и бонитет по десятибалльной шкале. Обнаружилось, что от периферии древостоя к его центру средний прирост в высоту увеличивается от 5-8 (колебания на разных участках) до 14-25 см; прирост окружности — от 2,4-6 до 6-11 см. бонитет повышается на 1,5-2 единицы. Лучшие условия для деревьев по всем признакам наблюдаются при большой плотности древостоя. В тех же условиях на 40-летней вырубке, зарастающей сосной, выбраны 3 участка, различающиеся плотностью древостоя (табл. 4.10). На участке 1 — одиночные сосны, заведомо не влияющие друг на друга и, судя по сплошному лишайниковому покрову под кронами, заметно не изменяющие среду обитания. На участке 2 сосны размещены группами, в которых плотность древостоя составляет 10-12 тыс./га. Здесь развит моховой покров, в разрежениях с участием кустистых лишайников. На участке 3 плотность для этих условий экотопа исключительно высокая, деревья не образуют чет-

ко выраженных групп. Напочвенный покров представляет собой мощный ковер из зеленых мхов. Отбирали наиболее крупные по диаметру и высоте деревья. Учитывая, что плотность древостоя сильно различается, для обеспечения одинаковой представительности на каждом участке отбирали по 10% деревьев. Для оценки состояния древостоя на разных участках использовали данные за последние 10 лет, полагая, что в первые 10-15 лет жизни древостоя эффект их воздействия на среду может еще не отражаться на ростовых процессах. Рассчитывали средние приросты по радиусу (ΔR), высоте (ΔH), объему ствола (ΔV), весу (ΔW) (табл.4.10). В последнем случае учитывали стволовую часть и ветки с хвоей. Определяли также бонитет по приросту в высоту за последние 10 лет*. По всем параметрам состояние наиболее крупных деревьев на 2-м и 3-м участках оказалось лучшим по сравнению с первым (различия достоверны). Сравнение показателей на этих участках существенной разницы не выявило. Однако обращает на себя внимание определенная тенденция—почти все средние показатели на 3-м участке ниже, чем на 2-м. Это свидетельствует о несколько худшем состоянии деревьев на участке 3, несмотря на высокую плотность древостоя. Но этот факт легко объясним и не противоречит концепции благоприствования. Видимо, на 3-м участке плотность древостоя столь высока, что при имеющемся дефиците ресурсов среды конкурентный пресс оказывает влияние на ростовые процессы даже господствующих деревьев, т. е. имеет место эффект "перезагущения".

Явление самоблагоприствования наблюдается в насаждениях серой ольхи (*Alnus incana*). В массивах сероольпаников, граничащих с лугами, можно выделить три зоны: опушечную, молодой ольшаник, старый ольшаник. Все три зоны каждого из исследованных ольшаников находятся в одном элементе рельефа, с одинаковой почвообразующей породой и уровнем грунтовых вод. Возраст ольхи в указанных зонах соответственно составляет: до 15, 15-30, 30-80 лет. Этот возрастной ряд отражает и длительность воздействия сероольпаника на среду. Естественно, имеются и различия между зонами в размере деревьев (высота 0,5-4,0м, 4,0- 8,0м, 8-17м), в сквозистости полога (40-60%, 5,0-20%, 5,0-15,0%), в проективном покрытии травяного покрова (80-95%, 50-80%, 60-100%). Содержание азота увеличивается от опушечной зоны к старому сероольшанику в 1,5 раза, повышается кислотность. Исходя из концепции самоблагоприствования, можно ожидать, что условия для ольхи улучшаются от опушки к ядру ольшаника. Это и подтверждается увеличением бонитета ольхи в указанных рядах: 3,4-4,6-5,7 (на пойменных участках) и 4,5-5,3-7,5 (на суходоле).

В отдельных латках *Pleurozium schreben* и *Cladina arbuscula* эффект благоприствования проявляется в большем годичном приросте в центре по сравнению с периферией. Уровень жизнедеятельности и мхов, и лишайников прямо зависит от их влажности и, естественно, от влажности воздуха, поскольку они весьма гигроскопичны. Вместе с тем влажность воздуха в центральной части ковра мхов и лишайников поддерживается на более

*Использованы бонитировочные шкалы В.С.Ипатова и Г.Г.Герасименко (1995). Они имеют следующие особенности. Жизненность деревьев в разных экотопах укладывается в основном в десятибалльную шкалу. Нумерация бонитетов от худшего к лучшему—от 1 до 10. Шкала равномерная, обладает аддитивностью. Может применяться для вычисления бонитета отдельных деревьев, среднего бонитета групп деревьев. Предусматривается определение как общего бонитета (за весь период жизни), так и текущего за любой отрезок времени. Бонитет может определяться как по высоте, радиусу и площади сечения ствола, так и по их приростам.

высоком уровне, чем на периферии, граничащей со свободной от растений поверхностью.

О самоблагоприятствовании свидетельствуют данные, полученные Л.Я. Смоляницким (1977) при изучении формирования ковра сфагновых мхов. При ухудшении внешнего водоснабжения сфагнум формирует более плотный ковер за счет образования многочисленных боковых веточек. В плотном ковре уменьшается обсыхание и поддерживается более высокая влажность, чем в разреженном, что необходимо для нормального функционирования сфагнума. Таким образом, растения восстанавливают благоприятный для себя режим увлажнения. Автор отмечает малую дифференциацию растений сфагнового ковра по высоте — головки мха образуют ровную поверхность. Это объясняется тем, что любой индивидум, обогнавший в росте соседей, быстрее бы оказался обезвоженным.

Опад растений может изменять кислотность почвенного раствора. При этом уровень кислотности, максимально измененной растениями определенного вида, оптимален для произрастания этого вида. Такое соотношение обнаружено нами для *Oxalis acetosella* в ельнике кисличном. С увеличением проективного покрытия кислицы до 20-30% (практически без примеси иных видов) кислотность подстилки возросла в среднем от pH=4,0 до pH=4,7-5,0 и оставалась на том же уровне при дальнейшем увеличении проективного покрытия. Максимального обилия кислица достигала также при кислотности 4,7-5,0.

Убеждаясь, что самоблагоприятствование имеет место в растительных сообществах, нельзя считать его абсолютным, т. е. не следует думать, что доминирующие виды всегда создают для себя комфортные условия. Прежде всего необходима достаточно сильная трансформация среды доминантами, чтобы изменения ее проявились на общем фоне воздействия совокупности всех видов сообщества. Кроме того, самоблагоприятствование может проявляться при длительном воздействии как кумулятивный эффект. В тех случаях, когда необходимые для растений условия существования связаны с периодическим обновлением среды (например, при смывании органического вещества паводковыми водами, движением грунта и т.п.), при исключении этого фактора возможно и отрицательное воздействие, самоизживание. По данным А. И. Гладышева (1985), это наблюдается в тугайных сообществах, где в условиях заповедного режима накапливается большое количество органической массы, что отрицательно сказывается на развитии растений.

Мы рассмотрели отдельно каждый тип взаимодействия по их последствиям для растений. Реально в сообществе все они осуществляются одновременно, поскольку взаимодействия складываются неодинаково между разными видами. У одних видов они могут быть приспособительными, у других — квалифицироваться как ограничение, у третьих ~ изживание и т.п. Кроме того, при взаимодействии одних и тех же субъектов типы воздействия в одно и то же время могут быть разными. Например, в коллективе растений одной жизненной формы (одного яруса) самоблагоприятствование, вызванное ситуационным воздействием, может сопровождаться в отдельные периоды самоограничением в результате истощения одного или нескольких ресурсов среды вследствие интенсивного потребления. А особи этого коллектива в то же время конкурентно взаимодействуют друг с другом. Во времени типы взаимодействия могут сменять друг друга. Например, береза — "нянька" ели. Для молодого подростка ели береза создает комфортные условия: уменьшая тепловой поток и смягчая температурный режим, предохраняет от солнечных ожогов

и заморозков. Одновременно сомкнутый полог березы заметно ограничивает световое довольствие ели. После освоения елью тех же почвенных слоев, где находятся корни березы, ель и береза вступают в конкурентные отношения. Вместе с тем береза, являясь почвоулучшающей породой (подстилка, содержащая ее опад, интенсивно разлагается и образует мягкий муль), благоприятствует почвенному питанию ели.

Таким образом, в совокупности все взаимоотношения в растительном покрове образуют сложную систему.

Фитоценоотипы

Анализ взаимоотношений в сообществе позволяет полнее понять роль *фитоценоотипов* в сообществе.

Эдификаторы, наиболее мощно трансформируя среду, вызывают реакцию на свое воздействие по типу благоприятствования, изживания, недопущения. Сами же они относительно независимы, точнее слабозависимы от воздействия иных видов. Естественно, что и самоблагоприятствование выражено наиболее заметно у эдификаторов. Напомним, что роль эдификатора может выполнять совокупность растений разных видов. В этом случае каждый из видов выступает как *созидификатор*. *Ассектаторы* хотя и участвуют в трансформации среды, но их индивидуальный вклад невелик на общем фоне изменения среды всем сообществом, поэтому и влияние на другие виды невелико, слабо выявляется или даже его невозможно обнаружить. Реакция на присутствие ассектаторов, да и то лишь на их совокупность, может проявиться в виде ограничения. *Ассектаторы-эдификаторы*, находясь под влиянием эдификаторов (поэтому они и ассектаторы), выполняют ту же роль, что и эдификаторы, но в меньших масштабах.

Эдификаторная роль вида может проявиться только в конкретном сообществе, главным образом в условиях, близких к его эколого-фитоценоотическому оптимуму, и в отсутствие более мощных эдификаторов. В иных условиях тот же вид может оказаться в роли ассектатора-эдификатора или ассектатора.

При классификации видов по их потенциальной возможности выполнять определенную роль в сообществе можно воспользоваться этими же категориями: эдификатор, ассектатор-эдификатор, ассектатор. К эдификаторам тогда следует отнести виды, способные занять соответствующие позиции, но встречающиеся в конкретных сообществах в роли и ассектаторов-эдификаторов, и ассектаторов. Естественно, что эдификаторная мощь у видов разная, возможно их ранжирование. Ассектаторами-эдификаторами будут виды, способные проявить себя таковыми. Они могут быть ассектаторами, но не встречаться как эдификаторы. Собственно ассектаторы — виды, встречающиеся только в этом качестве. Л. Г. Раменский предложил выделять три основных ценоотипа растений и образно их охарактеризовал в работе "Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель (1938). "Виды типа "V" (виоленты, силовики) можно образно уподобить льву: энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды (высокая в данных условиях усвояющая способность корней, богатое сильно затеняющее олистие и т.д.). Таковы многие основные растения — "компоненты покрова, "эдификаторы", в особенности в благоприятных, мезофильных местообитаниях. Растения типа "P" (пациенты, выносливцы) уподобляются верблюду: в борьбе за существование они

берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям, постоянным и 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). Пациенты достигают господства в условиях крайних и для них же часто менее благоприятных, притом иногда чрезвычайно различных. Яркими примерами могут быть: сосна, как известно, населяющая пески, торфяники и меловые склоны; тростник, господствующий в водоемах солончаковых и самых пресных, с чрезвычайно мало минерализованной водой (моренные озера севера), у сильно волноприбойных берегов, на участках степного характера (с близкими грунтовыми водами), в условиях позднего и долгого затопления (плавни) и т.д. Тростник — прямо специалист по разнообразным трудным условиям, настоящий земноводный верблюд. Конечно, сосна меловая и болотная, тростник солончаков и моренных озер севера и т.д. представляют разные популяции мелких форм — экотипы. Растения тина "Е" (эксплеренты, выполняющие), фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощност, 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 (овражные выносы, поздно обнажающиеся берега, отмели и т.д.). К эксплерентам относятся, с одной стороны, "ингредиенты" — возобновляющиеся семенами и спорами одно-, двулетники, с другой — многие вегетативно подвижные многолетники, стелющиеся, с ползучими корневищами, корнеотпрысковые (*Heleocharis*, *Polygonum amphibium*, *Nasturtium brachycarpum* и др.). Высокое обилие заведомых эксплерентов сигнализирует о нарушении или пионерном характере травостоя, о пониженной конкуренции. Приведенные основные ценобиологические типы являются, конечно, результатом некоторой схематизации: в действительности большинство растений имеют характеристику переходную или смешанную, совмещающую черты двух типов; притом растения неодинаково ведут себя в различных местообитаниях. В большинстве растительных группировок имеются виды, приближающиеся по своим свойствам к трем намеченным типам: силовиков, выносливцев и выполняющих; их соотношение отражает условия среды и внутренний ценобиотический строй группировки".

Нетрудно увидеть, что виоленты не что иное, как эдификаторы. Пациенты — это есть ассектаторы, но не все, а способные в определенных условиях (в отсутствие виолентов) быть эдификаторами. Часто эти условия, находясь в пределах толерантности пациента, оказываются неподходящими для иных виолентов. Об этом свидетельствуют и примеры, приведенные Л. Г. Раменским. Сосна на торфяниках и на меловых склонах обычно крайне разрежена, не образует большого количества опада и является ассектатором (пациентом). Но она же на песках при максимальной в этих условиях сомкнутости определяет набор видов под своим пологом, утверждая себя эдификатором (виолентом). Ассектаторами же являются и эксплеренты, но также не все, а имеющую низкую конкурентную мощност по Л. Г. Раменскому (т.е. не способные быть эдификаторами). Необходимо отметить, что способность захватывать освобождающуюся территорию имеют и некоторые виоленты (эдификаторы). Например, береза и осина очень быстро заселяют вырубку, образуя сплошные заросли: первая благодаря обильному семенению, а вторая — массе корневых отпрысков,

образующихся после срубания отдельных даже немногочисленных деревьев. В последнее время используется понятие "*стратегия жизни растений*". Д. Грайм (Grime, 1974, 1979) выделил практически те же группы, что и Л. Г. Раменский (но не сослался на него) и обозначил их "поведение" как К-, L- и R-стратегию соответственно. Грайм описывает и переходные между ними стратегии.

ГЛАВА 5 МЕХАНИЗМЫ ИНТЕГРАЦИИ В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

В предыдущих главах изложены все основные причины, позволяющие объяснить, каким образом формируется растительное сообщество. Растительное сообщество как совокупность особей разных видов различных жизненных форм представляет собой единое целое, состояние которого в любой момент обусловлено причинно-следственными связями компонентов сообщества друг с другом и со средой. Однако это состояние не жестко детерминировано, а в определенной мере имеет случайный характер. Это, в частности, проявляется в том, что на двух или больше одинаковых по экотопам участках, с одинаковыми историей и временем формирования сообщества, с одинаковым окружением не бывает тождественных состояний, т. е. совпадения.

Осуществление любого события, например появление в определенной точке зачатка, его прорастание, укоренение, имеет вероятностный характер. При этом в разных точках и в разные моменты эта вероятность неодинакова. Реализация события зависит от многих факторов, как благоприятствующих ему, так и препятствующих. Факторы могут быть и постоянными и преходящими — иметь случайный характер. Соотношение положительных и отрицательных факторов (причин) и определяет вероятность события. Сколь далеко находится источник обсеменения, был ли ветер и какой силы он достигал в момент отрыва семени от растения, попало семя на лежащий лист или в микрозападину и т.п. — все это может рассматриваться как игра случая, определяющая дальнейшую судьбу растения.

Роль случайности уменьшается при переходе от единичных событий к массовым, от микроучастка к большой территории, от особи к группе особей. Например, на заброшенной стогоvine (месте, где несколько лет складывалось сено и остатки его обогащали почву) на сыроватом лугу появление развитой особи купыря лесного (*Anthriscus sylvestris*) в конкретной точке весьма неопределенно, а поселение особи этого вида в пределах всей стогоvины в высокой степени вероятно. Благоприятствующие причины могут иметь столь большой вес, что событие становится неотвратимым. Вырубка после удаления смешанного древостоя из ели и осины неизбежно покроется порослью осины, обильно производящей корневые отпрыски. Однако в распределении отдельных отпрысков по территории велика роль случая.

Причинно-следственные связи в растительном сообществе несомненно имеют вероятностный характер. Но степень детерминированности зависит от того, на каком уровне она реализуется. Зависимость пестроты растительности от условий определяется масштабами элементов мозаики. На крупных площадях она выше, чем на мелких (Василевич, 1983). При использовании массового материала детерминированность проявляется полнее. Кстати, с этим связана большая надежность средних оценок по сравнению с единичными наблюдениями.

Таким образом, несмотря на стохастическую природу растительного покрова, можно вполне надежно выявлять механизмы интеграции растений в сообщество не только в обобщенном виде, но и в конкретных случаях. Впрочем, следует помнить, что попытки объяснить состояние той или иной особи (или ту или иную частность) мало перспективны. В целом такая оценка включает в себя элемент неопределенности, за исключением

отдельных тривиальных случаев, которые именно в силу своей тривиальности неинтересны.

Что же приводит к объединению растений в сообщества? В основе способности растений осваивать территорию лежат экологические свойства растений. Появление на определенном участке зачатков любого вида флоры того района, где находится этот участок, — вопрос времени. Рано или поздно семена, споры, вегетативные зачатки тем или иным способом попадут на него. Но скорость поступления зачатков и их обилие зависят от возможностей видов, а они неодинаковы и определяются биологическими особенностями растений и близостью источников обсеменения к оккупируемой территории. В итоге флористический состав сообщества на начальных этапах его формирования (особенно если территория лишена растительности или сильно нарушена) во многом зависит от того, какой вид окажется первым на данной территории, кто кого опередит.

Амплитуды толерантности видов хотя и широки, но имеют определенные пределы. Очевидно, что на одном участке, в пределах одного экотопа могут произрастать не все виды, зачатки которых сюда попадают, а лишь те, у кого экологические амплитуды соответствуют данному экотопу. При этом экологические амплитуды по всем экологическим факторам не обязательно должны пересекаться. Дело в том, что даже если в пределах участка экотоп по горизонтали однороден, по вертикали он дифференцирован. Так, слои грунта различаются по экологическим свойствам, корневые системы растений разных видов, развиваясь в разных горизонтах, находятся в неодинаковых условиях. Например, чий (*Achnatherum splendens*) с корневой системой, простирающейся на глубину 3 м и более, извлекает воду с больших глубин, а соседствующие с ним лебеда серая (*Atriplex cana*), халимионе бородавчатая (*Halimione verrucifera*) и др., корневые системы которых находятся в верхних слоях, вынуждены мириться с дефицитом влаги. Их экологические амплитуды по отношению к воде не пересекаются.

Таким образом, экотоп, предоставляя возможность развиваться не всем видам, производит *экологический отбор*, ограничивает набор видов, способных развиваться в данных условиях.

Экологические взаимодействия между появившимися растениями также приводят к отбору видов. Трансформированная растениями среда, т. е. создаваемый ими биотоп, оказывается пригодным не для всех растений, "отбираемых" экотопом. Идет *биотопический отбор* видов. Механизмы этого отбора заключаются в благоприятствовании одним, изживании других, наконец, в самоблагоприятствовании. Особенно велика в биотопическом отборе роль эдификаторов и ассектаторов-эдификаторов, которые вносят решающий вклад в преобразование среды. Они в основном определяют и строение сообщества: ярусность (будучи основными составляющими ярусов, отбирающими подчиненные виды), горизонтальную мозаику, если они неравномерно распределены по территории. Отбор эдификаторов производится преимущественно экотопом, поскольку они в меньшей степени зависят от ассектаторов.

На видовой состав влияют и ценотические отношения, так как они приводят к элиминации видов, не выдерживающих конкуренции. Механизмы, регулирующие видовой состав сообщества, определяют и обилие видов, и жизненное состояние. Если экотоп и биотоп находятся у границы толерантности вида, то, как правило, размеры растений этого вида будут невелики по сравнению с теми, которых они могут достигать в оптимальных условиях. Этот вид не достигнет высокого обилия потому, что его пози-

ции во взаимоотношениях с другими видами ослаблены. Конкурентные отношения между растениями одного вида поддерживают определенное, для данных условий оптимальное обилие популяции. Конкуренция между особями разных видов, приводя к большей элиминации особей конкурентно слабого вида, определяет соотношение численности, обилия этих видов.

В формировании растительного сообщества участвуют животные. Способы влияния животных на видовой состав и соотношение обилия видов могут быть разными: распространение зачатков растений, рыхление или уплотнение почвы, поедание растений, выборочное или сплошное вытаптывание. Влияние животных на растительное сообщество может быть столь велико, что формирование и существование некоторых типов сообществ возможно только при постоянном воздействии животных. Так, типичные степные сообщества с господством дерновинных злаков, прежде всего ковылей, могут сохраняться только при умеренном выпасе травоядных парнокопытных. Знаменитые североамериканские прерии поддерживались бизонами, антилопами, лосями, виргинскими оленями и др. животными. В первую очередь животные поедают бобовые, разнотравье, которые и более чувствительны к вытаптыванию. Влияет на видовой состав и обилие экскрементов. Возможно, отсутствием выпаса и объясняется тот факт, что даже в течение более трех десятков лет растительность типичных прерий не восстанавливается на залежах.

В процесс формирования растительных сообществ вмешивается человек. Антропогенное воздействие может быть случайным или целенаправленным. Случайные воздействия не связаны с использованием растительного покрова в определенных целях. Это могут быть пожары, вызванные неосторожным обращением с огнем (огонь иногда сознательно используется для удаления растительных остатков), загрязнение почвы разливами нефти, изменение гидрологической системы (например, при строительстве дорог дорожной насыпью нередко перекрываются водотоки, что приводит к заболачиванию), отвалы горных пород и пр. Роль человека в этих случаях заключается в изменении или создании экотопа. Механизмы же интеграции растений имеют естественный характер. С деятельностью человека связано расширение ареалов растений, особенно сорных. Этот процесс можно рассматривать как обогащение флоры, само же внедрение новых видов в сообщество идет по естественным законам, а место, которое новый вид занимает в сообществе, зависит от специфики вида, его экологических и ценологических возможностей.

Целенаправленное использование растительного покрова заключается в изъятии фитомассы, фитомелиорации (создание лесных полос между полями, посевы трав и посадки лесных культур для защиты почвы от эрозии и т.п.), создании в городах парков, бульваров, газонов для очищения воздушного бассейна, в рекреационных и эстетических целях. Степень включения человека в естественные процессы зависит от глубины вмешательства и его периодичности. Но отменить естественные законы человеку не удастся. Создавая агроценозы (посевы полевых культур, огороды, ягодники, сады и т.п.), человек определяет видовой, точнее популяционный состав доминантов, меняет, а нередко практически создает экотоп и поддерживает его в определенном состоянии с помощью избранной технологии. Вместе с тем результат зависит от адекватности доминантов экотопу, т. е. от естественных законов. При ослаблении вмешательства начинают работать в полной мере естественные механизмы (например, при плохом уходе за посевами роль сорных растений возрастает). При

разовом (одновременном) конструктивном действии — посадке деревьев, посеве трав без последующего вмешательства — человеком определяются только исходные доминанты, весь последующий процесс идет естественным путем.

Изъятие человеком фитомассы может быть разовым, периодическим и регулярным. При разовом изъятии, например вырубке леса, создается лишь стартовое состояние сообщества для процессов интеграции растений. Периодическое изъятие, например разреживание древостоя, вносит лишь количественные коррективы в напряженность взаимодействия (в данном случае ослабляется влияние верхнего яруса на нижние). Если какая-либо порода удаляется из смешанного древостоя, это воздействие может рассматриваться как участие человека в отборе видов. Регулярное изъятие фитомассы, к примеру сенокосение, включает в естественные процессы постоянный антропогенный отбор видов. Однолетники, не успевающие обсемениться до сенокосения, исключаются из травостоя. Остаются в травостое многолетние растения, способные к вегетативному размножению. Исчезают многолетники с семенным размножением, сохраняются лишь их биотипы с ранним обсеменением. Приобретают преимущество злаки, способные к кущению, поэтому доля злаков в травостое повышается. Большинство лугов в таежной зоне обязано своим существованием сенокосению, поскольку при этом постоянно скашиваются кустарники и древесный подрост. Зброшенные луга очень быстро зарастают кустарниками и деревьями. Луговые угодья превращаются в лесные. При естественном развитии событий растительное сообщество, создавая биотоп, по меньшей мере поддерживает плодородие почвы на определенном уровне, а при сенокосении, т. е. изъятии фитомассы, происходит истощение почвы, что приводит к снижению урожаев (если конечно луговое сообщество не удобряется). Таким образом, человек косвенно участвует в создании биотопа, тем самым и в биотопическом отборе. Следствием является антропогенное влияние на систему взаимодействия растений в сообществе. Сами же взаимодействия происходят по естественным законам.

Рассмотрим механизмы интеграции растений в сообщество на простом примере — сухих зеленомошно-лишайниковых сосняков на бедных песках с атмосферным увлажнением. Эти сосняки были выбраны, с одной стороны, из-за их простоты — невысокой видовой насыщенности, небольшого числа доминантов и однородных почвенных условий на большой территории. С другой стороны — из-за разнообразия комбинаций видов, представляющих собой разные стадии развития соснового леса, и разной нарушенности сосняков. Это разнообразие позволило организовать наблюдения таким образом, что удалось выявить разный уровень влияния растений на среду и взаимоотношения основных видов при широком диапазоне их обилия. Частично о результатах сообщалось в предыдущих главах, поэтому здесь приводятся только обобщения без доказательств.

Исследования проводились на северо-восточном побережье Ладожского озера. Экоотоп четко территориально ограничен: сообщества разместились на узкой прибрежной полосе шириной 500-1000 м и длиной 12 км. Под действием постоянно дующих с Ладожского озера ветров сформировался дюнный ландшафт, представляющий собой систему дюн из 6-8 гряд. Превышения вершин дюн над междюнными понижениями составляют от 1 до 5 м. Вершины дюн представляют собой плоские участки и давно уже покрыты растительностью. Грунтовые воды залегают глубоко, и даже в междюнных понижениях корневые системы не входят в

контакт с ними, за исключением нескольких случаев. Почва относится к поверхностноподзолистой. Почвенный профиль слабо дифференцированный, маломощный: 60-80 см. Мощность подстилки (*A_o*) варьирует от 0,5 до 10 см. Под ней залегает иллювиальный горизонт (*B*) буровато-желтого или охристого цвета. Постепенно на глубине 50-80 см он переходит в почвообразующую породу (*C*). Весь профиль песчаный, его верхняя часть содержит 2-4% физической глины, с глубиной ее содержание падает до 1-2%, т. е. пески рыхлые. Повышенное содержание глинистых частиц в верхнем горизонте вторично и обусловлено минерализацией органического вещества. Содержание гумуса в верхнем горизонте составляет 1—3% и резко падает с глубиной. Почва кислая (рН водной вытяжки аккумулятивно-подзолистого горизонта около 4,0). Содержание азота в минеральных горизонтах незначительно (0,02-0,05%), отношение углерода к азоту в подстилке (*C:N=40-50*) свидетельствует о крайней бедности почв. Почвенные условия в разных элементах рельефа одинаковы, достоверных различий в основных характеристиках не обнаружено. Далее мы будем рассматривать сообщества на плоских вершинах гряд. Экологических различий в их пределах не обнаружено, и поэтому по всей территории можно рассматривать условия среды относящимися к одному экотопу. Различия наблюдаются в мощности подстилки и ряда ее признаков и в меньшей мере в подзолисто-аккумулятивном горизонте, варьирование которых вызывается растительностью и их следует отнести к биотопическим.

На исследуемой территории встречаются древостой практически всех градаций возраста и сомкнутости. Наиболее старые деревья (300 лет и более) встречаются поодиночке или небольшими группами. Насаждения 120-140-летнего возраста нормальной плотности занимают небольшие территории. Преобладают молодняки и насаждения 30-40-летнего возраста. Имеются насаждения как с одним, так и с двумя ярусами сосны; нередко присутствует подрост. Представлены вырубki разного возраста и участки с ветровалом. На многолетних вырубках с восстановившимся после разрушения растительным покровом наблюдается ковер кустистых лишайников, образованный главным образом видами *Cladina arbuscuia* и *C.rangiferina*, в травяно-кустарничковом ярусе *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Thymus serpyllum*, *Festuca ovina*.

При разрушении почвенного покрова гусеницами тракторов при вывозе древесины на обнаженном песке формируется мозаика из *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Rumex acetosella*, *Antennaria dioica*, *Thymus serpyllum*, мхов *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, бокальчатых кладоний. На выгоревших участках представлены виды первых стадий восстановления растительности после пожара: политриховые мхи—*Polytrichum piliferum*, реже *P.juntperinum*, бокальчатые кладонии, преимущественно *Cladonia gracilis*, с примесью *C.cornuta*, *C.coccifera*, *C.deformis*, *C.pixidata* и др., мелкие редкие дернинки *Cladina arbuscuia*, злак *Festuca ovina*. В редкостойных сосняках напочвенный покров аналогичен сформировавшимся сообществам вырубki. Здесь также встречается черника низкой жизненности и при затенении кустарничками или пнями куртинки зеленого мха *Pleurozium schreberi*. Максимально сомкнутые сосновые молодняки (сквозистость 30-40%) исключительно зеленомошные, моховой покров образован *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, иногда с участием *Hylocomium splendens*. В кустарничковом ярусе доминируют (но с невысоким покрытием) *Vaccinium vitis-idaea*, местами *Empetrum nigrum*. Сомкнутые сосняки старших возрастов (60-120 лет), особенно со вторым ярусом сосны, имеют мощный моховой ковер, образован-

ный преимущественно *Hylocomium splendens* с участием *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Обильна *Vaccinium myrtillus*, проективное покрытие которой местами достигает 70%. Имеются также *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*. Характерно для этих сосняков присутствие небольших одновидовых пятен из *Lmnaea boreahs*, *Tnentalis europaеа*, *Maianthemum bifohum*, *Pteridium aquilinum*, *Convallaria majalis*. Мохово-лишайниковый покров в сосняках невысокой сомкнутости (сквозистость 50-70%) представлен мозаикой из моховых и лишайниковых пятен разного размера, при этом в молодняках, как правило, наблюдаются сравнительно крупные, четко отграниченные друг от друга коврики зеленых мхов и лишайников, в старых сосняках — мелкая мозаика.

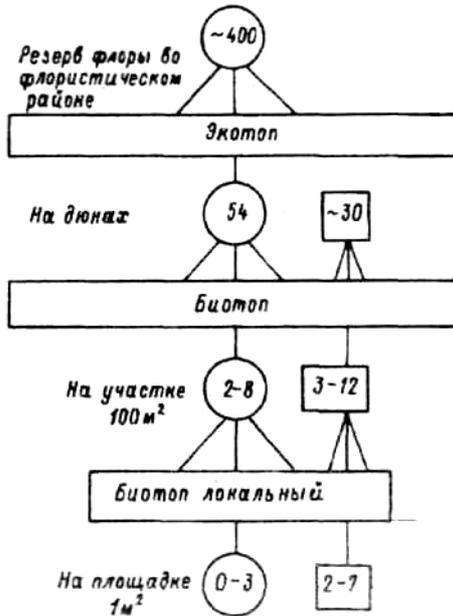


Рис. 5.1. Количественное выражение экотопического и биотопического отбора.

Цифры в круге — число видов высших растений, в квадрате — число видов напочвенных мхов и лишайников. Объяснения в тексте.

Очевидно, что многообразие растительных сообществ в пределах одного экотопа свидетельствует о наличии здесь разнообразных биотопов. По-видимому, представлен весь набор сообществ, который может образовываться в данных климатических условиях и конкретно в исследованном экотопе. Число видов и видовой состав отражает возможности флоры региона, реализуемые в этом конкретном экотопе. В Приладожском флористическом районе насчитывается около 400 видов высших растений (учтены все высшие растения, кроме водных и редко встречающихся) (Раменская, 1960); за достаточно длительный период существования дюн зачатки любого из них попадали на исследуемую территорию. Косвенно об этом свидетельствует растительность верхового болота, представленная в нескольких междюнных понижениях, где грунтовые воды достигают поверхности; в местах с достаточным, но не избыточным увлажнением, участки с осинкой, березой пушистой, серой ольхой и типичным для них подлеском. На вершинах гряд в разрушающихся пнях, где имеется обилие питатель-

ных веществ, растут и плодоносят отдельные особи рябины, обнаружена даже плодоносящая черемуха. Однако нормально развивается немногим более 50 видов высших растений. Следовательно, экопический отбор "отсекает" 90% флоры района (рис.5.1). В пределах экотопа обнаружено около 30 видов напочвенных мхов и лишайников (данных для всего флористического района в нашем распоряжении не оказалось). Если принять, что на участке размером 100 м² биотоп выровнен (в действительности же мозаика трансформированной среды может иметь место и здесь), то окажется, что биотопический отбор уменьшает число видов высших растений в 5-20, а напочвенных мхов и лишайников в 3-10 раз. В пределах локального биотопа (на площадках 1м²) высших растений вообще может не оказаться (наибольшее количество—3), а мхов и лишайников насчитывается 2-7 видов. Но на метровых площадках число видов в большой мере определяется случайными причинами, не связанными с биотопом, в том числе и тем, что в очень динамичном покрове какие-то виды просто не успели поселиться.

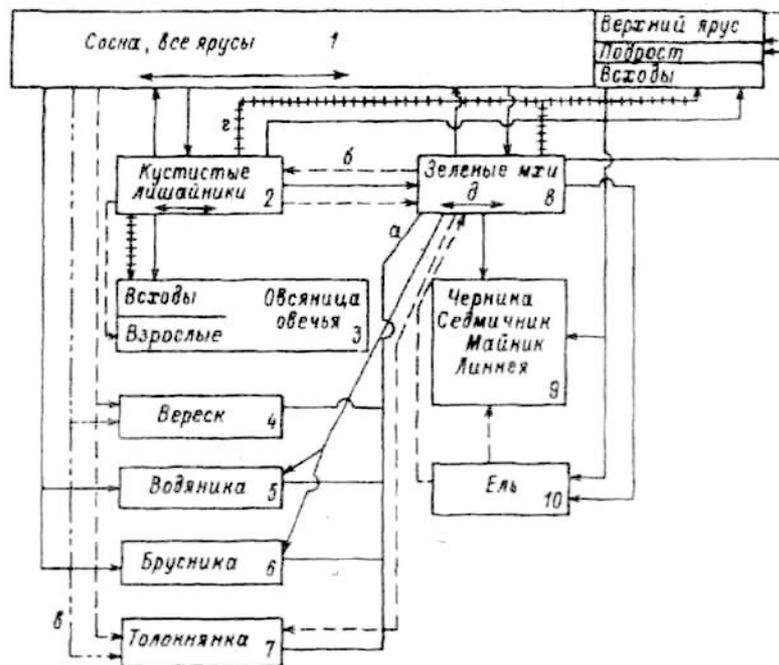


Рис. 5.2. Взаимоотношения между основными видами в сосняках на сухих бедных песках.

a — благоприятствование, *b* — изживание, *v* — ограничение, *г* — недопущение, *д* — самоблагоприятствование.

1 — *Pinus sylvestris*, 2—*Cladina arbuscula*, 3— *Festuca ovina*, 4—*Calluna vulgaris*, 5—*Empetrum nigrum*, 6—*Vaccinium vitis-idaea*, 7— *Arctostaphylos uva-urti*, 8—*Phurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, 9— *Vaccinium myrtUlus*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnea borealis*, 10—*Picea abies*.

Рассмотрим основные типы взаимоотношений в зеленомошно-лишайниковом сосняке (рис.5.2). Конкуренция в древостоях сосны ограничивает предельную сомкнутость древесного яруса. В результате исключительно благоприятного стечения обстоятельств для возобновления сосны плот-

ность древостоя молодняка (в возрасте 20-30 лет) может достигать 18 тыс. экземпляров на 1га, а сквозистость полога всего 22%. Однако в этот период идет интенсивная конкуренция и элиминация угнетенных деревьев, изреживание древостоя. В дальнейшем сквозистость древесного полога увеличивается до 50%, и лишь при наличии второго яруса или подроста она составляет 30%. В итоге световое довольствие практически для всех видов находится в пределах их экологических амплитуд. Исключение представляет *Calluna vulgaris* и, по-видимому, *Arctostaphylos uva-ursi*. Количество света под сомкнутым пологом сосны близко к его минимуму для вереска, поэтому он здесь деградирует и встречается в низком обилии. При меньшей сомкнутости вереск может нормально развиваться, но столь плотных куртин, как в сосновых редирах и на вырубках, не образует. В условиях ограничения светового довольствия находится и подрост сосны. Смягчение температурного режима пологом сосны, поддержание высокой влажности воздуха, сокращение транспирации и физического испарения, несмотря на перехват осадков, благоприятны всем видам. Опад как источник разлагающейся органики повышает плодородие почвы на этих бедных песках.

Ранее уже говорилось, что под пологом сосны прирост и лишайников, и мхов выше, чем на открытом месте. Взаимоотношения мхов и лишайников в сомкнутых сосняках складываются не в пользу лишайников, и они изживаются мхами. При контакте куртинок лишайника со мхами последние находят себе в лишайнике благоприятные по влажности условия и прорастают сквозь его ковер. Иначе обстоят дела при разрушении древесного яруса и тем самым увеличении солнечной радиации, приходящей к напочвенному покрову. Прирост мхов здесь уменьшается, высота зеленой части мхов меньше. Лишайники расселяются по всей поверхности зеленомошного ковра диффузно и мелкими латками, местами прикрывая зеленые мхи. Погребение лишайников зелеными мхами, как это имеет место под сомкнутым пологом сосны, не происходит. Высокие температуры (после сильной деструкции древостоя), перехват света лишайниками приводят к гибели зеленых мхов. Моховой и лишайниковые ковры, прикрывая как плащом почву, поддерживают более высокую, чем на лишенных этого ковра участках, влажность верхних горизонтов почвы (подстилки и подзолисто-аккумулятивного горизонта), где преимущественно находятся активные корни сосны. Это, а также органика, поступающая за счет отмирающих нижних частей лишайников и мхов, благоприятствуют росту сосны. С другой стороны, мохово-лишайниковый покров препятствует проникновению семян сосны к почве, зависающие на нем проростки обсыхают, не могут укорениться и гибнут, что можно квалифицировать как отношения недопущения. Возможно, таким же образом обстоит дело и с некоторыми другими видами. Вместе с тем в несомкнутом лишайниковом покрове в виде латок разных размеров, между которыми скапливается органика, поддерживается повышенная влажность воздуха и подстилки, создаются благоприятные условия для всходов сосны и овсяницы овечьей (*Festuca ovina*). Лишайник, разрастаясь и прикрывая узлы кушения овсяницы, снижает ее жизненность. Овсяница же адаптируется к негативному влиянию, утрачивает дерновинную форму и образует наземные короткие корневища, которые дают новые узлы кушения в просветах лишайников.

При разрушении древостоя и осветлении образуется мелкопятнистый или диффузный мохово-лишайниковый ковер, сменяющийся лишайниковым. Если же на лишайниковой вырубке поселяется сосна, то по мере формирования сосняка в лишайниковый покров внедряются зеленые мхи.

При этом образуется крупнопятнистый мохово-лишайниковый ковер, сменяющийся со временем чисто моховым. Дело в том, что разрастание куртинок мха происходит по их периферии, в результате размеры пятен постепенно увеличиваются. Внедряются же в лишайниковый ковер зеленые мхи, в отличие от расселения лишайников в моховом ковре, не по всей поверхности, а прежде всего в тех местах, которые притенены кустарничками, пнями, остатками стволов и пр.

Под моховым покровом при длительном его существовании накапливается мощный слой (до 10 см) органики, в котором располагаются активные корни кустарничков *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis* и трав *Tnentalis europaea*, *Maiantkemum bifolium*. Собственно говоря, это субстрат, необходимый для их произрастания, без которого они не могли бы здесь существовать.

Горизонтальные побеги *Empetrum nigrum* и *Vaccinium myrtillus* образуют своего рода каркас, на котором зависают мхи и образуется мощный зеленомошный ковер. Определенная рыхлость его, сохраняя водоудерживающие свойства, обеспечивает аэрацию, положительно влияющую на жизненность зеленых мхов. Толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*) наиболее успешно развивается в местах, где нарушен лишайниковый ковер. Повидимому, ее биологической программой предусматривается постоянное нарастание горизонтальных побегов и их укоренение, которое возможно лишь при засыпании их песком, передвигаемым ветром. Это и наблюдается на исследованной территории, но только в тех случаях, когда имеются обнаженные участки, и особенно на склоне дюны, ближайшей к Ладожскому озеру, куда песок постоянно заносится с пляжа. Здесь толокнянка образует местами пышный сплошной покров.

В наиболее старых сосняках с нормальной плотностью древостоя иногда встречаются одиночные ели, их очень немного, на всей исследованной территории насчитывается несколько десятков экземпляров. Возраст ели до 30-40 лет, высота до 6 м. Почвенные условия в силу их бедности и сухости находятся за пределами толерантности еловых популяций. Возможность существовать некоторое время для ели обеспечивается мощной подстилкой и моховым покровом, так как ее корневая система локализована в подстилке — наиболее влажном и богатом почвенном горизонте. По мере роста ели и углубления ее корневой системы условия питания ухудшаются, ель переходит в угнетенное состояние и выпадает из древостоя. Кроме того, любой пожар, даже беглый, приводит к уничтожению елей. При низком положении кроны ели в ее полкрановом пространстве из-за недостатка света и сухости почвы (большая часть дождевых осадков задерживается кроной ели) практически все виды гибнут (на рис.5.2 изживание елью других видов не показано, чтобы не усложнять схему).

Явление самоблагоприятствования обнаружено в сосновых древостоях, в лишайниковом и моховом покровах (см. гл. 4). Отметим только, что сосна создает для себя относительное благополучие в значительной мере косвенно, стимулируя развитие зеленых мхов, плотного покрова из них и мощной подстилки под ними, поддерживая тем самым удовлетворительный уровень корневого питания.

Итак, даже на сравнительно простых объектах и при неполном раскрытии механизмов интеграции (охвачены не все виды), видно, что система отношений между растениями имеет сложный и противоречивый характер. Все типы взаимодействия проявляются одновременно. Они обеспечивают объединение растений в сообществе, но при этом служат одной из причин постоянного изменения, динамики растительных сообществ.

ГЛАВА 6. ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Состав, структура и строение

Растительный покров, как и любой объект, можно рассматривать как систему. По определению Л.Берталанфи (Bertalanfi, 1956), система представляет собой комплекс элементов, находящихся во взаимодействии. Существенной характеристикой системы является структура — совокупность способов, какими связаны элементы системы, характер связей между элементами (Свидерский, 1962). Выявление структуры — важнейший момент исследования объекта, по сути этим исчерпывается его содержание как системы. При описании связей между элементами предполагается, что должны быть указаны и сами элементы. Эту мысль четко выразил Б.Рассел (1957): выявить структуру объекта — значит упомянуть его части и способы, с помощью которых они вступают во взаимоотношения.

На практике фитоценологу весьма сложно решить вопрос, что считать элементом системы. Элемент — не любая произвольно по каким-либо признакам выделенная часть объекта, а лишь способная взаимодействовать как целое с другими элементами системы. Элементы, взаимодействуя в совокупности, и образуют систему. Отдельный элемент тоже обладает специфической структурой и может также рассматриваться как система, но более низкого уровня. Элементом системы "растительный покров" следует считать *ценоэлемент* — совокупность растений, объединенных взаимодействиями, а также локальными условиями биотона, создаваемыми растениями, не входящими в эту совокупность. Ценоэлемент — часть растительного покрова, охватывающая в одних случаях все его слои по вертикали, в других — один или несколько из них.

Необходимо отличать внутреннюю структуру системы от внешней. Внутреннюю структуру образуют отношения между составляющими ее элементами, внешнюю — связи системы в целом с окружающей средой (с элементами системы более высокого порядка). Применительно к растительному покрову внутренняя структура — это связи между ценоэлементами. Внешняя структура находит отражение в существовании *топоэлементов* — участков растительного покрова в пределах одного экотопа, точнее — в одинаковых почвенно-грунтовых и гидрологических условиях. Совокупность растений, составляющих топоэлемент, формируется в результате экотопического отбора, существование ее обусловлено экологическими причинами. Топоэлемент как совокупность растений является частью растительного покрова, а по связям со средой входит как элемент в систему более высокого ранга — элементарную экосистему.

Обычно в практической работе геоботаник, используя чисто внешние признаки, выделяет участки растительного покрова, визуально отличающиеся друг от друга. Это могут быть пятна локализации в пространстве отдельных видов или их групп либо совокупностей частей растений, например кроновый слой древостоя. При этом исследователь не заботится об интерпретации подобного членения с позиции взаимоотношений растений. В большинстве случаев такой подход оправдан, так как анализ структуры сложен и в обозримый срок невозможно получить массовый материал по характеристике растительного покрова какой-либо территории. В связи с этим целесообразно выделить еще одну категорию элементов — *морфоэлементы*, т.е. части растительного покрова, выделенные на основе только внешних признаков.

Совокупность морфоэлементов отражает строение растительного покрова. Однако следует иметь в виду, что строение не сводится к перечню морфоэлементов, а включает и размещение особей отдельных популяций и совокупностей растений разных видов. В последние два десятилетия термин "строение" вытесняется термином "структура", причем без изменения содержания первого. Это хорошо видно на примере учебников. В учебнике Б. А. Быкова "Геоботаника" (1953) имеется глава, посвященная строению фитоценозов. А. П. Шенников (1964) также использует термин и понятие "строение" как морфологическую характеристику фитоценоза. Но позже А. Г. Воронов (1973) и Т. А. Работнов (1983) заменяют термин "строение" при том же содержании термином "структура". Вряд ли с этим стоит соглашаться. Понимая структуру как совокупность связей (взаимодействий) между элементами объекта, надо сохранить термин "строение" для обозначения пространственного соотношения частей объекта, границы которых определяются морфологически.

Имеется и иное решение этого вопроса. В. П. Беклемишев (1960) различал пространственную и функциональную структуру популяции. Повидимому, используя эту идею, В. В. Мазинг (1969) рассматривает структуру растительного покрова как общее понятие, включающее в себя состав элементов, их взаимное расположение и взаимоотношения между ними. В соответствии с этим он также различает пространственную и функциональную структуру. *Пространственная структура* — это нечто иное, как строение, а *функциональная структура* — совокупность связей между элементами (т.е. структура в приведенном нами выше определении). В дальнейшем мы будем использовать термины функциональная структура — структура и пространственная структура — строение как синонимы.

СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Растительный покров, как уже говорилось, представляет собой совокупность особей растений, которая весьма разнородна. Даже в одном сообществе находящиеся растения разной систематической принадлежности, относящиеся к разным жизненным формам и экологическим группам, занимающие неодинаковые позиции в сообществе и т.д. К примеру, в сравнительно просто организованном сухом сосновом бору мы находим столь отличные биоморфы, как деревья, мхи и лишайники. В пределах одной ценопопуляции (совокупность особей отдельных видов в пределах растительного сообщества) можно встретить и господствующие, и угнетенные, и индетерминантные особи. Неоднороден и возрастной состав ценопопуляции.

При изучении растительного покрова, его структуры и строения первый этап работы (база для всех последующих операций) состоит в выявлении состава. *Состав* образуют абстрактные совокупности растений, объединяемые сходством в чем-либо; это перечень видов, жизненных форм, спектр экологических групп, перечень фитоцено типов, ценоэлементов и пр. В пределах популяции состав может устанавливаться по возрастным группам растений. Состав формируется под влиянием многих факторов: экотопических, фитоцено тических, антропогенных. Иными словами, его можно рассматривать как результат взаимодействия растений друг с другом и средой обитания. Изучив состав и строение, можно в известной мере судить о процессах в растительном покрове.

Флористический состав. При описании растительных сообществ прежде всего выявляется *флористический состав*. Видовое богатство расти-

тельного покрова определяется причинами как глобального, так и локального масштаба. Зависимость видового богатства от географической широты показана в работе В.М. Шмидта (1981). От полуострова Канин (68° с.ш., 45° в. д.) до Латвии (58° с.ш., 25° в. д.) число видов конкретных флор увеличивается в 3 раза. Этот рост обусловлен не только широтой, но и долготой местности, т. е. уменьшением континентальности. Другой экологический фактор, а именно эдафический, также оказывает существенное влияние. В качестве примера можно привести пойменные луга. Как известно, условия поймы весьма благоприятны для развития луговой растительности, но такие мощные факторы, как длительность затопления при паводках и аллювиальность, ведут довольно жесткий отбор видов. Так, в прирусловой зоне поймы реки Луги (Ленинградская область), где наилок в отдельные годы может достигать толщины 15 см, мы находим в основном виды растений, способные противостоять ежегодным наносам. Это длиннокорневищные растения, способные быстро прорасти через наносы (*Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea* и др.). Число видов здесь не превышает 10-12, в то время как в средней части поймы в сходных условиях увлажнения, но при меньшем аллювии можно встретить 35-40 видов. Таким образом, при довольно богатом видовом составе пойменных лугов сообщества прирусловой части бедны во флористическом отношении.

Важная роль в регулировании видового состава принадлежит биотопу, особенно если сообщество образовано сильным эдификатором. Ярким примером этому может служить еловый лес. Под пологом елового леса формируются условия, ограничивающие видовое разнообразие, хотя пространство там занято не полностью. Так, в ельнике кислично-зеленомошном на площади 100 м² можно встретить не более 10-15 видов, включая мхи; еще меньше видов в чернично-сфагновых ельниках. В данном случае именно биотоп приводит к обеднению флористического состава (экотоп позволяет существовать здесь большему числу видов). В других случаях, напротив, биотопические особенности способствуют обогащению видового состава. Примером могут быть лиственные леса, где световой режим позволяет весной развиваться синузии эфемероидов, отсутствующей в хвойных лесах. Вообще переменность экологического режима, какими бы причинами она ни вызывалась, ведет к увеличению видового разнообразия.

Существенное влияние на количество видов в сообществах оказывают человек и животные. Так, в степных сообществах флора обогащается в результате роющей деятельности грызунов: на выбросах поселяются корневищные виды (*Agropyron pecitnatum*, *Leymus ramosus*), а также эфемеры и сорняки (*Ranunculus orthoceras*, *Lepidum perfoliatum* и др.), плохо переносящие задернение в целинной степи. Выпас скота на лугах также изменяет видовой состав: выпадают виды, не переносящие вытаптывания, и разрастаются пастбищники — лапчатка (*Poientilla ansenna*), манжетка (*Alchemilla sp.*) и др. Многократное выкашивание луга ранее срока созревания семян приводит к обеднению его флоры, особенно разнотравья. Таковы основные факторы, определяющие видовое разнообразие растительных сообществ.

В зависимости от условий сообщества могут быть флористически простые и сложные, флористически богатые и бедные. Простые бедные сообщества — почти чистые заросли прибрежноводных растений: тростника (*Phragmites australis*), камыша (*Scirpus lacustris*) и др. В видовом отношении примером богатых сообществ служит влажный тропический лес. Богаты видами северные или луговые степи. Так, *видовая насыщен-*

ность луговых степей достигает 50 и более видов сосудистых растений на 1м². Здесь большое количество злаков (*Stipa joannis*, *St. stenophylla*, *Poa angustifolia*, *Festuca sulcata* и др.), обилие бобовых и особенно разнотравья (виды *p. Trifolium*, *Salvia pratensis*, *Fihpendula hexapetala*, виды *p. Galium*) (Алехин, 1951).

Встает вопрос, почему формируются многовидовые сообщества, несмотря на то, что их существование как будто противоречит представлениям о конкурентных взаимоотношениях. Есть мнение, что эти сообщества более устойчивы и более полно используют природные ресурсы, что и обеспечивает их формирование в процессе эволюции. Справедливо подвергая критике эти соображения, В. И. Василевич (1979) приходит к выводу, что процесс видообразования идет независимо от ценологических процессов и отнюдь не направлен на создание рационально устроенных растительных сообществ. Возникают виды — экологические дубли, с точки зрения фитоценологии — фитоценологически избыточные виды. Процессы же конкуренции, по мнению В. И. Василевича, протекают медленно и в ограниченной зоне, что и дает возможность сосуществовать нескольким видам в одной экологической нише.

Относительно видового богатства общим положением можно считать следующее: чем ближе условия к экстремальным, тем беднее во флористическом отношении растительный покров. Это — уже упоминавшиеся заросли прибрежно-водных растений, сообщества солянок на солончаках, растительность такыров и движущихся песков.

Выявление флористического состава, как уже говорилось, осуществляется на начальном этапе любого геоботанического исследования. Однако флористический список недостаточен для характеристики сообщества. Виды растений — это только азбука фитоценолога.

Состав жизненных форм. Представление о сообществе существенно дополняет анализ жизненных форм растений, входящих в него. К одной *жизненной форме* относятся виды, сходные по морфологическим особенностям, обеспечивающим существование растений в определенных условиях. Классификации жизненных форм приводятся в учебниках экологии растений, а также в монографии И. Г. Серебрякова (1962). Самая известная система жизненных форм принадлежит датскому биологу К. Раункиеру (Raunkiaer, 1903, 1907). В основе ее лежит положение и защищенность почек возобновления. Напомним основные типы жизненных форм в этой системе. *Фанерофиты* — растения, у которых почки возобновления расположены высоко (не менее 30 см) над землей, защищены лишь почечными чешуями, а иногда и лишены их. К фанерофитам относятся главным образом деревья и кустарники. *Хамефиты* — растения с почками возобновления, расположенными на высоте 20-30 см от поверхности почвы и защищенными в холодное время года снежным покровом. Эту группу образуют невысокие кустарнички, полукустарнички, отчасти травянистые растения. *Гемикриптофиты* — в основном травянистые многолетние растения с отмирающими наземными побегами. Почки возобновления расположены на поверхности почвы и прикрыты опадом и снегом. *Криптофиты* — растения, чьи почки возобновления располагаются под землей или подводой. *Терофиты* — однолетние растения. Эти крупные группы разделяются на более мелкие. На основании соотношения разных типов жизненных форм Раункиером составлены биологические спектры различных областей Земного шара. Спектры оказываются разными, особенно если сравнивать контрастные в климатическом отношении регионы. Биологические спектры позволяют разделить типы растительного покрова, к при-

меру лес и луг, однако не дают возможности выявить тонкие различия растительных сообществ. По этой причине созданы разные системы жизненных форм, объединяющие растения в группы и по иным признакам, отражающим адаптивные особенности растений по отношению к среде обитания. К примеру, В. Н. Сукачевым (1928) в еловом лесу, как известно не отличающемся видовым богатством, выделено более десяти жизненных форм.

Трудность построения единой системы жизненных форм, которая включала бы в себя большое число приспособительных черт, привела к выделению биологических типов растений на основании отдельных признаков. Так, Г. А. Работнов подробно анализирует луговую флору по типам размножения, питания, по длительности периода вегетации и другим признакам. Для фитоценолога существенным является анализ видового состава сообществ по типам корневых систем. Именно они легли в основу классификации, предложенной еще Г. Н. Высоцким (1915) и модифицированной Л.И.Казакевичем (1922). Выделено пять основных типов: стержнекорневые, дерновые, луковичные и клубне-луковичные, корневищные, корнеотпрысковые. Сведения о стратиграфии корневых систем и иных органов, всасывающих питательный раствор, расположении их по почвенному профилю у разных совместно обитающих видов помогают судить о характере их взаимоотношений. Очевидно, например, что растения, корни которых располагаются в верхнем горизонте, имеют преимущества в снабжении водой осадков и кислородом. Без таких данных невозможна и серьезная фитоиндикация. При оценке среды по экологическим характеристикам видов необходимо принимать во внимание расположение органов, питающих растение. Мхи свидетельствуют о состоянии только верхнего слоя подстилки, кислица, майник и отчасти черника — об экологических свойствах всей толщи подстилки (поскольку корни этих растений пронизывают всю подстилку), ландыш — о верхнем минеральном слое почвы, чий — о наличии влаги на большой глубине и т.п. По жизненным формам нередко можно судить о плодородии почвы. Так, если на лугу преобладают плотнoderновинные злаки, например *Nardus stricta*, почва оказывается уплотненной, и ее водно-воздушный режим неблагоприятен для ценных кормовых растений.

Экологический состав. Это перечень экологических групп видов, входящих в сообщество. Он отражает особенности экотопа и биотопа. Для каждого вида может быть указана экологическая группа, к которой он принадлежит, — ксерофит, мезофит и т.п. Обычно приводят количественное соотношение этих групп по числу видов или по проективному покрытию. Можно использовать экологические шкалы и привести для каждого вида его экологическую амплитуду по избранным для анализа факторам, превратив тем самым флористический список в своего рода экологический спектр сообщества. По существу такой спектр представляет собой основу для экологической оценки растительного сообщества.

Популяционный состав. До сих пор, проводя анализ состава сообщества, мы оперировали понятием вида как целостного образования. В природе же он представлен множеством отдельных особей, составляющих популяции. Популяции, точнее части их, представленные в сообществе, — *ценопопуляций*, всегда неоднородны. Так, в одном растительном сообществе можно встретить экземпляры разного возраста, разных социальных групп (господствующие, угнетенные), разной жизненности. В связи с этим для фитоценолога представляет интерес анализ состояния ценопопуляций, чему в последнее время уделяется большое внимание.

Наиболее разработан вопрос о возрастном составе ценопопуляций. Выделяют четыре основные возрастные группы особей: 1) зачатки (покоящиеся семена, луковицы и т.д.); 2) молодые или ювенильные особи (проростки и молодые растения); 3) генеративные особи, дающие потомство; 4) сенильные или старческие, обреченные на вымирание, неспособные к размножению. Внутри групп проводят более дробное деление. По соотношению этих групп, представленных в конкретных сообществах, предложено различать три типа ценопопуляций: 1) инвазионная (инвазия — нашествие) ценопопуляция, в ней имеются зачатки (семена, споры, корневища и т.д.), преобладают проростки и молодые особи, отсутствуют генеративные; 2) нормальная ценопопуляция представлена всеми возрастными группами; 3) регрессивная ценопопуляция, в которой преобладают старческие особи либо генеративные, не дающие полноценных зачатков.

Приведем примеры разных типов ценопопуляций. В березовом лесу с густым еловым подростом ель представляет собой инвазионную, внедряющуюся ценопопуляцию. Береза, образующая верхний ярус, не возобновляется, поэтому ценопопуляцию березы можно считать регрессивной, обреченной на вымирание. Примером нормальной ценопопуляций может служить сосна в сухом сосновом бору, где представлены как взрослые особи, так и хорошо развитый подрост. Нормальными также являются ненарушенные еловые древостой, часто образованные разными поколениями — от подростка до дряхлеющих деревьев.

В благоприятных условиях эти три типа ценопопуляций представляют собой естественный ход их развития от зарождения до старения и отмирания. Однако этот процесс может нарушаться внешними факторами. Яркий пример — поселение колосняка (*Leymus arenarius*) на песчаном пляже в полосе прибоя. На голом песке каждую весну появляются всходы этого растения, но гибнут, не достигая взрослого состояния. Развитие колосняка в этих условиях постоянно задерживается на инвазионной стадии. В некотором отдалении от полосы прибоя колосняк образует сплошной покров, есть особи разного возраста, но преобладают генеративные, дающие обильное семенное возобновление. Здесь *Leymus arenarius* представлен нормальной ценопопуляцией.

Следует иметь в виду, что возрастной спектр популяции в сообществе не обладает безусловной прогностической ценностью. Далеко не всегда отсутствие ювенильных особей и обилие генеративных свидетельствует о деградации популяции. Могут наблюдаться "волны" развития, когда популяция в целом переходит в генеративное и сенильное состояния, с последующим возобновлением за счет ранее произведенных зачатков. Такие флуктуации происходят с некоторыми клеверами на лугах. В лесах, образованных мощными эдификаторами (например, елью, буком), популяции этих видов длительное время могут быть представлены только генеративными особями. Подрост, если и появляется, оказывается в основном нежизнеспособным и не может обеспечивать смену предыдущего поколения. Однако при разрушении древостоя возникают условия для появления ювенильных особей, в конце концов формирующих новый древостой. И все же анализ возрастного состава полезен и необходим при изучении динамики растительного покрова.

Количественные соотношения видов в сообществе. Важной ценотической характеристикой являются количественные соотношения видов. Они определяют морфологию сообществ и отражают ценотические процессы, происходящие в них.

Существуют разные показатели степени участия вида в сообществе, его обилия: численность особей, масса, проективное покрытие, встречаемость. Кроме прямого учета обилия применяются системы балльных оценок. Наиболее распространенной была шкала Друде, в настоящее время она представляет лишь исторический интерес. Каждый из показателей имеет свои преимущества и недостатки, выбор его должен определяться задачами исследования. Самым распространенным показателем обилия можно считать проективное покрытие, справедливо названное наиболее осязаемым и реальным свойством растительности (Andersen, McCormick, 1962, по Василевич, 1969). Кстати, проективное покрытие довольно тесно связано с другими признаками обилия, в частности с массой растений. Подробно вопрос учета обилия изложен в многотомном руководстве "Полевая геоботаника" (1959-1976) и других методических пособиях.

Как складываются количественные отношения в растительных сообществах? Чаще всего даже при сравнительном богатстве видового состава в покрове доминируют, преобладают один или два-три вида, остальные представлены в малом количестве, часто как примесь. Такие сообщества называют *моно-* или *олигодоминантные*. Таковы многие осоковые сообщества, щучковые луга, заросли прибрежно-водных растений. В сообществах может быть несколько доминантов, и в этом случае они называются *полидоминантными*. Следует различать два принципиально разных случая. В растительных сообществах в каждом ярусе доминируют часто только один-два вида, но, поскольку имеется несколько ярусов, возникает полидоминантность. Совершенно иной вариант полидоминантных сообществ представляют собой сообщества, где несколько доминантов образуют один ярус. Иногда полидоминантными ошибочно называют просто многовидовые сообщества, в которых ряд видов имеют примерно одинаковое и сравнительно небольшое обилие. При экологическом и морфологическом сходстве эти виды выступают как коллективный доминант. Примером может служить синузия лесных зеленых мхов, как правило, образованная не менее чем двумя-тремя видами. В уссурийской тайге на определенной стадии развития леса в один ярус могут входить и япляться коллективным доминантом *Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Tiha amurensis*, виды рода *Acer*.

Доминирующие виды играют очень важную роль в сообществах, образуя основную массу и занимая большой объем пространства. Однако доминанты весьма неравноценны из-за разной длительности их доминирования, места в сообществе (доминанты господствующего и подчиненных ярусов) и главной эдификаторной способности. В свое время это вызвало противопоставление понятий "доминант" и "эдификатор". В действительности доминанты большей частью являются эдификаторами, конечно, их эдификаторная мощь выражена неодинаково. Это обстоятельство привело А.А.Ниценко (1965) к мысли составить комбинированную классификацию фитоцено типов. При оценке ценологических позиций он исходил из потенциальных возможностей растений того или иного вида. Классификация насчитывает семь групп фитоцено типов. Ниже приведены четыре основные группы.

1. Доминанты-эдификаторы первого ранга. Они способны господствовать в первом ярусе (правильнее сказать в основном) и оказывать сильное влияние на соседей и среду. Это — эдификаторы в полном смысле слова, они определяют состав спутников, после их удаления состав сообщества сильно меняется. В качестве примера приведена ель, а точнее тип ели, поскольку сюда же относятся и другие виды, обладающие столь же силь-

ным эдификаторным воздействием, например пихта. Здесь же указан тип сфагновых мхов. В этой группе среди временных доминантой назван тип водораздельных ив на том основании, что они обладают быстрым ростом, могут создавать густой полог, свой микроклимат. Однако они низкорослы, и со временем их вытесняют более крупные деревья, а ивы оказываются во втором, подчиненном ярусе.

2. Доминанты-субэдификаторы. Это доминанты подчиненных ярусов, например черника или брусника. Они определяют экологическую обстановку в основном в пределах своего яруса.

3. Доминанты-неэдификаторы. Виды, которые могут преобладать и в первом ярусе, но при этом существенно не изменяют среду. Сюда автор отнесен тип сосны, которая доминирует в силу широкой экологической амплитуды, но не выносит конкуренции в условиях, благоприятных для более сильных эдификаторов. Здесь же тип очитка, тип сурепки и т. д. Выделение этой группы фитоцено типов вызывает сомнения. Во всяком случае пример с сосной ошибочен: сосна в определенных условиях проявляет себя сильным эдификатором.

4. Спутники. Относимые сюда виды всегда встречаются лишь единично; это колокольчики на лугах, ожика волосистая.

ЦЕНОЭЛЕМЕНТЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

В литературе существует более тридцати терминов, обозначающих разные элементы в растительном покрове, большая часть их приведена в сводке А.А.Корчагина (1976). Это следующие:

Агрегация	Синон
Биогеосинузия	Синстрат
Биогруппа	Синузия
Грегация	Социета
Конгрегация	Стратосинузия
Коном	Суб фитоценоз
Консорция	Ультрамикроруппировка
Микроассоциация	Фрагмент (ассоциации, фитоценоза)
Микрогруппировка	
Микроценоз	Ценом
Миксгрегация	Ценопопуляция
Парцелла	Ценоэлемент
Популяция	Ценоячейка
Пятно (доминирования, мозаики)	Элементарная группа
Радиаль	Ярус

Часть приведенных терминов используется для обозначения одного и того же понятия. Вместе с тем нередки случаи, когда одним термином называют разные объекты. Например, одно и то же образование названо разными терминами — ценоэлемент (Сахаров, 1950), микрогруппировка (Ярошенко, 1931), микроценоз (Лавренко, 1951) и др. В качестве примера, когда один термин служит для обозначения разных объектов, можно привести "микроценоз". Микроценоз понимается как: элемент членения растительного покрова на всю его толщу (Лавренко, 1951; Ярошенко, 1968); часть одного яруса (Быков, 1953); сочетание растений нижних ярусов (Мазинг, 1965). П. Д. Ярошенко сначала считал "микроценоз" и "микроруппировку" синонимами, однако позднее он оставил последнюю для обозначения внутриярусного образования.

А. А. Корчагин отмечает, что уже 50 лет назад Г. Гамс видел наибольшее зло в том, что одно и то же название прилагается к совсем различным понятиям, и призывал давать новые названия только новым понятиям. Вместе с тем в настоящее время разноречие не уменьшилось, а, наоборот, увеличилось. Понятийный и терминологический аппараты являются не только результатом исследований, но и их инструментом, поэтому отсутствие единой системы терминов и понятий создает большие неудобства и часто понуждает исследователей к созданию новых.

Понятие "ценоэлемент", по-видимому, впервые обосновал М.И.Сахаров (1950), трактуя его как внутривидовую лесную группировку — закономерный сложный комплекс растений, отличающийся от других группировок того же ценоза своим составом, строением и густотой, ростом и развитием растений, специфическими чертами сезонной динамики и динамики, обусловленной изменением древостоя. Эти группировки самостоятельно существовать не могут, если они не занимают значительной территории и не обладают соответствующей густотой. К примеру в 50-летнем ельнике-зеленомошнике Негорельской дачи Минской области выделены три основных ценоэлемента: 1) 10Е, 50 лет, сомкнутость 1,0, подлесок, травяной и моховой покровы отсутствуют, на стволах и сучьях незначительное количество лишайников; 2) 10Е, 50 лет, сомкнутость 0,6-0,7, единично крушина ломкая и рябина высотой 0,5-1,0 м, количество видов — 10, покрытие травяного покрова 10%, моховой покров 60%, стволы и ветки ели обильно заселены лишайниками; 3) окна площадью 8-12 м², единичные кусты рябины высотой 1,0-1,5 м, травяной покров мощный, образован 15 видами, покрытие 40%, моховой 90%. Соотношение площадей этих ценоэлементов: 80:17:3 соответственно.

В настоящее время термин "ценоэлемент" используется для обозначения самых разных объектов, вплоть до групп видов растений, сходных по ареалам и свойственным определенным типам растительности, поэтому вряд ли за ним удержится приоритетное определение. *Ценоэлемент* — функциональное понятие; это совокупность растений, обязанная своим существованием взаимодействиям между этими растениями, иными словами имеет место их взаимообусловленность. Обусловленность внешними причинами может возникнуть лишь постольку, поскольку экотоп или биотоп ограничивают пространственное расположение такого ценоэлемента. Важным признаком ценоэлемента является его несамостоятельность, т. е. неспособность существовать без связей с иными ценоэлементами, вне влияния окружающих растений. В этом смысле он не может рассматриваться как "представитель" растительного покрова.

На первый взгляд кажется очевидным, что исходный "строительный" материал — особи растений. Но практически во взаимодействиях вступают квазиорганизмы—*конфасции* — отдельные особи в совокупности с симбионтами (организмами иных трофических уровней -паразитами, полупаразитами, собственно симбионтами), которые находятся в непосредственной физиологической связи с растениями-хозяевами. Симбионты не являются предметом изучения фитоценологии, однако мы не можем не считаться с их существованием, поскольку судьба растений, результат взаимодействий могут зависеть от них. Например, паразиты, ослабив организм хозяина, могут снизить его конкурентоспособность. Таким образом, ценоэлементы представляют собой совокупность конфасции.

Все разнообразие ценоэлементов можно свести к шести категориям, объединенным в две группы.

1. Инфраценоэлементы: ценоячейка, синузия, гиперсинузия.

2. Ультраценоэлементы: коном, ценом, сином.

Инфраценоэлементы — это ценоэлементы, совокупности растений которых не охватывают весь растительный покров по вертикали. Они могут включать в себя представителей одного либо нескольких (но не всех) ярусов. *Ультраценоэлементы*—это ценоэлементы, включающие в себя все особи по вертикали растительного покрова.

Начнем рассмотрение с инфраценоэлементов.

Ценоячейка. Термин "ценоячейка" был предложен В.С.Ипатовым (1966) для обозначения элементарного ценогического образования. Используя рассмотренные понятия и термины в гл. 4, можно сказать, что ценоячейку образуют растения, объединенные индивидуальными топическими трофическими конкурентными отношениями. Легче всего представить это образование на примере древостоя. Если деревья стоят близко друг от друга, они неизбежно вступают во взаимоотношения, при этом между соседними особями устанавливается непосредственный контакт. Если деревья, образующие древостой, морфологически сходны (их наземные и подземные ассимилирующие органы расположены в одних слоях) и обладают сходными экологическими потребностями, между ними устанавливаются конкурентные отношения. (Напомним, что конкуренция понимается как непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии, приводящее при ограниченных ресурсах среды к дифференциации и элиминации части особей.) Ценоячейки, возникшие на первых этапах развития древостоя, со временем претерпевают изменения. Прежде всего это касается их размеров. У молодых деревьев протяженность кроны и корневых систем невелика, естественно невелики и размеры ценоячеек. С возрастом зоны влияния деревьев расширяются, соответственно увеличиваются и размеры ценоячеек, что может приводить к их слиянию. К моменту образования ценоячеек растения, несмотря на первичную изменчивость, все же обладают сравнимой конкурентной силой. Позднее происходит дифференциация древостоя на социальные группы, партнерами в ценоячейке становятся особи, заметно различающиеся конкурентной мощью и степенью ограничительных воздействий в силу естественно возрастающего варьирования морфологических признаков. Кроме того, неодинаковы расстояния между растениями. В связи с этим изменяется напряженность конкурентных отношений: от максимальной до полного исчезновения, свидетельствующего о распаде древостоя данного поколения как ценогического образования.

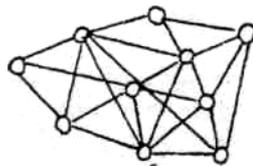


Рис. 6.1. Схема ценоячейки.

Морфологическая выраженность ценоячейки определяется рядом причин, в первую очередь возрастом древостоя. В молодом древостое, где еще не произошла дифференциация на социальные группы, ценоячейка морфологически не выражена. В этом случае за центральное можно принять любое растение. В ценоячейку войдут все растения, непосредственно взаимодействующие с центральным, а ее граница будет определяться

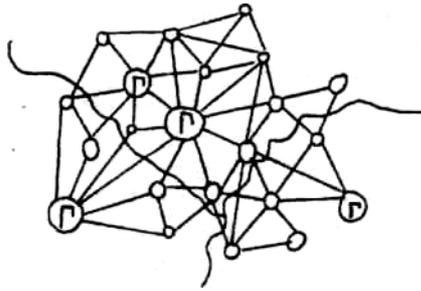


Рис. 6.2. Ценоячейки в сформированном древостое.
Г — господствующее дерево. Волнистой линией отмечена граница между ценоячейками.

крайними растениями, которые еще связаны с центральным. При этом одно и то же растение может входить в несколько ценоячеек, т.е. они перекрываются и морфологически неразличимы (рис.6.1). В сформированном древостое организующим началом выступают господствующие особи, именно они становятся центрами ценоячеек, куда входят окружающие их угнетенные и индетерминантные особи. В этом случае можно в какой-то степени наметить границы ценоячеек (рис.6.2). Конечно, и при такой картине морфологическая неопределенность ценоячеек остается высокой. Границы их условны в силу того, что одни и те же растения входят в разные соседние ценоячейки, а часть господствующих, принятых за центральные, могут конкурировать друг с другом. Морфологическая определенность ценоячеек (т.е. восприятие их как отдельных) может быть различной и вследствие внешней невыраженности признаков, отражающих социальное положение растений. Как правило, в одновидовом древостое на ранних стадиях ценоячейки слабо выражены, они легче вычлениаются в период самоизреживания и вновь становятся мало заметными в спелом и перестойном лесу. В последнем случае, если древостой сильно изрежен, связь между деревьями исчезает, и ценоячейки разрушаются. При всей неопределенности пространственных границ между ценоячейками их существование подтверждается, по-видимому, фактами группового размещения деревьев в древостое.

Морфологическая выраженность не является обязательным признаком объективного существования ценоячеек. Речь идет лишь о том, воспринимаем ли мы объект как отдельность (если он морфологически выражен) или нет (если он не выражен).

Внешние связи ценоячеек отражаются в большем расстоянии между деревьями разных ценоячеек по сравнению с расстояниями внутри ценоячейки и в наличии пограничных деревьев, еще находящихся в непосредственном взаимодействии с господствующим деревом, за которыми эти связи обрываются и начинаются новые (в новой ценоячейке). Граница ценоячейки иногда может определяться по границе ее влияния на другие подчиненные элементы. В ценоячейку могут входить растения не только одного, но и разных видов при условии, что их взаимоотношения соответствуют указанным ранее.

Ценоячейки рассмотрены нами на примере древесной растительности. Этот же принцип лежит в основе организации растительного покрова, образованного и иными жизненными формами растений. Но в травяном покрове выявить ценоячейки труднее, чем в древостоях.

Синузия. Синузию можно определить как совокупность перекрывающихся ценочеек. Перекрывание ценочеек может быть значительным либо сводиться к контакту пограничных особей. В любом случае образуется, по выражению А. А. Ниценко, "непрерывная ткань взаимовлияний". Понятно, что ряд признаков ценочеек присущ и синузиям. В синузию тоже входят особи одной или близких жизненных форм; отношения между растениями также имеют конкурентный характер, причем они полнее проявляются и их легче выявить именно в синузии. Термин и понятие синузии стали использоваться фитоценологами под влиянием работы Г. Гамса (Gams, 1918). Гаме выделил синузии трех порядков. К синузиям первого порядка он относил особи одного вида в пределах определенной территории; к синузии второго порядка — особи группы видов близких жизненных форм, сходных по сезонному ритму; синузии третьего порядка — особи разных жизненных форм, связанных совместным произрастанием в определенных условиях среды. С тех пор представления о синузии существенно изменились. Исторические справки и сравнительный анализ определений синузии содержатся в работах В.В.Петровского (1960), Е.А.Ильинской (1963), Г. И. Дохман (1963), В. В.Мазинга (1963), Х.Х. Трасса (1970) и некоторых других авторов. Специальные исследования синузии проводили Т. М. Липпмаа (1946), Н. А. Миняев (1963), Б. Н. Норин (1966, 1970, 1979) и др.

В разных определениях синузии обнаруживаются восемь признаков. Несмотря на известную противоречивость существующих определений, большинство из них содержит два общих признака. Синузию образуют растения одной или нескольких близких жизненных форм (1). Растения в синузии сближены, сомкнуты в подземных или надземных частях (2). Даже только внешнее проявление этих признаков заставляет исследователя рассматривать синузию как особое образование. Нетрудно показать, что другие признаки синузии, также приводимые в определениях, заложены в скрытой форме в указанных выше, иные же являются их следствием. Экологическое сходство растений, входящих в одну синузию (3), определяется тем, что они представлены одной жизненной формой и сосредоточены в одном месте. Согласно Т. М. Липпмаа (1946), к элементарной жизненной форме относятся виды, имеющие одинаковые признаки строения, поэтому они близки экологически и биологически.

Производными можно считать и следующие четыре признака. Экологическое сходство растений и их сближенность приводят к экологической обособленности синузии, к образованию единой экологической ниши (4). Сходство размеров строения, облика и сближенность обеспечивают морфологическую обособленность, пространственную выраженность синузии (5). Вследствие сомкнутости надземных или подземных частей возникают взаимодействия между растениями (6). Сближенность образующих синузию растений, их достаточная плотность обеспечивают заметное влияние их совокупности на среду, создание, по выражению Х.Х. Трасса (1970), своей экосреды (7). Следует указать еще одно свойство синузии — их относительную автономность, выражающуюся в том, что синузии одного и того же типа могут сосуществовать с синузиями иных типов в разных комбинациях (8).

Для того чтобы было понятно, что собой представляют синузии, приведем ряд примеров. Синузиями являются одновидовые коллективы растений: древостой, образованный елью, сосной или любой другой породой; покров черники или вереска, пятно осоки волосистой в дубраве; ярус, образованный лисохвостом или душистым колоском на лугу; латка

Polytrichum commune или *P.strictum*. Примеры более сложных **синузий** — смешанный древостой ели и пихты (при их диффузном расположении); древостой, образованный смесью дуба, клена, ясеня; куртина из нескольких видов ив (*Salix myrsinifolia*, *S.cinerea*); смешанный ярус черники и водяники; покров из эфемероидов в дубраве; смесь крупных злаков (лисохвост, тимофеевка, овсяница луговая); лишайниковый ковер из кустистых лишайников в сосняке.

Большинство перечисленных признаков являются лишь внешним выражением специфики функционирования синузии. Для того чтобы установить эту специфику, необходимо рассмотреть признаки с точки зрения: 1) взаимоотношения растений в синузии; 2) взаимодействия коллектива растений, образующих синузию, со средой; 3) влияния коллектива растений, образующих синузию, на его отдельных членов; 4) взаимодействия синузии друг с другом. В конкуренцию за средства жизни — элементы питания, влагу, свет — могут вступать только растения со сходными потребностями. Однако для возникновения конкуренции этого недостаточно, кроме того, необходимо одновременное потребление вещества и энергии из одного источника. Для этого надземные или подземные части растений (либо те и другие) должны находиться в одном слое. Например, деревья и травы не могут конкурировать за свет, так как их фотосинтезирующие органы расположены в разных слоях. Не может возникнуть конкуренции за влагу между травами или кустарничками, корни которых находятся в подстилке, и деревьями, чьи корни расположены в минеральном горизонте и лишь частично в нижней части подстилки. Таким образом, в конкурентные отношения могут вступать растения одной или близких экобиоморф. По определению, принятому выше, именно такие растения входят в одну синузию. Следовательно, взаимоотношения растений в синузии носят характер конкуренции. Конкуренция в результате роста растений и увеличения потребностей приводит к дифференциации коллектива растений на господствующие и угнетенные; при достаточной длительности этих отношений — к гибели угнетенных, к самоизреживанию. В одновидовых синузиях конкуренция, предохраняя от перенаселения, обеспечивает устойчивость, длительное существование коллектива растений. Синузии же, образованные растениями разных видов, могут быть устойчивыми только в том случае, когда сопоставимы их конкурентная сила и конкурентная выносливость. Точнее должны перекрываться амплитуды конкурентной силы и конкурентной выносливости, так как они варьируют в известных пределах у растений одного и того же вида. Такие виды можно назвать *ценотинески родственными*. Г.Э.Дю Рие (Du Rietz, 1930) назвал способность растений образовывать устойчивые сочетания "социологическим родством". Количественные соотношения видов в синузии в относительно стабильных условиях среды поддерживаются постоянными благодаря конкуренции. При отсутствии ценотического родства более слабые виды элиминируются, поэтому в естественных условиях сколь-либо длительное существование растений таких видов в одной синузии невозможно. Подобная ситуация наблюдается в опытах В. Н. Сукачева и его учеников с ивами, гречихой, одуванчиком, типчаком (Сукачев, 1927, 1935, 1959; Успенская, 1929; Романова, 1947), при исследовании совместных посевов разных видов (Сочава, 1926; Шенников, Бахтеев, 1951; Шахов, 1947; Макаревич, 1960, и др.), а также сортосмесей и травосмесей. К концу опыта практически всегда нарушаются исходные соотношения биотипов или видов одной экобиоморфы. Преимущество по числу особей и жизненному состоянию получает один из биотипов или

видов, причем необязательно тот, который лучше развивается в чистом посеве. Иногда отдельные компоненты полностью исчезают, возможно потому, что амплитуды конкурентной силы и выносливости не совпадают, и конкурентно слабый партнер погибает. В смеси остаются только те особи, которые могут успешно конкурировать с сильным партнером. Примером служит смешанная синузия ели и сосны. В елово-сосновых древостоях сохраняются сосны со средним диаметром, заметно превышающим средний диаметр ели. Это вызвано тем, что деревья сосны того же диаметра, что и ели, обладают меньшей конкурентной силой и в результате конкуренции элиминируются. Приведенный пример позволяет сделать вывод, что включение растений в синузию определяется в первую очередь не их видовой принадлежностью, а наличием ценотического родства при экологическом сходстве. Таким образом, следствием происходящих в синузии коллизий является ценотический отбор, в результате которого подбираются партнеры, близкие по конкурентной силе. Сказанное выше относится к диффузному смешению особей разных видов. При групповом пятнистом размещении растений разных видов процессы конкуренции имеют свои особенности в пределах пятен. На основании этого такие пятна можно считать разными синузиями, несмотря на то, что они образованы растениями одной жизненной формы.

Тот факт, что растения одной жизненной формы или даже одного вида растут совместно на одном участке, недостаточен для отнесения всех их к одной синузии. В этом отношении представляет интерес характер взаимоотношений древостоя и расположенного под ним сомкнутого подростка в лесу. Процесс дифференциации в этих ценоэлементах идет самостоятельно, обособленно. В подросте, так же как и в древостое, формируются и господствующие, и угнетенные экземпляры. Если бы между растениями древостоя и подростка существовала конкуренция, то все особи подростка были бы угнетенными. Принимая конкуренцию между компонентами синузии в качестве ее необходимого признака, следует признать сомкнутый подрост отдельной от древостоя синузией. И вообще возрастные популяции одного вида относятся, как справедливо считает Т. А. Работнов (1950), к разным синузиям.

Отмеченную замкнутость ценотического процесса в синузии можно назвать *ценотической автономностью*. Эта автономность не абсолютна. Так, ценотический процесс в подчиненных синузиях, в частности в подросте, находится под прессом господствующей синузии (перехват влаги, света) и выражается в меньшем уровне прироста под пологом леса, чем вне его. Возникает вопрос, может ли существовать в естественных условиях конкуренция между растениями разных синузии. Теоретически, видимо, мы должны отбросить такую возможность: если существует пространственная разделенность (хотя бы по вертикали) или значительное расхождение в характере потребностей, то естественно отсутствует материальная основа конкуренции. Однако если в силу каких-либо обстоятельств, например в процессе смен сообществ, между растениями разных синузии и возникают конкурентные отношения, то растения с существенно большей конкурентной силой, как говорилось, элиминируют слабых партнеров, и такие сочетания синузии разрушаются. Устойчивы только такие комбинации синузии, между растениями которых устанавливаются не конкурентные отношения, а приспособительные, комплементарные, например отношения синузии ели и кислицы, сосны и зеленомошных синузий. По мере развития древостоев в первом случае формируется и развивается кисличный покров, а во втором — в сосняках на песках лишай-

никовый покров заменяется зеленомошным.

Обратимся к экологическим взаимодействиям в синузиях. В отличие от ценотических под ними подразумеваются воздействия, возникающие вследствие трансформации среды обитания. Здесь важны два обстоятельства. Во-первых, в изменении среды проявляется совокупный коллективный эффект: среда меняется под воздействием ценоэлементов — всех конфасций, ценоячеек, синузий. Во-вторых, измененная среда выступает как взаимодействующий элемент в системе среда—конфасций—ценоячейки—синузий. Поэтому конфасций, ценоячейки, синузий прямо, минуя фитоценоз, включаются в экосистему (Василевич, Ипатов, 1969). В этой системе синузий выступают по отношению друг к другу как создатели внешней среды. Благодаря пространственному расслоению ценоэлементов можно во многих случаях вычленивать вклад отдельных синузий в общую экологическую обстановку. Прежде всего это касается трансформации условий отправления жизненных функций, например создания микроклимата. В этом случае можно говорить о создании синузией своей среды.

Таким образом, синузий связаны друг с другом и другими ценоэлементами экологическими процессами. Экологические процессы неспецифичны, так как сходные или одинаковые изменения среды могут быть вызваны не только разными синузиями, но и неживыми объектами (особенно это касается ситуационных воздействий). Например, образованию зеленомошных синузий одинаково способствуют полог сосны, полог ели, поваленные деревья, валуны, плотные куртинки вереска: они создают притенение, необходимое для разрастания зеленых мхов. Подобная неспецифичность экологических воздействий приводит к автономности синузий иного рода: не существует жесткой связи данного типа синузий с определенной комбинацией типов синузий, т.е. синузиям присуща комбинационная неobligatorность. Естественно, максимальной автономностью такого рода обладают эдификаторные синузий, например, образованные древесными породами, крупными злаками, сфагновыми мхами и т.п., поскольку их существование зависит в основном от условий экотопа, в формировании же биотопа именно им принадлежит решающая роль. Поэтому имеет смысл говорить о комбинационной независимости синузий подчиненных ярусов. Таких примеров можно привести довольно много. Синузий ветреницы (*Anemona nemorosa*) встречаются под пологом березы, осины, серой ольхи, в разреженном ельнике. Одновидовая синузия, образованная черникой и смешанная из черники и брусники, встречается в комбинации с синузиями сосны и зеленых мхов или ели и зеленых мхов. Тростник, развиваясь на озерном мелководье, образует самостоятельное сообщество, но его заросли могут сочетаться с осоковым ярусом на болоте, а также входить в качестве нижнего яруса в заболоченный лес. В. Б. Сочава (1930) приводит пример автономности синузий, образованных овсяницей овечьей (*Festuca ovina*) и луговиком (*Deschampsia flexuosa*) на Северном Урале. Синузия овсяницы овечьей встречается в комбинациях: *Betula nana* — *Festuca ovina* — *Polytrichum commune*, *Lanx sibirica* — *Betula nana* — *Festuca ovina* — *Polytrichum commune*. Вместе с тем овсяница овечья в этих комбинациях может замещаться луговиком. Конечно, автономность синузий не безгранична, она относительна и проявляется в определенных экологических пределах, ограниченных экологическими амплитудами слагающих их видов. Так, упомянутая синузия ветреницы или синузий эфемероидов (*Scilla sibirica*, *Corydalis solida*, *Anemona ranunculoides* и др.) встречаются хотя и под пологом разных листопадных древесных пород, но только листопад-

ных, т. е. в таких условиях, где они обеспечены светом в период своего развития.

Относительность автономности синузий проявляется и в том, что в зависимости от сочетаний, в которых встречается синузия одного типа, в ней могут меняться сомкнутость (проективное покрытие) и соотношение видов, ее слагающих. Однако отмечены случаи относительной стабильности облия и соотношения видов. Так, Б. Н. Норин (1979) приводит данные для разных типов лесотундры (березовые редколесья южной лесотундры, еловые редины и редколесья типичной лесотундры, ерниковые и пятнистые тундры северной лесотундры), из которых следует, что среднее проективное покрытие *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune* колеблется лишь в пределах от 55 до 60% и от 27 до 39% соответственно. Следует отметить, что комбинационная необязательность отнюдь не свидетельствует о независимости синузий друг от друга. Независимыми (да и то, видимо, не абсолютно) могут быть только эдификаторные синузиды. Комбинационная необязательность подчиненных синузидов возникает вследствие сходного трансформирования некоторых факторов среды разными эдификаторными синузидами.

Следующий вопрос касается особенностей экологического влияния синузидов в целом на своих членов. Может ли существовать синузия, образованная видом, меняющим среду неблагоприятно для себя, или могут ли существовать синузиды, образованные разными видами, меняющими среду неблагоприятно для партнеров? Очевидно, что подобные синузиды разрушались бы на первых стадиях своего формирования. Видимо, в процессе эволюции среди видов, образующих плотные популяции, получали преимущество создающие экологический комфорт для всех членов синузидов. Не исключено, что могут существовать и виды, "вредящие" себе экологически, но тогда они не образуют плотные популяции или занимают в динамических рядах кратковременно существующие ниши. Исходя из этого, можно говорить еще об одном свойстве синузидов: в синузию входят растения, трансформирующие среду благоприятно друг для друга, и в результате наблюдается *самоблагоприятствование* для синузидов в целом. Это свойство приводит к тому, что в синузиде идет не только ценотический, но и экологический отбор растений по их сходству в воздействии на среду. Казалось бы, в этом случае эволюционный процесс должен привести к утрате экологической и ценотической специфики видами, образующими синузию. Однако этого не происходит. Эволюционный процесс сформировал устойчивые образования с сохранением относительной специфики видов, входящих в синузию. Синузиды обладают свойствами, обеспечивающими лабильность в меняющихся условиях среды. Это достигается неполным совпадением конкурентной силы видов, образующих синузию. В результате количественные соотношения видов складываются в разных условиях неодинаково, что позволяет синузидам сохраняться в сравнительно широком диапазоне внешних условий. Устойчивость синузидов обеспечивается и механизмом создания и поддержания самой синузиды благоприятной для себя среды.

Возникает противоречие: синузию могут образовывать виды, сходные по указанным выше признакам, а быть устойчивой, существовать в меняющихся условиях среды синузия может в случае, если растения в ней различаются. Это противоречие разрешается таким образом, что достигается равновесие между сходством и различием в виде неполного наложения амплитуд экологических и ценотических свойств видов. В итоге в синузиде сосуществуют хотя и сходные виды, но сохранившие свою специфику. Иллю-

страцией сказанному может служить зеленомошная синузия, основу которой составляют виды *Pleurozium schreben*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D.scoparium*. Большое экологическое сходство (но не тождество) и ценотическое родство этих видов обеспечивает их совместное существование. Несовпадение экологических оптимумов и неполное совпадение экологических амплитуд, а также создание благоприятной микроклиматической обстановки в ковре делают зеленомошную синузию чуть ли не вездесущей. При изменении экологической обстановки соотношение видов синузии меняется (вплоть до представленности одним-двумя видами), а как совокупность зеленых мхов синузия остается неизменной.

Подводя итог, отметим два морфологических признака синузии: это коллективы растений, образованные одной или близкими жизненными формами, растения в ней сомкнуты надземными или подземными органами. Синузии характеризуются следующими функциональными особенностями. Входящие в состав синузии растения обладают сходством в потребностях, ценотическим родством, сходством в трансформации среды в благоприятную для себя и своих партнеров сторону. В синузии идет единый ценотический процесс, он замкнут и в этом смысле автономен. В синузии идут и ценотический, и экологический отборы. Она связана с компонентами экосистемы экологическими процессами. Синузии свойственна *комбинационная необязательность*.

Гиперсинузия. В отличие от синузии гиперсинузия, которая также относится к инфраценоэлементам, т. е. не охватывает всех слоев растительного покрова, образуют растения разных жизненных форм.

Для гиперсинузии характерно наличие эдификаторного элемента. Им может быть отдельная особь (конфасция), группа особей (ценоячейка или синузия). Чаще всего в качестве *эдификаторного элемента* выступают совокупности растений, надземные части которых занимают верхнее положение. В этом случае он имеет большой объем, часто образует большую массу и, трансформируя комплекс экологических факторов, создает биотопоэкологическую нишу, в которой растения подчиненных элементов находят благоприятные условия. Гиперсинузии легче обнаружить в лесу, где расслоение по вертикали более выражено, чем в травянистых типах растительного покрова. Примером четко выраженной гиперсинузии может служить ель под пологом соснового яруса с напочвенным покровом в ее подкрановом пространстве (см. гл.3. "Фитогенные поля"). Поскольку изменение напочвенного покрова под елью, безусловно, вызвано ее влиянием, связь этих элементов очевидна и мы объединяем их в гиперсинузию.

В разреженных лишайниковых сосняках под плотными кустиками вереска развиваются латки зеленых мхов. Совокупность вереска и зеленого мха может квалифицироваться как гиперсинузия на том основании, что именно вереск, притеняя, создает условия (понижение температуры в жаркое время суток, увеличение влажности воздуха и пр.) для поселения здесь мха. В приведенных примерах в качестве эдификаторного элемента выступали конфасции, в этом случае размеры гиперсинузии сравнительно невелики. Они существенно увеличиваются, если эдификаторами являются ценоячейки или синузии. Примером последнего служит подрост ели с нижними ярусами под ним в березовом лесу (табл.б.1). Здесь также сильно меняется напочвенный покров под пологом елового подроста по сравнению с покровом в чистом березняке: заметно уменьшается количество видов, меняются их количественные соотношения, появляется новый доминант—кислица, характерное растение из свиты ели.

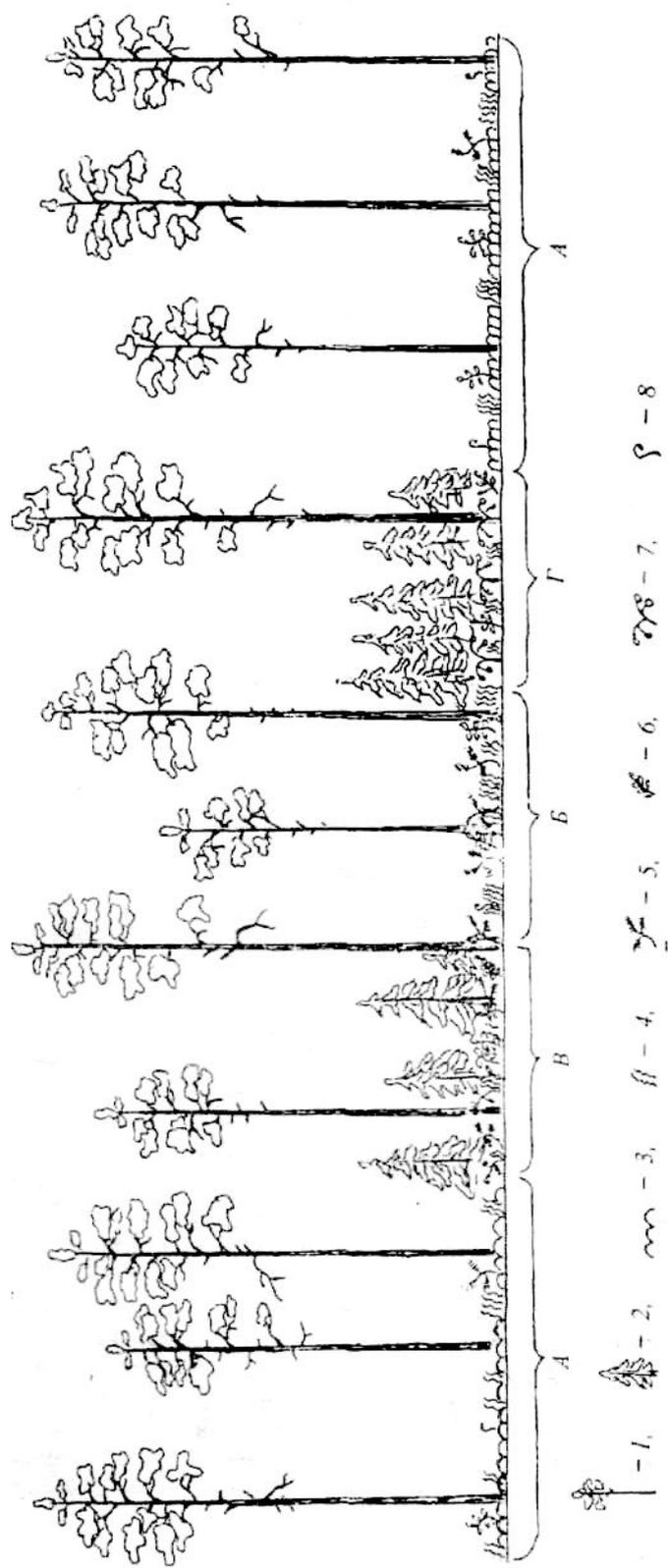
Таблица 6.1

Виды	Травяной ярус в березняке и гиперсинузии ели			
	Проективное покрытие (%) и характер		размещения	
	Березняк (фон)		Гиперсинузия ели	
Общее проективное покрытие	40		60-70	
<i>Aegopodium podagraria</i>	10	+++	5	+++
<i>Hepatica nobilis</i>	10	+++	25	+++
<i>Galeobdolon luteum</i>		+++	5	++
<i>Anemonoides nemorosa</i>	5	+++	3	++
<i>Solidago virgaurea</i>		++	1	++
<i>Pteridium aquilinum</i>		++		+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	2	+++		++
<i>Oxalis acetosella</i>		+	35	+++
<i>Convallaria majalis</i>	5	++		
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2	+++		
<i>Trollius europaeus</i>		++		
<i>Angelica sylvestris</i>	5	+++		
<i>Geum rivale</i>		+++		
<i>Geranium sylvaticum</i>		+		
<i>Pulmonaria officinalis</i>		+		
<i>Rubus saxatilis</i>		+	2	++
<i>Asarum europaeum</i>		+	2	++
Количество видов	17		10	

Примечание. Древостой образован *Betula verrucosa*, высота 22-25 м, сомкнутость 0.6-0.7. Подлесок: единично липа, клен, рябина, смородина. Еловая гиперсинузия— *Picea abies*, высота 3-7м, сомкнутость 0.5. Условные обозначения: + -- единичные экземпляры; + +---единичные, размещены равномерно; + + + -- пятнами, в пятнах не сомкнуты; +++ — сомкнуты в группах.

Можно различать гиперсинузии разных порядков (рис.6.3) в зависимости от числа жизненных форм, образующих синузии (двучленные — дипло-, трехчленные — тератогиперсинузии). Следует иметь в виду, что подчиненными элементами в гиперсинузии могут быть и конфасции, и ценочайки, и синузии, объединенные в единый комплекс условиями биотопа, которые создаются эдификаторным элементом. Причем подчиненные элементы могут контактировать либо вовсе не находится в контакте. Примером могут служить пристволовые повышения ели в заболоченном ельнике с отдельными экземплярами *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, мелкими латками зеленого мха и пр. Эдификаторный элемент в гиперсинузии необязательно занимает верхнее положение. В незаболоченных лесах иногда формируются сфагновые подушки с определенным набором произрастающих в них и на них трав и кустарничков. В сомкнутых сосняках (особенно со вторым ярусом сосны) на песчаных почвах с низким уровнем грунтовых вод формируется сплошной ковер из зеленых мхов с мощной подстилкой. Эта подстилка — хороший субстрат для черники, проективное покрытие которой составляет 30-40%. Несомненно, что зеленые мхи с черникой образуют гиперсинузию, эдификатором в которой выступают зеленые мхи, т. е. и здесь эдификаторная синузия занимает нижнее положение.

Роль компонентов в гиперсинузии может меняться с течением времени. Так, при заболачивании елового леса ковер зеленых мхов сменяется



покровом *Polytrichum commune* и эдификаторная роль переходит от древостоя к нижнему ярусу.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что системообразующими связями в гиперсинузии являются экологические взаимодействия, возникающие в результате трансформации среды.

Аналогами гиперсинузии, видимо, являются синузии высоких порядков Гамса и конгрегация, понятие, предложенное Н. А. Миняевым в 1937 г. (публикация 1963г.) и В.В.Петровским (1961). В отличие от гиперсинузии, относящейся к инфраценоэлементам, конгрегации могут выступать и в качестве ультраценоэлементов, охватывающих всю толщу растительного покрова, особенно применительно к растительности тундр. При необходимости обозначить комплекс подчиненных элементов в рамках гиперсинузии можно использовать понятие "синстрат", предложенное А. Е. Катениным (1972).

Гиперсинузия в целом и ее эдификаторный элемент, находясь "внутри" растительного покрова, безусловно подвержены влиянию окружения. Это достаточно очевидно, поэтому приведем только один пример. В примыкающих друг к другу сосняке и молодом березняке в одних экотопических условиях напочвенный покров различается вследствие специфики воздействия на среду лесобразующих пород (в первую очередь это касается почвенных условий). Это приводит к тому, что напочвенный покров под молодыми елями в этих сообществах, несмотря на их сильное средообразующее влияние, также имеет свои особенности. Так, в сосняке в подкroновом пространстве ели больше черники, зеленых мхов; в березняке под полог ели проникают ландыш и марьянник.

Ультраценоэлементы. Ультраценоэлементы обладают по существу теми же признаками и свойствами, что и гиперсинузии, но в отличие от последних они охватывают всю толщу растительного покрова, представляя собой весь растительный покров в данной точке. Здесь также выражен эдификаторный элемент, и в зависимости от его характера можно выделить следующие ультраценоэлементы: *коном* (эдификатор конфасция), *ценом* (эдификатор ценоячейка), *сином* (эдификатор синузия). Различия между этими ультраценоэлементами в основном количественные: в ряду коном — ценом — сином размеры ценоэлемента увеличиваются, одновременно усиливается воздействие на подчиненные элементы. Различаются эти ультраценоэлементы и своим строением. Кономы, а чаии и ценомы

Рис.6.3. Гиперсинузии в сосновом синоме (средняя сомкнутость сосны 0.4).

А — комплекс зеленомошных и лишайниковых синузий. Общее проективное покрытие 95%. Синузии: зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*) — 60%, кустистые лишайники (*Cladina arbuscula*, *Cl.rangiferina*) — 60%. Конфасции: *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*. Подстилка 2-3см.

Б — Гиперсинузия вересково-зеленомошная, проективное покрытие 100%. Синузии: *Calluna vulgaris* — 40%, зеленые мхи — 95%. Конфасции: *Vaccinium vitis-idaea*, *Lerckenfeldia flexuosa*. Подстилка 2—1см.

В — Гиперсинузия елово-вересково-бруснично-зеленомошная, проективное покрытие 100%. Синузии: подрост *Picea abies*, сомкнутость 0.3-0.4; зеленые мхи (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium proliferum*), проективное покрытие 100%; *Calluna vulgaris* — 13%. *Vaccinium vitis-idaea* — 25%. Конфасции: *Lerckenfeldia flexuosa*, *Convallaria majalis*, *Trisetalia europaea*. Подстилка 3-6см.

Г — Гиперсинузия елово-зеленомошно-кустарничковая. проективное покрытие 100%. Синузии: подрост *Picea abies*, сомкнутость 0.5-0.6; зеленые мхи, проективное покрытие 100%, кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V.vitis-idaea*) — 25%. Конфасции: *Lerckenfeldia flexuosa*, *Trisetalia europaea*. Подстилка 4-8см.

1—сосна, 2—ель, 3—кустистые лишайники, 4 — зеленые мхи, 5—вереск, 6 — брусника, 7—черника. 8—лерхенфельдия.



Рис. 6.4. Коном дуба на лугу (пойма р. Луги, Ленинградская обл.).

Дуб: высота 18м, диаметр кроны 12м, диаметр ствола 0.7м.

1 — *Anemona nemorosa*, 2—*Paris quadrifolia*, 3— *Maianthemum bifolium*, 4 — *Sedum telepkium*, 5—*Convallaria majalis*, 6— *Lysimackia nummularia*, 7— *Galium boreale*, 8—*Festuca rubra*, 9—*Desckampsia cespitosa*, 10—*Antkoxanthum odoratum*, 11 — *Alchemilla* sp., 12—*Leontodon hispidus*, 13—*Ccntaxurca phrygia*, 14— *Trifolium repens*, 15, 16—*Pleurozium schreberi*, *Thuidium abietinum*.

имеют кольцевое строение. В синомах же при более или менее равномерном размещении особей в эдификаторной сииузии, хотя и имеются краевые зоны, на большей части пространства подчиненные элементы довольно однородны. Если коном (во многих случаях и ценом) не делим, то сином может включать в себя кономы и ценомы. Как правило, самостоятельность, т. е. независимость от окружения, увеличивается в ряду коном — ценом—сином.

Выраженность ультраценоэлементов зависит от размеров, массы, плотности эдификаторных элементов, тем самым от степени трансформации ими среды. В связи с этим ультраценоэлементы просто обнаружить в лесу и сложнее на лугу. Четко выраженные кономы и ценомы формируются на лугах в результате воздействия одиночно стоящих деревьев и групп кустарников (рис.6.4, см. также гл.3, "Фитогенные поля"). Тщательный анализ строения и структуры кономов дуба (*Quercus robur*), липы (*Tilia cordata*), сосны (*Pinus sylvestris*), березы (*Betula pendula*) выполнен Ю.И.Самойловым (1983, 1986, 1993).

Чем сильнее влияние дерева на среду, тем радикальнее изменения травяного покрова в зоне его влияния и тем более своеобразно выглядит коном, например коном ели на лугу с господством осоки дернистой (*Сagex cespitosa*) (см. рис.4.16). В результате трансформации ивовыми кустами среды формируются ивовые кономы (табл.6.2). Контрастность (по сравнению с фоном) биотопов, создаваемых на лугах отдельными деревьями и кустарниками или их группами, приводит к четко морфологически выраженным ультраценоэлементам. В лесу же кономы отдельных деревьев могут иметь подчиненные элементы, флористически меньше отличающиеся от фона. Таков коном ели в березовом синоме (рис.6.5, табл.6.3). Здесь

ель оказывает влияние на травяной покров главным образом путем значительного снижения освещенности и количества осадков под кроной. Подстилка же образуется за счет смешанного опада ели и березы и не очень сильно отличается от подстилки фона— березового синома. По этой причине травяной покров реагирует в зоне влияния ели резким (в 11-13 раз) снижением проективного покрытия и лишь частично изменением видового состава. Растения одного вида в зависимости от состояния (размеров, морфологических особенностей, плотности образуемых групп) могут по-разному изменять среду, что приводит к образованию нескольких ультраценоэлементов на территории, занятой одним эдификатором. Такой случай показан на рис.6.6, табл.6.4). Кроны старых сосен приподняты, и под их полог проникает значительно больше света, чем под более молодой древостой, поэтому сформировался ценом с напочвенным покровом, отличающимся от покрова фонового синома.

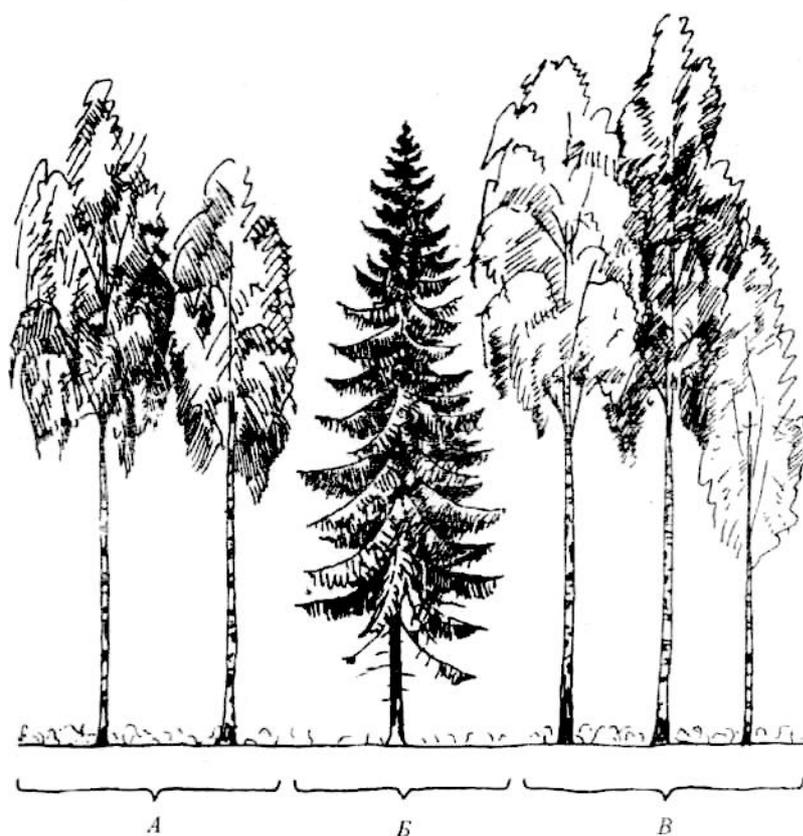


Рис. 6.5. Коном ели в березовом лесу (Ленинградская обл.).

А, В — березовый сином; древостой 7Б2Ол1Ос, сомкнутость 0.6, высота 12м; *Б* — коном ели (отдельно стоящая ель, высота 10м, живая крона на высоте 50см от земли, диаметр кроны 2 м).

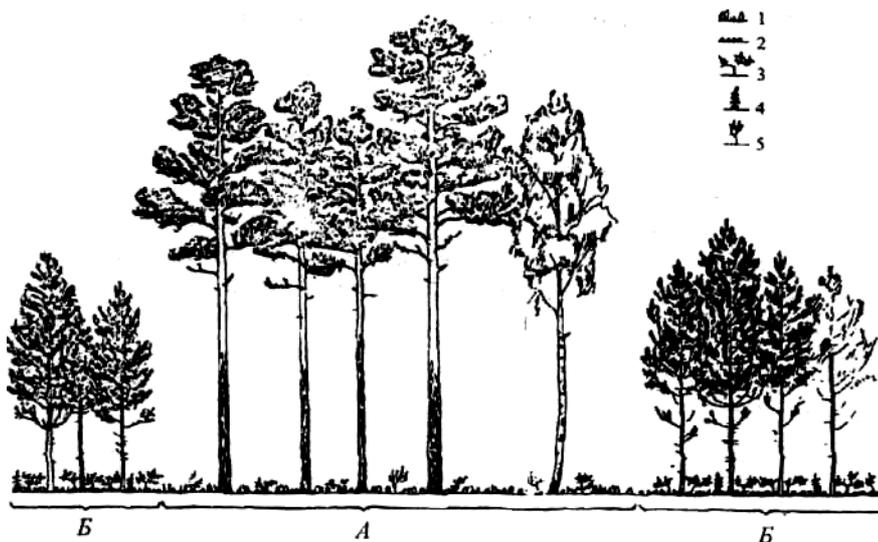


Рис.6.6. Ценом и сином сосны (Карелия).
 А — ценом сосны: высота сосны 18-25 м, диаметр — 25-50 см; высота березы—22 м, диаметр 40см. Редкий подрост сосны, высота 40-50см.
 Б — сином сосны: сомкнутость 0.7, высота 10—12 м, диаметр 10—15 см. Редкий подрост ели, высота до 50см.
 1 —кустистые лишайники. 2 — зеленые мхи, 3— *Vaccinium myrtillus*, 4 — *V. vitis-idaea*, 5—**r CaUuna vulgaris*.

Таблица 6.2
 Характеристика изменений травянистого яруса под воздействием ив

Виды	Номер участка			
	1	2	3	4
<i>Calamagrostis canescens</i>	Ф	Ф	Ф	-
<i>Filipendula ulmaria</i>	Ф	Ф	+	Ф
<i>Latkyrus pratensis</i>	-	+	Ф	Ф
<i>Carex sylvatica</i>	-	Ф	-	-
<i>Elymus caninus</i>	-	Ф	-	-
<i>Chamerion angustifolium</i>	-	Ф	-	-
<i>Urtica dioica</i>	-	Ф	-	-
<i>Cirsium vulgare</i>	-	Ф	-	-
<i>Vicia cracca</i>	-	Ф	-	-
<i>Melampyrum nemorosum</i>	-	Ф	-	-
<i>Carex vesicaria</i>	-	-	Ф	-
<i>Elytrigia repens</i>	-	-	Ф	-
<i>Cenizaurea jacea</i>	-	-	Ф	-
<i>Galium mollugo</i>	-	-	Ф	-
<i>Juncus effusus</i>	-	-	Ф	-
<i>Potentilla anserina</i>	-	-	Ф	-
<i>Ranunculus acris</i>	-	-	Ф	-
<i>Valeriana officinalis</i>	+	-	Ф	-
<i>Pkleum pratense</i>	-	+	Ф	-
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ф	-	+	-
<i>Carex cespitosa</i>	КК	-	Ф	-
<i>Deschampsia cespitosa</i>	-	Ф	+	К
<i>Agrostis stolonifera</i>	-	КК	Ф	К

Окончание табл. 6.2

Виды	Номер участка			
	1	2	3	4
<i>Camex acua</i>	Ф		К	К
<i>Equisetum palustre</i>	+	-	КК	-
<i>Geum rivale</i>	-	+	КК	-
<i>Rumex acetosa</i>	-	-	КК	-
<i>Mentha arvensis</i>	-	-	КК	-
<i>Sonchus arvensis</i>	-	-	КК	-
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	-	-	КК	-
<i>Scutellaria galericulata</i>	КК	-	К	-
<i>Equisetum fluviatile</i>	К	-	-	-
<i>Veronica longifolia</i>	к	-	-	-
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	к	-	-	-
<i>Geranium pratense</i>	-	к	-	-
<i>Calamagrostis epigeios</i>	-	к	-	-
<i>Galium palustre</i>	-	-	-	К
<i>Viola palustris</i>	К	-	К	-

Примечание. Ф — вид наиболее активен на лугу, КК — на краю кроны, К — под кроной, + - вид представлен равномерно во всех зонах, - --вид отсутствует или не достаточно обилен для проведения статистического анализа. Приведены виды, обилие которых достоверно различается на 1 % уровне значимости в разных зонах, хотя бы на одном участке. Участок 1: притеррасная часть поймы, куст *Salix cinerea*, возраст 18 лет, размер конома 8 X 8м. Участок 2: вырубка, куст *Salix phylicifolia*, возраст 18 лет, размер конома 7 X 7,5м. Участок 3: суходольный щучковый луг, куст *Salix cinerea*, возраст 15 лет, размер конома 7 X 8м. Участок 4: пойменный луг, куст *Salix phylicifolia*, возраст 10 лет, размер конома 4 X 4.5м.

Таблица 6.3

Коном ели в березовом лесу

Виды	А	Б	В
Общее проективное покрытие (%)	65	5	55
<i>Geranium sylvaticum</i>	с	р	н
<i>Angelica sylvestris</i>	н	р	р
<i>Fragaria vesca</i>	р	-	н
<i>Oxalis acetosella</i>	н	-	р
<i>Melica nutans</i>	р	р	н
<i>Solidago virgaurea</i>	н	р	и
<i>Trollius europaeus</i>	р	-	н
<i>Equisetum sylvaticum</i>	р	р	р
<i>Galanthus bifolium</i>	р	р	р
<i>Milium effusum</i>	р	-	
<i>Pyrola media</i>	р		р
<i>Stellaria media</i>	р	-	-
<i>Trientalis europaea</i>	р	р	р
<i>Veronica chamaedrys</i>	р	р	р
Число видов	14	8	13

Примечание, с — согосподствующий, н — наполнитель, р — редкий. См. рис.6.5.

Таблица в.4

Ценом и сином сосны

Виды	А	Б
Общее проективное покрытие		
мохово-лишайникового покрова (%)	90	100
<i>Cladina rangiferina</i> } <i>Cladina arbuscula</i> }	г	-
<i>Polytrichum commune</i>	н	р
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	г
<i>Dicranum polysetum</i>	-	н
<i>Hylocomium splendens</i>	-	р
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-	р
Общее проективное покрытие		
травяно-кустарничкового покрова (%)	5	60
<i>Vaccinium myrtillus</i>	р	г
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	р	с
<i>Calluna vulgaris</i>	р	-
<i>Melampyrum pratense</i>	-	р

Примечание, г — господствующий, с — согосподствующий, н — наполнитель, р — редкий. См. рис. 6.6.

Таблица 6.5

Коном осоки дернистой

Виды	А	Б	В
Общее проективное покрытие			
травяного покрова (%)	100	100	10
1. <i>Carex cespitosa</i>	г	г	
2. <i>Carex acuta</i>	-	-	с
3. <i>Filipendula ulmaria</i>	н	н-с	с
4. <i>Alpecurus pratensis</i>	н	н	-
5. <i>Geum urbanum</i>	р	р	н
6. <i>Poa trivialis</i>	-	н-р	-
7. <i>Viola palustris</i>	р	р-н	р
8. <i>Galium uliginosum</i>	-	р-н	-
9. <i>Anthriscus sylvestris</i>	р	р	-
10. <i>Carex diandra</i>		р	-
11. <i>Equisetum palustre</i>	р	-	-
12. <i>Equisetum fluviatile</i>		-	р
XZ. <i>Galium palustre</i>	р	р	-
14. <i>Geranium sylvaticum</i>	р	р	-
15. <i>Lathyrus sylvestris</i>	-	р	-
IS. <i>Lysimachia vulgaris</i>	-	р	-
17. <i>Myosotis palustris</i>	р	р	-
18. <i>Paris quadrifolia</i>	-	р	-
19. <i>Ranunculus auricomus</i>	р	р	-
20. <i>Rubus saxatilis</i>	р	-	-
21. <i>Rumex acetosa</i>	р	р	-
22. <i>Thalictrum aquilegifolium</i>	р	-	-
23. <i>Veronica chamaedrys</i>	-	р	-
24. <i>Vicia cracca</i>	-	р	-
Проективное покрытие			
мохового покрова (%)	15	35	30
(<i>p. Mnium</i> , <i>p. Climacium</i> и др.)			
Моховой покров в основном по бокам кочек			

Примечание, г — господствующий, с — согосподствующий, н — наполнитель, р — редкий. См. рис. 6.7.

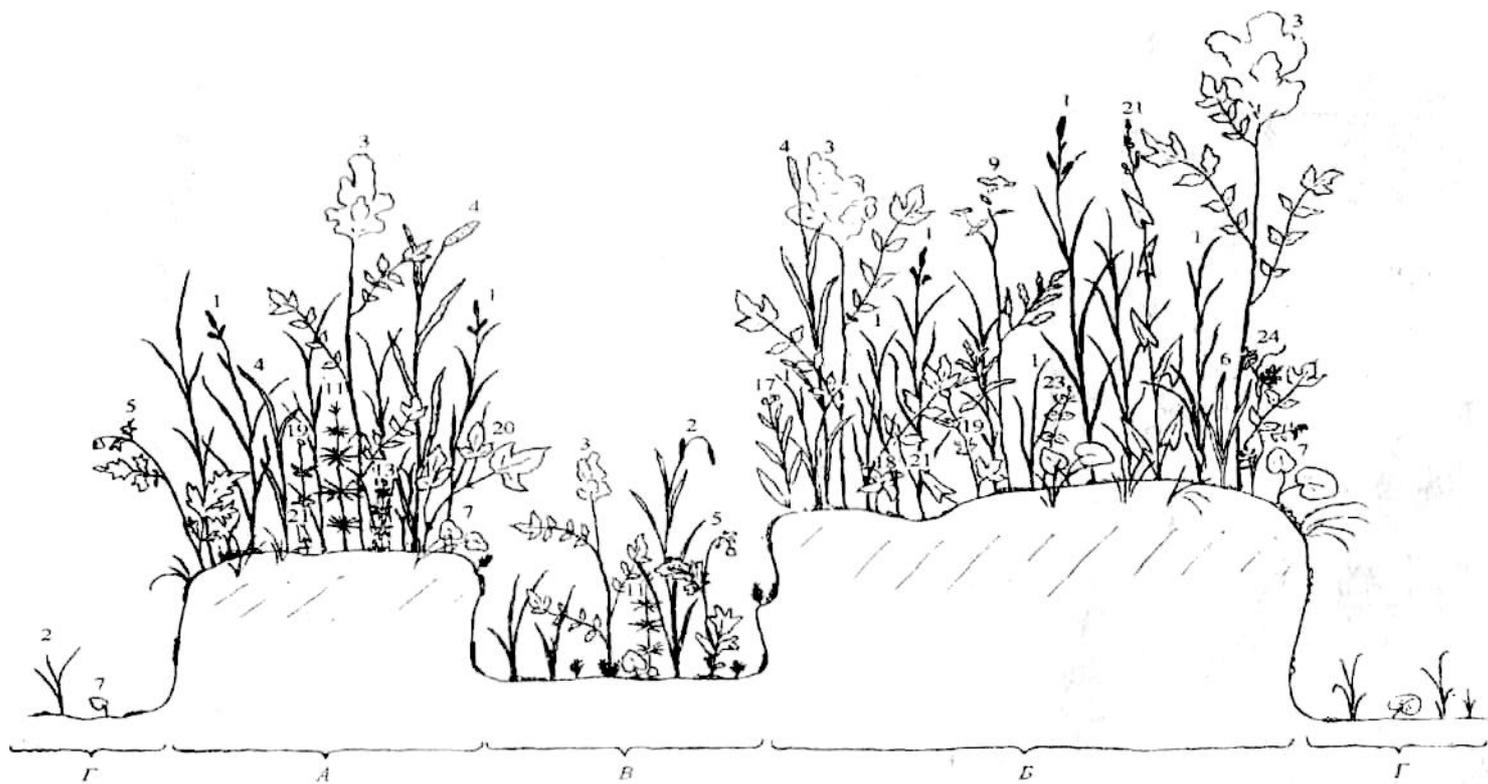


Рис.6.7. Коном *Carex cespitosa* (заболоченный луг, пойма р. Луга, Ленинградская обл.).

А — кочка *Carex cespitosa*, высота 25–30 см, ширина 25 см; Б — кочка *Carex cespitosa*, высота 35–45 см, ширина 30 см; В — сырое понижение между кочками, покрыто отмершей травой. Травянистый покров редкий. Г — жидкий ил между кочками. 1–24 — см. табл. 6.5.

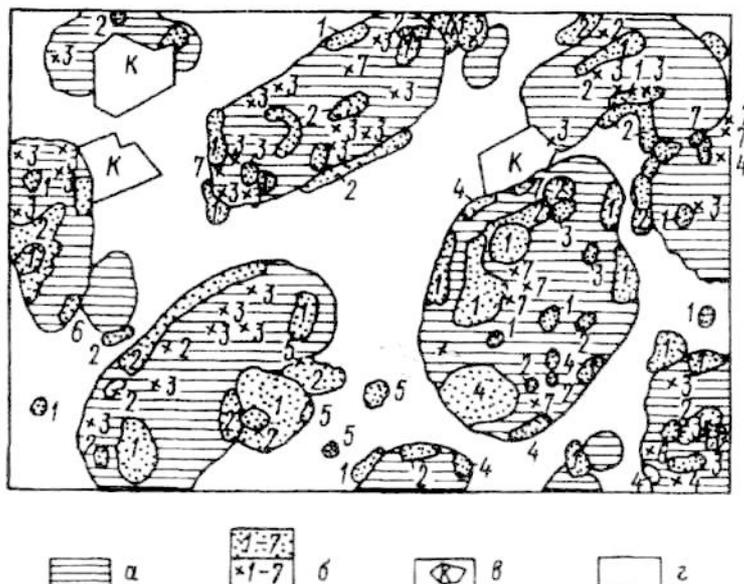


Рис.6.8. Кономы (ценомы) *Oxytropis immersa* (Восточный Памир) (по: Ухачева, 1974).

a—*Oxytropis immersa*; *б*—остальные компоненты: 1 — *Potentilla pamirica*, 2— *Hordeum turkestanicum*, 3—*Poa glauciculm.it*, 4 — *Pyrthrum pyrethroides*, 5—*Oxytropis tianschanica*, 6—*Artemisia viridis*, 7—*Plantago arachnoidea*; & — камни, *г*—почва, лишенная растений.

Мощными эдификаторами и тем самым создателями ультраценоэлементов выступают растения, образующие кочки (рис. 6.7, табл.6.5), и растения-подушки (рис.6.8). Растения, населяющие кочки и подушки, находят здесь благоприятный субстрат в виде разлагающегося органического вещества. В кочках осоки дернистой благодаря дренажу растения избавлены от избытка влаги и обеспечены аэрацией. Напротив, в субстрате подушек *Oxytropis immersa* содержится в 4-4,5 раза больше гигроскопической влаги, чем в верхнем слое оголенного субстрата, таким образом при дефиците влаги в условиях высокогорья создаются относительно комфортные условия для населяющих подушки растений. Видимо, положительную роль играет и смягченный температурный режим в толще подушки. Оба ультраценоэлемента квалифицированы как кономы, но не исключено, что эдификаторы представлены множеством особей, тогда эти образования должны быть отнесены к категории ценомов или синомов. Однако природа таких коллективов растений не вызывает сомнения: все они ультраценоэлементы. Характер средообразующей роли эдификаторных ценоэлементов определяется как видовой их спецификой, так и особенностями экотопа. Своеобразны ценоэлементы, образуемые в аридном климате черным саксаулом (*Haloxylon ammodendron*), в тканях которого накапливается большое количество солей. В результате разложения опада черного саксаула происходит засоление почвы. Под кронами саксаула выпадает осока, а по периферии разрастаются солеустойчивые виды (*Londesia enantha*, *Kochia schrenkiana*, *Schismus arabicus*, *Salsola praecox* и др.), не встречающиеся среди осоки. При этом по мере разрастания саксаула и смыкания его крон отдельные кономы и ценомы

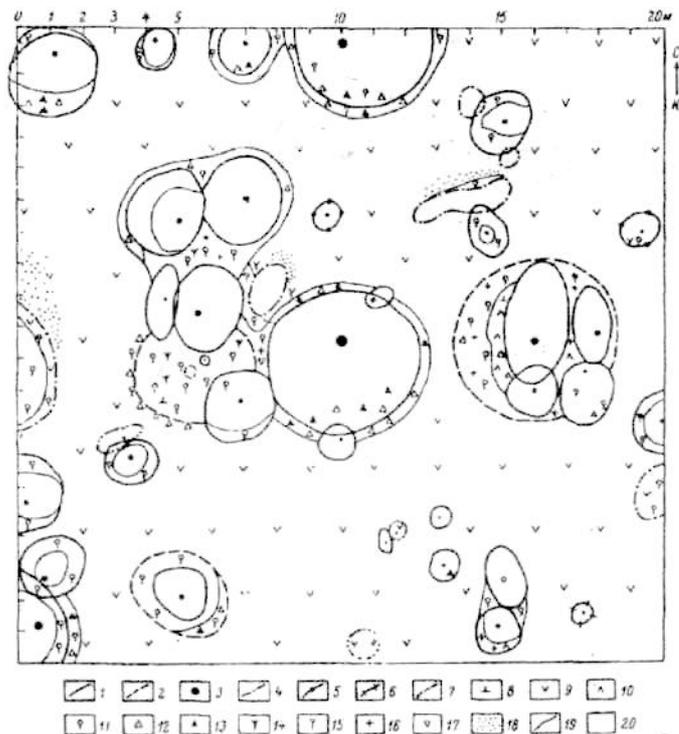


Рис.6.9. Ультраценоэлементы в разреженных черносаксаульниках (по: Мирошниченко, 1986).

1-2—проекция крон: 1 — *Haloxylon ammodendron*, 2—отмершие особи черного саксаула; 3—положение стволов; ^-7—проекция крон: 4—*Ephedra strobilacea*, 5—*Calligonum caput-medusae*, 6—*C.rubescens*, 7—*C.setosum*; 8—всходы черного саксаула; 9—*Carex physodes*; 10—*Schismns arcuata*; 11—*Microcepkala lameUata*; 12—*Londesia eriantha*; 13—*Kochia schrekiana*; 14 — *Suaeda arcuata*; 15 — *Papaver pavoninum*; 16—*Ceraioccephalus Jaicaius*; 17—*Atripitx dimorfostegia*; 18—*Tortula destrorum*; 19—границы микрогруппировок; 20—голые части подкронных пятен.

сливаются в сином. Попутно отметим, что черный саксаул в обоих случаях (рис.6.9,6.10) образует синузии, так как корни его смыкаются (по данным Ю.М. Мирошниченко, например, корни 25-летнего саксаула простираются от ствола на 5 м, а у более старых растений достигают длины 12м).

В растительном покрове, образованном травами (луга, степи), ультраценоэлементы, как правило, менее явно выражены. Это связано с меньшими размерами растений, меньшей фитомассой, меньшей дифференцированностью покрова по вертикали. Тем не менее на лугах и в степях образуются ультраценоэлементы. Ю. И. Самойловым исследованы на пойменном лугу кономы *Achyrophorus maculatum*, *Convallana majalis*, *Deschampsia cespitosa*, *Nardus stncta*. На основе данных о микроклимате и почвенных анализов им установлено, что трансформация экотопа наблюдается в пределах проекции надземных органов. В этой зоне численность и масса видов соседей значительно меньше, чем вне зоны влияния.

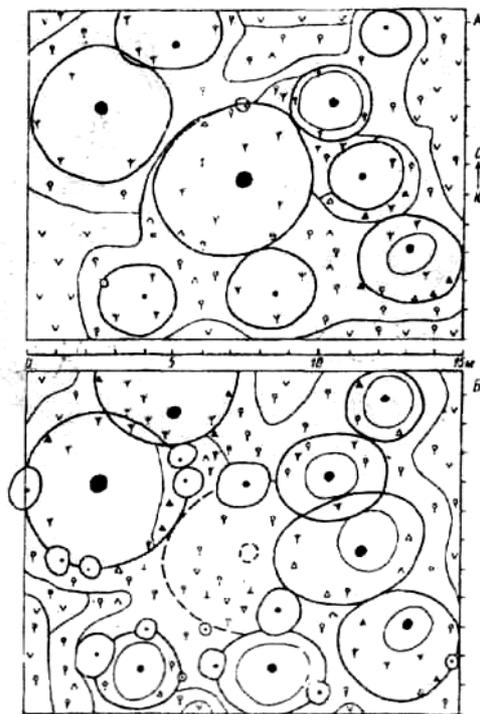


Рис. 6.10. Динамика ультраценоэлементов в черносаксаульниках.
 А—1965 г., Б—1984г. Остальные обозначения, как на рис.6.9.

Например, в пределах влияния розетки *Achyrophorus maculatus* создается зона "разряжения", где уменьшается (по сравнению с фоном) число побегов *Lerchenfeldia flexuosa*, *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*. В кономы щучки (*Dcschampsia cespitosa*) входят растения видов: *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*, *Nardus stricta*, *Achillea millefolium*, *Convallana majalis*, *Rumex acetosa*, *R.acetosella*, *Solidago virgaurea*, *Stellana graminea*, *Plantago lanceolata* и др. Практически у всех видов обнаружена слабая, но достоверная зависимость числа побегов от расстояния до центра дернины щучки: вид отсутствует или очень малочислен в дерновине, число побегов несколько увеличивается, а затем резко возрастает за краем дерновины и быстро выравнивается при удалении от нее. Вне дерновинок слабое влияние щучки обнаружено только на овсяницу красную (*Festuca rubra*). Очевидно, что коном ограничен пределами дерновины щучки.

При смыкании полей влияния эдификаторных растений образуются ценомы и синомы. Однако для того чтобы в каждом конкретном случае определить, имеем ли мы дело с ультраценоэлементом или с коллективом растений иной природы, необходимы знания о взаимодействии растений, а их накоплено немного. Поэтому наши заключения только на основе строения могут быть правдоподобны, но необязательно истинны. Например, возможно является кономом куртина таволги (*Filipendula ulmaria*) диаметром 40см с проективным покрытием 100%, под которой растут хилые экземпляры манжетки (*Alchimilla vulgaris*), ландыша (*Convallana majalis*), тысячелистника (*Achillea millifolium*), марьянника лесного (*Melampyrum sylvaticum*), купальницы (*Trollius europaeus*). Невысокая жизненность этих видов как будто бы свидетельствует о том, что они находятся под "прес-

сом" таволги. Но менее очевидно, что ценомом может считаться куртина василька (*Centaurea jacea*) (диаметром 30 см, с проективным покрытием 95%), с отдельными экземплярами в ее пределах *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Convallaria majalis*, *Vicia cracca*, так как внешний вид этих растений не отличается от особей, растущих вне куртины василька.

Среди ультраценоэлементов коном представляет собой элементарное образование, поскольку он неделим на этом уровне. Ценомы же могут включать в себя отдельные кономы; в сином могут входить как кономы, так и ценомы. При неравномерном размещении растений эдификаторных элементов степень трансформации ими среды, естественно, неодинакова в разных зонах плотности, и, следовательно, жизненность, обилие и соотношение подчиненных видов (ассектаторов) могут различаться в этих зонах. Например, в синоме черного саксаула просматриваются отдельные кономы (рис.6.9, 6.10). Вместе с тем подчиненные элементы имеют и общие черты, отражающие влияние эдификаторов.

В синомах старого соснового леса в подкрановом пространстве отдельных сосен изрежен напочвенный покров, резко снижено обилие мхов и лишайников в результате накопления большого количества опада хвои, веток, коры. Более или менее стойкой оказывается брусника — это коном сосны. Под плотными группами сосен, формирующих ценомы, зеленые мхи образуют сплошной ковер, а на участках с разреженным древостоем значительную роль наряду с мхами играют кустистые лишайники. Таким образом, сосновый сином представляет собой в этом случае довольно сложное образование.

Приведенным перечнем ценоэлементов, по-видимому, не ограничивается их число. Описаны лишь простые формы организации ценоэлементов. В частности, может сложиться ситуация, когда практически невозможно выделить эдификаторный элемент. Приведем конкретный пример. На пойменном лугу визуально четко выделяется пятно (размер 3x3 м), в котором диффузно перемешаны следующие основные виды: *Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Deschampsia cespitosa*, *Alopecurus pratensis*, *Centaurea jacea*, *Knautia arvensis*, *Equisetum pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Gahum boreale*, *Geum rivale*, *Geranium sylvaticum* и др. Общее проективное покрытие составляет около 80%. Проективное покрытие злаков и разнотравья распределяется поровну, преобладание какого-либо вида не наблюдается, щучка плотных дерновин не образует. Ценоэлементы визуально не просматриваются. По-видимому, и эколого-статистический анализ также не дал бы результатов. Возможно, здесь вся совокупность растений выступает эдификатором по отношению к самой себе. Такое образование можно было бы назвать *гетеросиномом*, однако из-за отсутствия материалов мы не рискуем обсуждать вопрос о сложных формах ценоэлементов.

Ценопопуляция, консорция. В заключение остановимся на двух понятиях: "ценопопуляция" и "консорция", которые нередко относят к элементам фитоценоза, но с нашей точки зрения не являются таковыми. Прежде всего это касается чрезвычайно популярного понятия "ценопопуляция". Популяция — совокупность индивидумов, между которыми может существовать или существовал в прошлом обмен генетической информацией. Таким образом, растения в популяции объединены генетическим сходством. Популяция представляет собой естественную совокупность растений. Ценопопуляция — искусственно вычленяемая часть популяции, к ней относятся особи одной популяции, представленные в конкретном фитоценозе. Ценопопуляция выделяется по принадлежности к территории, соответствующей фитоценозу (в свою очередь, выделяемому по разным

основаниям), а не по собственным признакам. Между особями одной ценопопуляции могут возникать ценогенетические и экологические взаимодействия, причем часто не между всеми, а только частью их. Но эти взаимодействия не обязательны для ценопопуляции и не являются ее признаком. Ценопопуляция (или ее часть) может представлять собой ценоэлемент благодаря тому, что особи, образующие его, объединены ценогенетическими и экологическими взаимодействиями, конкурируют друг с другом и совокупно трансформируют среду. Так, особи одной ценопопуляции, в совокупности образуя древостой, представляют собой синузидию, но рассеянные по территории, не контактирующие друг с другом, ценоэлементом не являются. Более того, ценопопуляция, содержащая разные возрастные группы, может образовывать несколько ценоэлементов. Взрослые ели и подрост входят в разные синузидии в пределах одного фитоценоза. В подобных случаях проявляется двойственность ценопопуляции: если особи одной ценопопуляции образуют ценогенетическую структуру, то они входят в ценоэлемент, если нет — ценоэлемент ими не формируется. Тот факт, что ценопопуляция, как и вид, популяция, жизненная форма, фитоцено-тип, не может быть отнесена к ценоэлементам, не снижает ценности этой категории для геоботаники. Исследуя свойства и признаки этих групп растений, мы получаем возможность объяснить процессы формирования растительного покрова.

Консорция также не может считаться элементом растительного покрова, поскольку включает в себя не только растения, но и представителей иных трофических уровней. Консорция — понятие биогеоценотическое, через консорции, в частности, растительный покров включается в экосистему.

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Под строением следует понимать взаимное расположение частей, составляющих целое (в данном случае, растительность на определенном участке). Частью могут являться отдельные особи, множество особей одной или нескольких популяций, совокупность сходных органов растений, локализованные в пространстве. При выявлении ценоэлементов нас прежде всего интересовал функциональный аспект, т. е. мы опирались на взаимоотношения растений и рассматривали образование ценоэлементов как результат этих взаимоотношений. При анализе же строения растительного покрова расчленяется на однородные по выбранным признакам части, и рассматривается их расположение в пространстве. Такие части можно назвать *морфоэлементами*. Конечно, при этом следует иметь в виду, что то или иное строение покрова обусловлено как морфологическими особенностями растений, так и их отношением к среде обитания и взаимоотношениями друг с другом. Расчленение (строение) растительного покрова рассматривается в вертикальном и горизонтальном направлениях. По вертикали он членится обычно в зависимости от высоты растений, расположения их надземных органов (в некоторых случаях и подземных); по горизонтали выделяются участки растительного покрова разной степени однородности.

Вертикальное строение. Растительный покров по вертикали неоднороден. Заполненность его пространства определяется наличием разных жизненных форм, что зависит от условий местообитания, в первую очередь климата. Самая большая насыщенность растениями характерна для тропического леса, где велико видовое разнообразие и разнообразие экобиоморф; большую роль здесь играют лианы и эпифиты. Полное

насыщение пространства по вертикали приводит к образованию слитной ярусности.

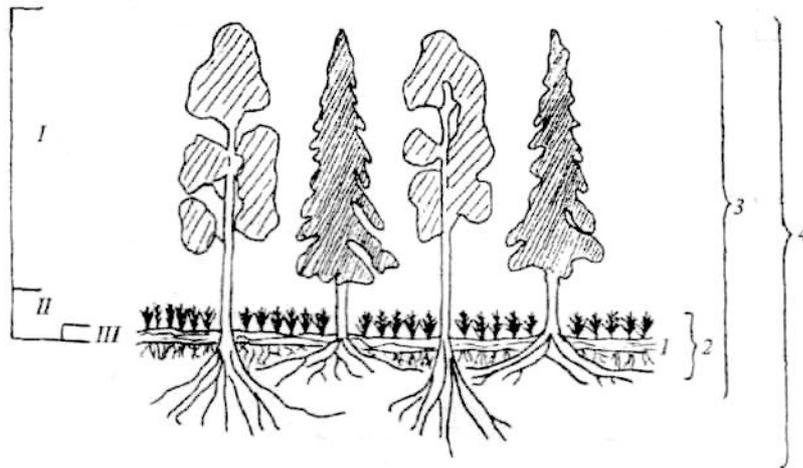


Рис.6.11. Ярусы (/ - ///) и слои, или ступени (1 - 4), в лесном сообществе (по: Быков, 1953).

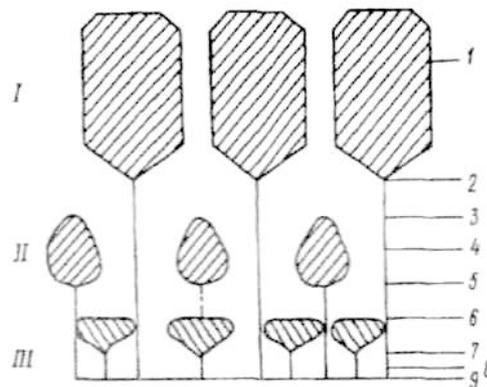


Рис. 6.12. Соотношение растительных ярусов и биогеоценологических горизонтов.

/, //—ярусы древостоя, /// — ярус подлеска. Биогеоценологические горизонты: 1 — верхний (деятельный) фотосинтез первого яруса; 2—нижний фотосинтез первого яруса; 3— первый стволовой или межпологовый, 4 — верхний фотосинтез второго яруса; 5 — нижний фотосинтез второго яруса; 6—второй стволовой или межпологовый; 7—горизонт фотосинтеза подлеска; 8, 9—подпологовые (по: Бяллович, 1960).

При вертикальном членении растительного покрова выделяют различные морфоэлементы, что часто определяется задачами исследования. Чаще всего это *ярусы*, выделяемые в надземной и подземной частях покрова. Надземные ярусы можно характеризовать как морфоэлементы, образованные совокупностью растений одинаковой высоты, они оказываются "вставленными" друг в друга (рис.6.11,6.12). Как правило, ярус образуют растения одной биоморфы, однако могут быть представлены и разные жизненные формы. Например, в одном ярусе тундровых сообществ

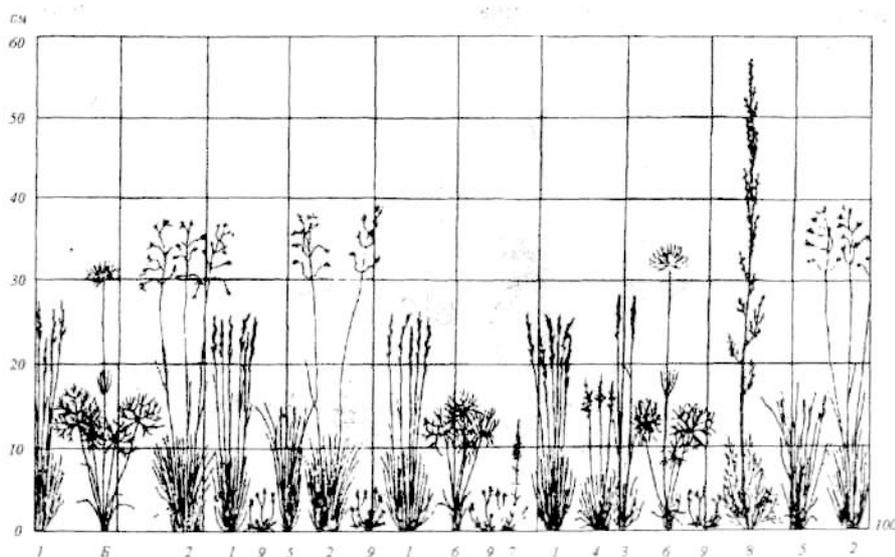


Рис. 6.13. Вертикальная проекция овсецово-разнотравной степи в окрестностях сел.Хатассы Якутского района Якутской АССР.

1 — *Festuca lenensis*; 2—*Helictotrichon krylovii*; 3—*Koeleria gracilis*; 4 — *Poa stepposa*; 5—*Carex korskinskyi*; 6—*Pulsatilla flavescens*; 7— *Veronica incana*; 8—*Artemisia pubescent*; 9—*Potentilla arenosa*.

можно найти и травы, и кустарнички, и мхи. При вычленении ярусов в растительном покрове следует принимать во внимание наиболее деятельные, физиологически активные части растений. В надземной части — это фотосинтезирующие органы (поверхности). Рассматривая с этих позиций вертикальное строение растительности, можно сказать, что в лесных сообществах, без сомнения, хорошо выражена ярусность — там ассимилирующие части расставлены в пространстве, расположены "этажами". Условием формирования четкого ярусного строения (наличия промежутков, перерывов в слоях скопления фотосинтезирующих частей) является недостаток в наборе жизненных форм, которые были бы так многообразны, чтобы заполнить все пространство по вертикали. Кстати, по мнению А.Г.Воронова (1980), четкую дифференцированность лесных сообществ на ярусы следует считать вторичным явлением, вызванным изменением условий в неблагоприятную сторону, — аридизация климата, понижение температуры и т.д. Типы лесных сообществ различаются сложностью строения: в широколиственных или смешанных лесах количество ярусов достигает трех-четырёх, в иных (например, в сосняках беломошниках или зеленомошниках, где отсутствуют деревья второй величины и подлесок)— всего два (ярус сосны и мха или лишайника). На определенном этапе развития елового или букового леса — мертвопокровной стадии — представлен лишь один ярус. Слишком плотный древостой вследствие затенения и обильного опада препятствует развитию здесь напочвенного покрова.

Травянистые сообщества также объединяют растения разных размеров, но при существенном различии высоты генеративных органов, их фотосинтезирующий листовой аппарат чаще сосредоточен в одном нижнем слое (рис.6.13). Это дает основание говорить об отсутствии ярус-

ности в травянистых сообществах. Однако столь категоричное заключение было бы неправильным по двум причинам. Во-первых, среди многообразия травянистых сообществ можно встретить и такие, где ярусное строение выражено, например при наличии стелющихся или розеточных растений, растущих вместе с растениями стеблевого олистения. Так, в средних условиях увлажнения и богатства почвы наблюдаются многоярусные луговые сообщества. Первый ярус представлен крупными злаками (*Alopecurus pratensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*), второй — *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Potentilla erecta*, третий образуют низкорослые *Tofolium repens* и *Ranunculus repens*. Кроме того, здесь могут встречаться и стелящиеся растения, например *Lysimachia nummularia*. Во-вторых, не надо забывать о масштабе явления: в травянистых сообществах все элементы миниатюрнее, чем в древесных.

Таблица 6.6

Распределение в почве сосущих окончаний корней ели в различных типах леса южной тайги (по: Оплов. 1966)

Глубина, см	Корни диаметром <0.6 мм, кг/га	Сосущие корни кг/га	см %
Ельник кислично-щитовниковый			
0-3(A ₀)	46.0	30.0	11.3
3-10	178.0	89.0	33.5
10-20	270.0	111.0	11.7
20-30	72.0	32.0	12.1
30-40	4.7	2.0	0.8
40-50	1.4	0.4	0.1
50-120	2.9	1.6	0.5
0-120	575.0	266.0	100.0
Ельник-черничник			
0-8(A ₀)	821.0	265.0	79.0
8-10	141.0	59.3	17.7
10-20	33.0	8.5	2.7
20-30	3.0	0.8	0.2
30-40	3.0	0.4	0.1
40-50	1.0	0.2	0.1
50-130	7.0	0.6	0.2
0-130	1009.0	334.8	100.0

Подземное строение растительных сообществ изучено недостаточно, для того чтобы определенно говорить о подземной ярусности. Такая работа весьма трудоемка, особенно это касается распределения подземных органов отдельных растений. Много больше сведений о распределении общей массы корней по почвенному профилю. Все имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что подземную ярусность нельзя считать универсальным явлением, и противоречат мнению, что она якобы является зеркальным отражением надземной ярусности. При выделении подземных ярусов также следует ориентироваться на физиологически активные части, а именно на тонкие сосущие корни. Толстые опорные корни деревьев и кустарников располагаются на большей глубине, чем корни

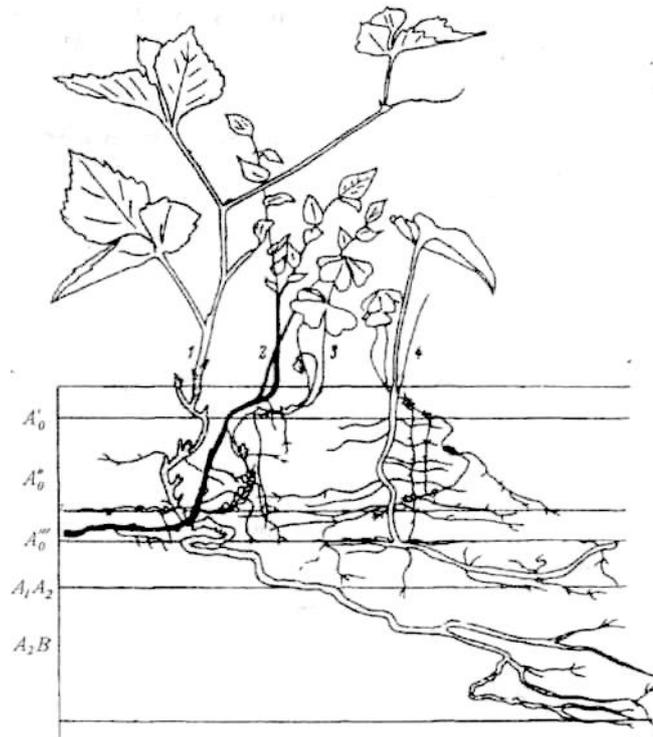


Рис.6.14. Вертикальный разрез фрагмента травяно-кустарничкового яруса в ельнике-кисличнике (Ленинградская область).

A'_0 , A''_0 , A'''_0 — подгоризонты подстилки; A_1 , A_2 , A_2B — минеральные горизонты.

1 — *Rubus saxatilis*, 2— *Vaccinium myrtillus*, 3— *Oxalis acetosella*, 4— *Maianthemum bifolium*.

трав и кустарничков, однако сосущие корни всех растений, как правило, сосредоточены в верхних слоях почвы. Показательны в этом отношении еловые леса. Корневища и основная часть корней трав и кустарничков ельников располагается в лесной подстилке (рис.6.14,6.15), где наиболее благоприятные условия обитания (рыхлость, аэрация, более высокое содержание основных элементов питания). Количество элементов питания в подстилке может в 10 раз превышать содержание в минеральном горизонте. В подстилке находятся и сосущие корни ели (табл.6.6). В ельнике-черничнике в подстилке сосредоточено до 80% корней, а практически все корни (97%) находятся в слое 0-10 см. В ельнике кислично-щитовниковом, где под подстилкой идет аккумулятивный горизонт, обогащенный гумусом, или аккумулятивно-подзолистый, глубина корнеобитаемого слоя несколько больше, но и здесь свыше 85%) корней располагается только до глубины 20 см. Таким образом, в еловых лесах подземная ярусность не выражена. Глубина проникновения корней в почву зависит от ее физико-химических свойств, в первую очередь от механического состава и уровня грунтовых вод и верховодки. В луговых сообществах подземная ярусность также, как правило, не наблюдается.

Распределение растений по вертикали обеспечивает возможность существования многих особей на ограниченной площади с максимальным использованием ресурсов среды. Наибольшее число ярусов наблюдает-

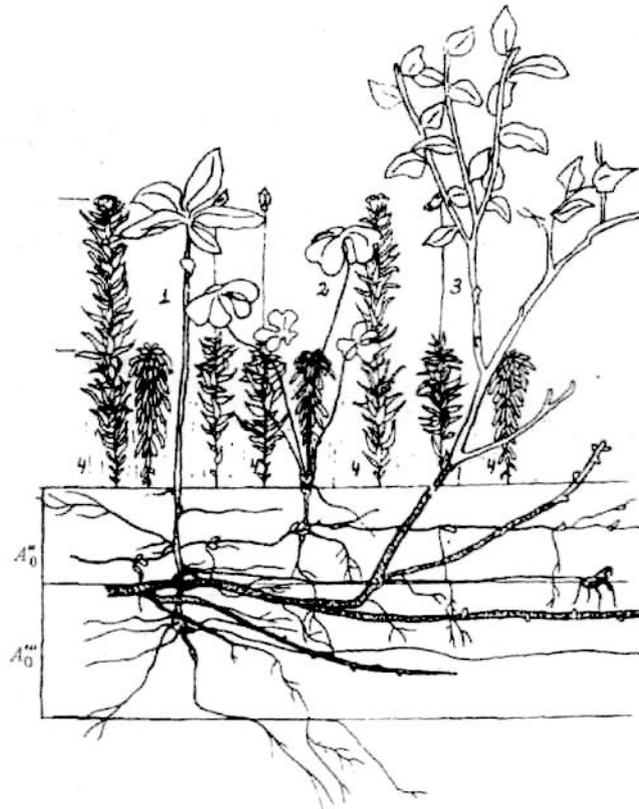


Рис. 6.15. Вертикальный разрез фрагмента травяно-кустарничкового яруса в ельнике долгомошно-сфагновом с черникой (Ленинградская обл.)

A_0^{II} , A_0^{III} — подгоризонты подстилки.

1—*Tricentalis europaea*, 2—*Oxalis acetosella*, 3—*Vaccinium myrtillus*, 4 — моховой ковер.

ся в благоприятных условиях экотопа и биотопа. Ярусное расположение растений снижает конкуренцию и обеспечивает устойчивость сообществ. В растительном покрове различают господствующие и подчиненные ярусы. Господствующие ярусы занимают, как правило, верхнее положение, они заполняют больший объем, сильнее трансформируют среду, оказывают влияние на все ниже расположенные ярусы. 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, названное *инкумбацией* ярусов. Оно состоит в усложнении покрова путем наложения ярусов. Примерами могут служить сообщества лесотундры, где при движении к югу одноярусные моховые сообщества превращаются в двух-трех ярусные — сначала появляется ярус кустарничков, а затем и деревьев. Это можно наблюдать и в горных районах на границе леса. Выпадение отдельных ярусов носит название *декумбации*.

Один и тот же ярус, например ярус брусники, может сочетаться с разными древесными ярусами, в результате образуются ельники брусничные и сосняки брусничные. Это позволило говорить о самостоятелно-

сти ярусов, но эта самостоятельность относительна, поскольку в каждом сообществе ярус приобретает свои черты под влиянием других ярусов. Ярус — образование морфологическое, однако он имеет много общего с синузией. В том случае, если он обладает всеми свойствами синузии, указанными ранее, он совпадает с синузией, и его можно рассматривать как ценоэлемент.

Существуют и иные способы вертикального членения растительного покрова. Б.А.Быков предложил выделять *ступени* или *слои*. Слой объединяет надземный ярус и всю совокупность подземных органов растений, образующих этот ярус. В слой растение входит целиком. Например, популяции ели и березы (рис.6.11), находясь в одном надземном ярусе, образуют разные слои, поскольку их корни расположены на разной глубине. В геоботанике существует понятие *полог*. Его образуют растения, еще не достигшие высоты своего яруса либо угнетенные. Например, верховые злаки (*Phleum pratense*, *Alopecurus praiensis*, *Dactylis glomerata* и др.) по какой-либо причине не вошедшие в первый ярус. Такой точки зрения придерживаются исследователи, стоящие на позиции биологического понимания яруса (А. П. Шенников и др.). Иная точка зрения (морфологическое понимание яруса) — каждое растение в течение жизни может последовательно входить в несколько ярусов (или переходить из яруса в ярус). Так, всходы ели вначале входят в ярус зеленых мхов, где протекают все процессы их жизнедеятельности, затем в ярус кустарничков, позже образуют ярус подроста и, наконец, ярус взрослых деревьев. В такой трактовке яруса заложено больше ценологического смысла, чем в биологическом понимании яруса. При детальном изучении стратиграфии в надземной части растительного сообщества выделяют *фитоценогоризонты* на основе *биогеоценологических горизонтов* Ю. П. Бялловича (1960). Это искусственное морфологическое членение растительного покрова, при котором (в отличие от ярусного членения) растения как бы разрезаются по вертикали, образуя горизонтальные слои (рис.6.12). В многоярусном лесном сообществе их количество может достигать до девяти, в просто организованном сообществе, например сосняке лишайниковом, насчитывается всего три горизонта: кроновый, стволовой и горизонт лишайников. Несмотря на искусственность, подобное членение может дать ценную информацию об отдельных слоях растительного покрова (распределение фитомассы по высоте, микроклиматические особенности и т.д.). Особое значение оно приобретает при изучении процессов фотосинтеза в растительных сообществах, поскольку каждый горизонт характеризуется интенсивностью этого жизненно важного физиологического процесса. В этих же целях исследуется распределение по вертикали листовой поверхности. Изучение вертикального строения имеет и чисто практические цели. Например, распределение массы в луговом сообществе определяет тип его хозяйственного использования. Луг с максимумом массы в приземном слое следует использовать как пастбище. Сведения о распределении массы необходимы при создании искусственных сообществ.

Горизонтальное сложение. Строение растительного покрова в плоскости может рассматриваться в нескольких аспектах: распределение (размещение) по территории особей одной популяции, смешение особей разных популяций, распределение совокупности особей разных популяций по территории.

Распределение по территории особей одной популяции. Априори можно наметить четыре основных типа распределения особей по территории: регулярное, случайное, контагиозное, клинальное (рис.6.16).

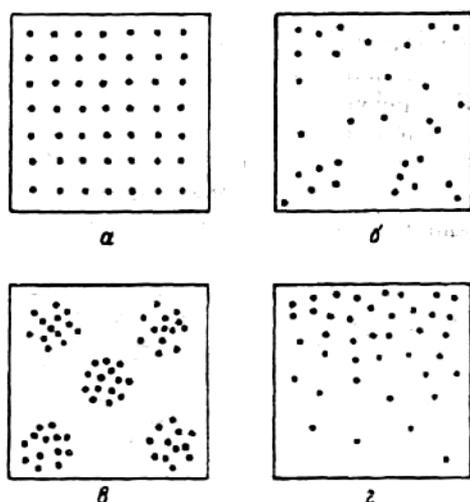


Рис. 6.16. Основные типы распределений особей вида по территории (по: Василевич, 1969; с. добавлением).

Распределения: а —регулярное, б—случайное, в — контагиозное, г — клинальное.

При *регулярном* размещении особи находятся примерно на равном расстоянии друг от друга и варьирование расстояния невелико. Этот тип распределения в природе практически не встречается. Даже при регулярных посадках, например в лесных культурах, регулярное размещение растений со временем меняется из-за неравномерной элиминации растений в силу их разной жизнеспособности и конкуренции друг с другом. Нарушают регулярное размещение и внешние причины.

Случайное размещение называют также равномерным. Оно выражается в том, что все особи имеют равную вероятность появления в любой точке на данной территории. Случайное распределение возникает при следующих обстоятельствах: равномерное распределение зачатков, однородность экотопа и биотопа, равномерное распределение особей иных видов, либо находящихся в равноправных конкурентных отношениях с особями рассматриваемой популяции, либо не зависящих от них. Нарушение этих условий может приводить (по-видимому, всегда приводит) к отклонениям от случайного распределения.

Контагиозное (пятнистое, агрегированное) размещение наблюдается, когда особи популяции образуют группы, скопления в одних местах участка и отсутствуют (или их очень мало) — в других. Многие причины могут способствовать контагиозному размещению особей, среди них отметим следующие, наиболее часто встречающиеся. Во-первых, это неравномерность распределения зачатков. Переносимые водой или ветром зачатки скапливаются в отрицательных элементах рельефа или около каких-либо преград. Большая часть семян может падать на почву рядом с материнским растением. Неравномерности распространения зачатков способствуют и животные, переносящие семена с экскрементами. Семена могут скапливаться в местах, где животные их запасают. Если экотоп неоднороден, в нем есть зоны, более и менее благоприятные для прорастания, укоренения и развития растений. В более благоприятных условиях большее число особей может сохраниться и развиваться. Неоднородность биотопа (как показано ранее) — обычное явление в растительном покрове, что

также приводит к контагиозности размещения, особенно в подчиненных ярусах. Вегетативно подвижные растения, образуя латки, клоны, пятна, часто тем самым имеют контагиозное размещение (прежде всего надземных побегов, а в том случае если связь между отдельными частями клона ослабляется или нарушается, то и особей). К контагиозности приводят и всякого рода нарушения растительного покрова (порой животных, образование "окон" в лесу, неравномерное выгорание при пожарах и т.д.).

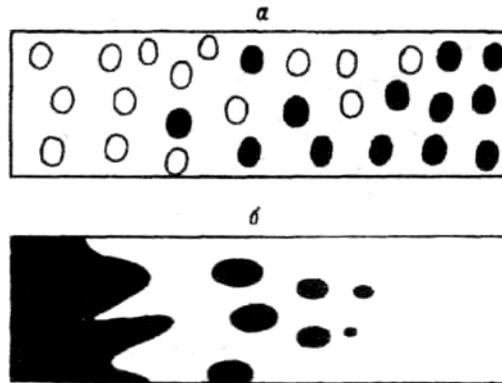


Рис. 6.17. Морфологические типы границ: диффузная (а) и постепенно затухающая островная (б) (по: Ниценко, 1973).

Клиновое размещение выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей по территории. По-видимому, главная причина такого размещения состоит в постепенном изменении в пространстве условий произрастания (например, при движении по склону). Возможны разные варианты клинального распределения. В частности, случайно-клинальное, когда вероятность появления особи в определенной точке постепенно меняется на территории (увеличивается или уменьшается), и контагиозно-клинальное — при постепенном изменении числа и размеров скоплений. Иллюстрацией могут служить схемы типов границ в растительном покрове (рис.б.17). В данном случае показана диффузная и постепенно затухающая островная граница, где видна клинальность в распределении отдельных особей и пятен. Следует подчеркнуть, что ни один из типов размещения в чистом виде (в "крайнем" проявлении) не наблюдается. Поэтому обычно для выявления характера распределения особей требуется специальный статистический анализ.

Число работ о размещении растений по территории не очень велико, но вполне достаточно, чтобы делать обобщающие выводы. Возобновление и подрост древесных пород имеет, как правило, тенденцию к контагиозному распределению (Гончар, 1957; Колпиков, 1963; Лебединский, 1966; Whipple, 1980, и др.). Ю. А.Злобин (1976), используя специальные критерии, проанализировал варьирование числа особей подростка на площадках размером 1 м^2 и обнаружил во всех девяти исследуемых ценозах контагиозное распределение подростка сосны в возрасте 1-16 лет (на вейниково-разнотравной и вересковой вырубках), подростка пихты 2-8 и 9-25 лет (в ельнике-пихтарнике), подростка ели 2-4 и 5-30 лет (под пологом ельника-пихтарника) и подростка осины 1-16 лет (на вырубке сосняка травяного).

В молодняках и взрослых древостоях также преобладает групповое размещение деревьев, но часто оно размыто. Нередко встречается и слу-

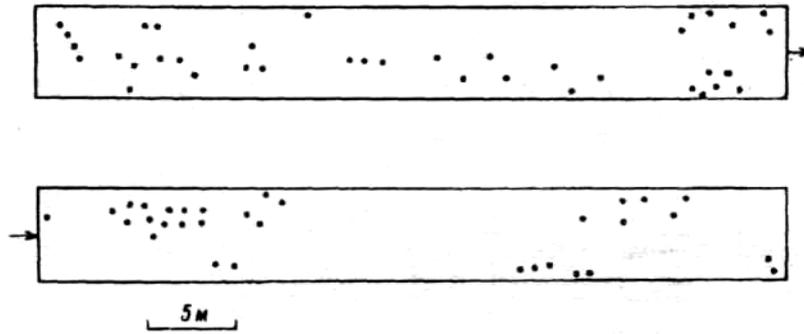


Рис. 6.18. Распределение деревьев на трансекте (по: Проскуряков, 1983).



Рис. 6.19. Зависимость дисперсии численности особей ели от размера групп (по: Проскуряков, 1983).

чайное распределение. М. А. Проскуряков (1983) в горных таежных лесах Тянь-Шаня обнаружил, что не только самосев, подрост, но и взрослые деревья ели Шренка (*Picea schrenkiana*) имеют групповое размещение. На всех 23 исследованных пробных площадях он наблюдал скопления деревьев протяженностью от 4 до 24 м (рис.6.18,6.19). Пики дисперсии соответствуют скоплениям. Было бы неверным утверждать, что всегда наблюдается контагиозное распределение. В. И. Василевич приводит данные Р. Брея (1962), иллюстрирующие три типа распределения (табл.6.7). Данные получены следующим способом. На трансекте через случайные интервалы брали точки, площадь вокруг которых делили двумя пересекающимися под прямым углом прямыми на четыре квадранта. В каждом из них отмечалось дерево, ближайшее к случайной точке. Таким образом, дерево каждого вида может быть отмечено у точки 0,1,2,3,4 раза. Рассчитано, сколько раз может встретиться вид у точки при случайном распределении. Очевидно, что клен распределен скорее регулярно, чем случайно. Пихта имеет скопления (распределение приближается к контагиозному). Распределение тополя практически не отклоняется от случайного.

Распределения трех видов, полученные методом киадрактов,
и сравнение их с биномиальным распределением
(из: Василевич, 1969; по: Gray, 1962)

Число деревьев у точки	<i>Acer saccharum</i>		<i>Abies balsamifera</i>		<i>Populus tremuloides</i>	
	наблю- даемое	ожидае- мое	наблю- даемое	ожидае- мое	наблю- даемое	ожидае- мое
0	1	1.5	11	3.6	13	12.2
1	4	5.5	11	16	15	16.8
2	12	7.5	20	26.5	10	8.6
3	2	4.5	18	19.5	2	2.0
4	1	1	11	5.4	0	0.2

Представление о разнообразии типов размещения дают результаты исследования Л. А. Маслова (1990):

Тип леса — сосняк зеленомошный, состав 9С1Е+Б, возраст сосны 70 лет. Размещены: сосна случайно, ель контактно куртинами 2-5 м, еловый подрост случайно.

Сосняк черничный, 7С2ЕедОс, возраст сосны 55 лет. Размещены: сосна регулярно с окнами, береза случайно, еловый подрост контактно.

Сосняк долгомошный, 9С1БедЕ, возраст сосны 55 лет. Размещены: сосна случайно, береза контактно куртинами до 5 м.

Сосняк сфагновый, ЮС, возраст сосны 95 лет. Сосна размещена группами.

Ельник кисличный, 10Е, возраст 70 лет. Размещены: ель — контактно; калина и крушина — контактно (приурочены к окнам в пологе ели), рябина — случайно.

Ельник неморально-кисличный, 6Е4Ос+Б, ель 80 лет, осина 70 лет. Размещены: ель случайно, осина — контактно; еловый подрост контактно.

Липо-ельник волосистоосоковый, 3Е5Лп1Д1Ос+КледБ, ель 90 лет, липа 50 лет. Размещены: ель случайно: дуб, липа, осина — контактно; подрост ели, липы, клена — контактно.

Ельник черничный, 9Е1Б+СедД, ель 95 лет. Размещены: ель, береза — случайно; подрост ели, рябина, крушина-контактно.

Ельник сфагновый, 8Е1Б1СедОс, ель 90 лет. Размещены: ель — случайно, береза контактно.

Характер размещения растений изменяется со временем, на это обращал внимание еще в 1920 г. Г. Ф. Морозов. Основная причина изменения заключается во взаимодействиях растений, прежде всего конкурентных, которые приводят к элиминации угнетенных особей. Но даже при искусственном регулярном размещении ошибки в технологии посадок и случайная гибель отдельных растений создают предпосылки образования групп растений. Например, в рядовой культуре саженцы размещались на расстоянии 90-100 см друг от друга. Резко выделяющийся пик (рис.6.20) свидетельствует о преимущественно регулярном размещении растений, но вместе с тем можно наметить три класса расстояний. /—расстояния между сближенными саженцами (ошибки при посадке, а иногда намеренно высаживаются в одно место по 2-3 саженца, вместе с хилыми — здоровый),

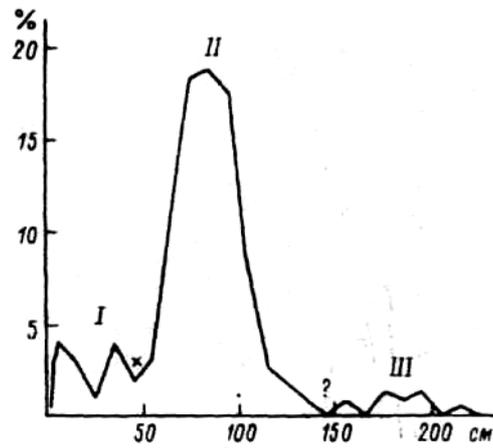


Рис. 6.20. Распределение расстояний между деревьями. Культура сосны 7 лет.

По оси абсцисс — расстояние, по оси ординат—частоты. I-III—классы расстояний.

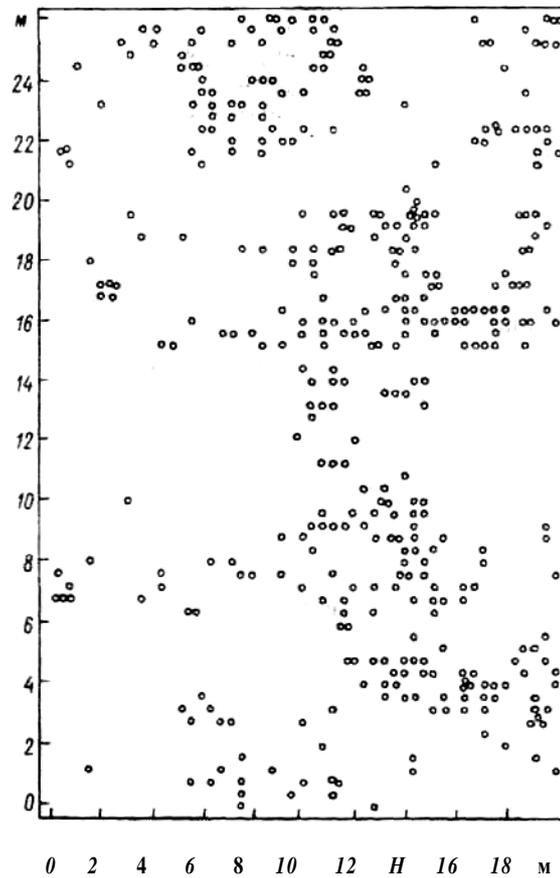


Рис. 6.21. Фрагмент размещения живых деревьев ели в культурах посева в площадки 2x2 м, 36 лет (по: Прудников, 1989).

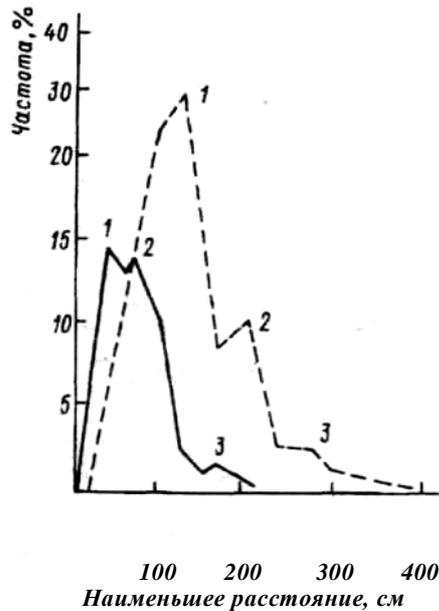


Рис. 6.22. Распределение наименьших расстояний между елями в ельнике чернично-зеленомошном (Ленинградская область).
 I-3—классы расстояний. Сплошной линией показан учет всех деревьев ($n=411$), штриховой — только живых ($n=144$).

среднее расстояние—18 см; //— нормальные, соответствующие технологии расстояния, среднее — 91см; и III—расстояния разной протяженности, образовавшиеся в результате повреждения саженцев. По существу здесь формируются группы двух типов: более крупные — образовавшиеся в результате разрывов после выпадения части саженцев, а внутри крупных групп — мелкие по два-три саженца. Возможен иной случай образования группового размещения (рис.6.21). Созданные посевом в площадки 2x2м культуры ели имели контактное распределение, линейный размер групп, естественно, не превышал 2 м. В возрасте 36 лет посадки сохранили групповое размещение как тип, но здесь уже иные размеры групп. Это легко объяснимо. В результате элиминации части особей происходит перестройка размещения, которая продолжается до тех пор, пока идет процесс самоизреживания. Он интенсивен в плотных группах деревьев, первоначальные группы исчезают, новые возникают на месте зон относительно разреженного стояния деревьев. Исследован участок чернично-зеленомошного ельника (8ЕБ+С), возраст 75 лет (рис.6.22). Для оценки характера размещения деревьев использовали метод измерения расстояния до ближайшего соседа. Измерения производились в два приема. В одном учитывались все деревья, включая сухие; в другом учитывались только живые деревья. Для того чтобы выявить статистически достоверные деформации кривых распределения, расчленяющие кривые на классы расстояний, использовался метод отношения частот (Ипатов, 1969). Наименьшие расстояния как между всеми деревьями, так и только между живыми расчленились на три группы. Обнаруженные типы расстояний можно интерпретировать двояко: во-первых, как расстояния в группах первого порядка, межгрупповые и в группах второго порядка; и, во-вторых, как расстояния в зонах перекрытия групп, внутригрупповые и межгрупповые. Главное же в данном случае, что при элиминации угнетенных деревьев

формируются новые группы, с большими расстояниями и территориально больших размеров.

Имеет место еще одна тенденция. В результате более интенсивной дифференциации деревьев в группах и изреживания их с возрастом уменьшается неоднородность размещения, и распределение приближается к случайному (Бузыкин, 1967; Greig-Smith, Chadwick, 1965; Anderson и др., 1969). Эта тенденция проявляется, в частности, в уменьшении варьирования наименьшего расстояния между деревьями с возрастом (табл.6.8). Если принять во внимание, что сухостой сохраняется на корню в течение 10-15 лет, то обнаруженное уменьшение коэффициентов вариации за это сравнительно короткое время можно считать значительным.

Таблица 6.8

Изменение наименьших расстояний между деревьями с увеличением возраста древостоя в сосняках

Древостой участков: состав, бонитет, сомкнутость	Класс возраста	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>u</i>
10С, II, 0,9	I	252	39	52
		271	57	53
10С, I, 0,8	II	384	102	56
		183	145	52
10С, I-II, 0,8	II	500	64	68
		150	134	55
10С, I-II, 0,6	II	191	85	64
		42	177	36
10С, I, 0,8	III	476	68	65
		244	94	58
10С, II, 0,4	IV	264	183	50
		167	205	45
10С, III, 0,8	III	468	94	51
		220	155	44
10С+Б+Ос, II	V	398	161	54
		208	183	46

Примечание. Верхняя цифра — учтены все деревья, нижняя—только живые.

Таблица 6.9

Распределение *Potentilla acaulis* на 100 отрезках трансекты по пять площадок и сравнение его с биномиальным распределением (типчакково-тырсовал сухая степь, Семипалатинская обл.) (по: Василевич, 1969)

Число площадок с <i>Potentilla acaulis</i>	0	1	2	3	4	5
Число отрезков трансекты	23	26	22	12	10	7
Ожидаемые частоты	10.6	29.9	34.0	19.3	5.5	0.6
Разница между найденными и ожидаемыми частотами	+12.4	-3.9	-12.0	-7.3	+4.5	+6.4

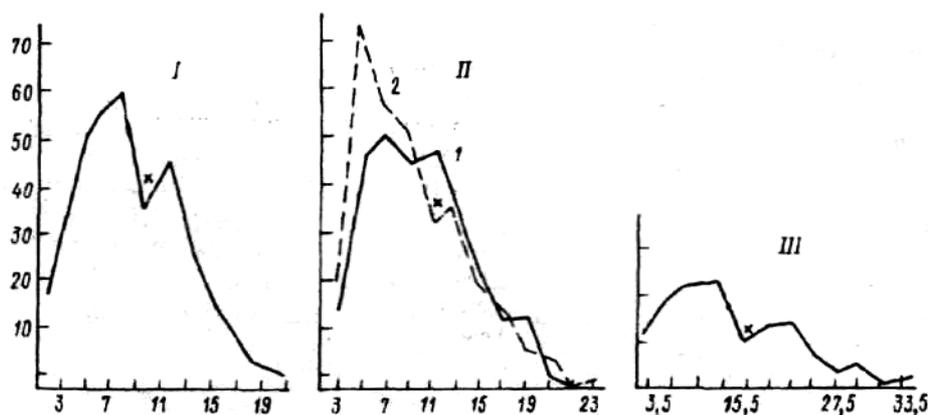


Рис. 6.23. Распределение *Festuca ovina* по площади на разных стадиях сукцессии (по: Самойлов, 1984).

I—стадия 1 (гипотетическое распределение в прошлом); II: I—стадия 2 (первоначальное распределение живых особей), 2 — стадия 3 (современное распределение); III—стадия 4 (гипотетическое распределение в будущем). По оси абсцисс — классы расстояний, см; по оси ординат — частоты. Звездочками отмечены достоверные деформации кривых.

Выше приведены данные о распределении по территории (размещении) деревьев и отчасти кустарников. Иные жизненные формы -травы, мхи, лишайники подчиняются тем же законам. И у них обнаружены те же типы размещения. Регулярное распределение практически не встречается, преобладает контагиозное. Однако при изучении размещения травянистых видов возникают методические трудности, прежде всего с выбором счетной единицы. У многих видов без раскопки корневых систем не определить границы особей. Кроме того, при образовании парциальных кустов не известна степень их самостоятельности, иными словами, не ясно, насколько обеспечивается единое функционирование всего клона. В качестве счетной единицы можно принять надземный побег, дернину, клон, состоящий из парциальных кустов, или каждый куст в отдельности. При этом могут выявиться разные рисунки размещения. Таковы кривые распределения наименьших расстояний (рис.6.23) между особями овсяницы овечьей (*Festuca ovina*). У кривой II-2 статистически достоверно обнаружена деформация, свидетельствующая о том, что имеются два типа расстояний— в группах и межгрупповые. Кривая II-1 деформации не имеет, размещение случайное. Кривая II-1 отражает результаты измерений между центрами клонов овсяницы: при построении же кривой II-2 учтены парциальные кусты. Достаточно эффективным и более простым оказывается использование территориальных единиц— мелких учетных площадок размером того же порядка, что и размер особей, либо несколько меньше (0,1, 0,5, 1м²). Учитывая присутствие-отсутствие вида на каждой площадке, построив на этой основе математическое распределение и сравнив его с соответствующим случайным распределением, можно сделать вывод о характере размещения изучаемого вида. Например, эмпирическое распределение *Potentilla acaulis* имеет повышенные частоты по сравнению с биномиальным в случае отсутствия вида (0) и его присутствия на четырех и пяти площадках в блоках по пять площадок (табл.6.9). Несомненно *Potentilla acaulis* распределена пятнами, имеет контагиозное раз-

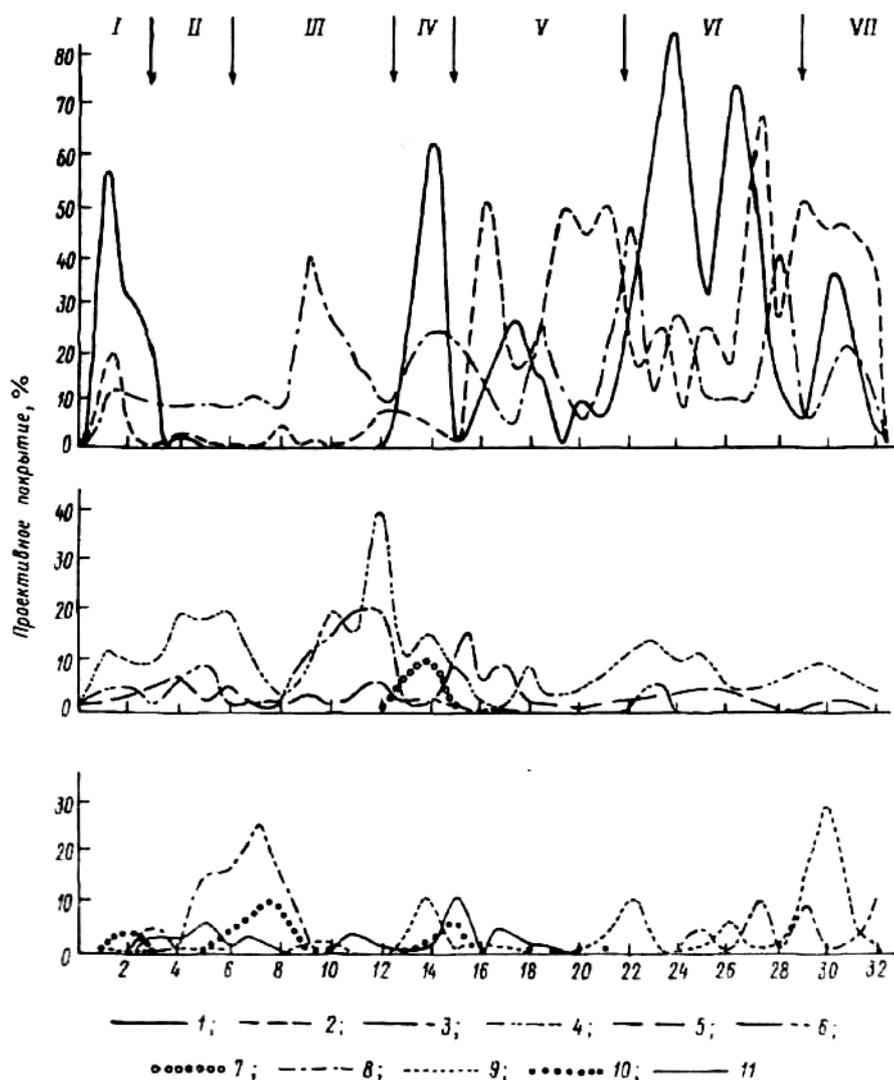


Рис. 6.24. Трансекта в разнотравно-лабазниково-орляковом фитоценозе (Салаирский край, Новосибирская обл.).

1 — *Pteridium aquilinum*, 2 — *Filipendula ulmaria*, 3 — *Dactylis glomerata*, 4 — *Aegopodium podagraria*, 5 — *Gium urbanum*, 6 — *Agrostis alba*, 7 — *Pleurosfermum uralense*, 8 — *Aconitum excelsium*, 9 — *Festuca pratensis*, 10 — *Geranium pratense*, 11 — *Agrimonia pilosa*. Стрелками показан возможный вариант разбиения трансекты на пятна доминирования (I-VII).

мещение. В. И. Василевич (1969) приводит также сведения об аналогичном contagiозном распределении *Cladonia rangiferina* в сосняке лишайниковом с вереском и равномерном — *Cytisus ruthenicus* в сосняке сухотравно-лишайниковом Казацкого мелкосопочника. Больше информации содержит учет проективного покрытия вида на мелких площадках (рис. 6.24-6.26) (могут быть использованы и иные признаки — масса, число побегов). В частности, проективный учет позволяет выявить особенности варьирования вида в пределах пятен. Видно, что большинство видов размещено пятнами, кроме распределенных непрерывно по всей трансекте. Обнаружен

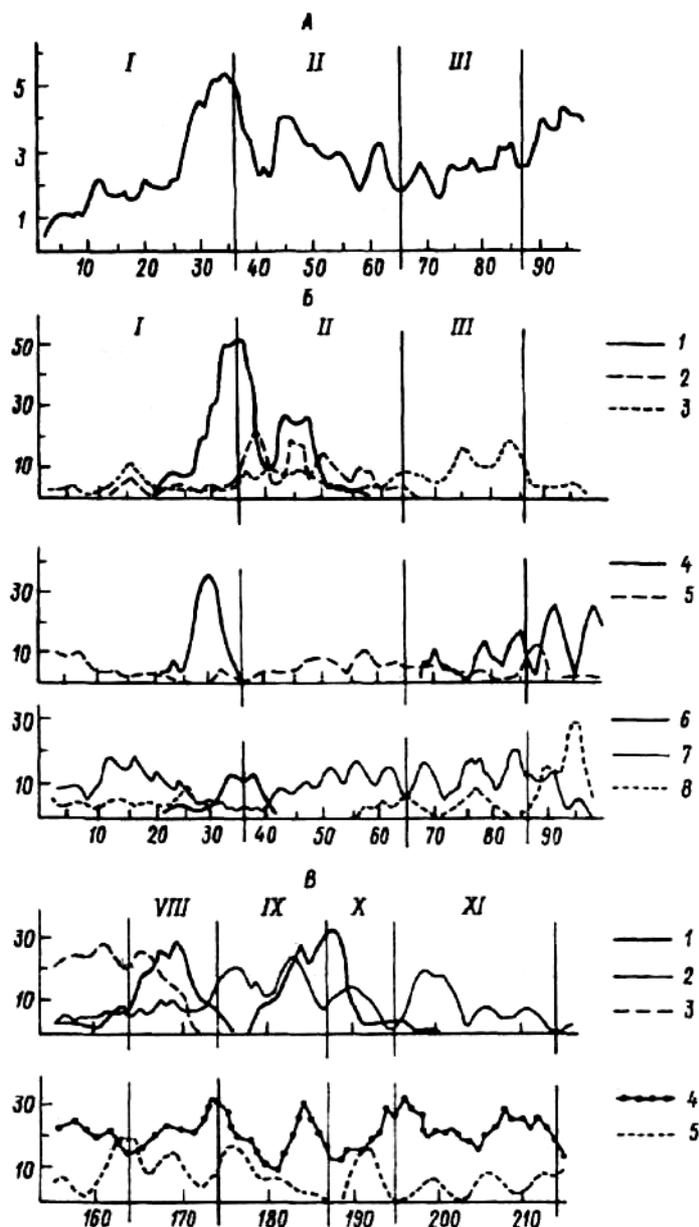


Рис.6.25. Изменение индекса различия и проективного покрытия некоторых видов (по трансекте) на пойменном лугу под одиночным дубом (р.Луга, Ленинградская область) (по: Прейс, Самойлов, 1977).

A — евклидово расстояние; Б — сглаженные проективные покрытия видов на площадках 0.1м^2 : 1—*Trollius europaeus*; 2—*Geranium pratense*; 3 — *Galium boreale*; 4 — *Scorzonera humilis*; 5—*Phleum pratense*; 6—*Deschampsia caespitosa*; 7—*Alchemilla sp.*; 8—*Centaurea jacea*; B — то же, продолжение трансекты: 1 — *Scorzonera humilis*; 2—*Convallaria majalis*; 3—*Leontodon hispidus*; 4 — *Alchemilla sp.*; 5—*Achyrophorus maculatus*.

I-XI — порядковые номера контуров. По оси абсцисс — номера учетных площадок, по оси ординат — евклидово расстояние (A), проективное покрытие (Б, В), %.

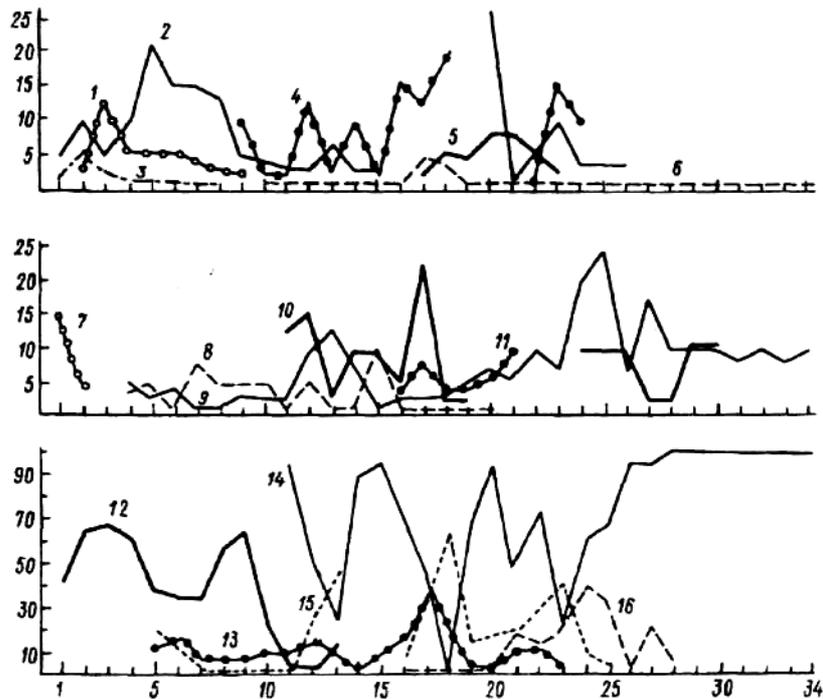


Рис. 6.26. Размещение видов (по трансекте) на окрайке верхового болота (центральная Карелия).

Виды: 1—*Vaccinium vitis-idaea*, 2 — кустистые лишайники (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*), 3—бокальчатые кладонии и политриховые мхи, 4.—*Betula nana*, 5—*Empetrum nigrum*, 6—*Oxycoccus palustris*, 7—*Arctostaphylos uva-ursi*, 8—*Vaccinium myrtillus*, 9—*Andromeda polifolia*, 10—*Chamaedaphne calyculata*, 11 — *Ledum palustre*, 12—*Calluna vulgaris*, 13— *Vaccinium uliginosum*, 14 — сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolia*, *Sph. magellanicum*, *Sph. balticum*), 15—зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*), 16—*Eriophorum polystachyon*.

По оси абсцисс — номера площадок, по оси ординат — проективное покрытие, %.

высокий уровень случайного варьирования внутри пятен (рис.6.24). Вместе с тем обнаруживается и некоторая ущербность использования трансект из площадок, выстроенных только в один ряд. Если судить по рисунку, орляк (*Pteridium aquilinum*) размещен двумя пятнами. В действительности он представлен одним пятном, имеющим кольцевое строение. Трансекта пересекла в двух местах одно и то же пятно орляка и участок, лишенный его. Кроме пятнистости отражен клинальный характер (постепенное уменьшение) проективного покрытия по краям пятен (рис.6.25, 6.26). Особенно четко это заметно у сфагновых мхов и *Calluna vulgaris* (рис.6.26), *Trollius europaeus*, *Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla vulgaris* (рис.6.25). Некоторые виды образуют пятна нескольких порядков (уровней): более крупные выделяются по присутствию вида, в пределах "пятен присутствия" заметны мелкие, различающиеся уровнем проективного покрытия. Крупные пятна *Trollius europaeus* и *Alchemilla vulgaris* состоят из более мелких, различающихся обилием этих видов (рис.6.25). Сфагновое пятно (рис.6.26)

можно рассматривать состоящим из двух пятен: на 28 -34 метрах трансекты сфагны имеют предельное значение обилия, и оно постоянно, в остальной части обилие колеблется случайным образом.

Причины возникновения пятнистости трав, мхов, лишайников, естественно, те же, что и деревьев: неоднородность экотопа и биотопа, неравномерность рассеяния зачатков, вегетативное размножение. Роль некоторых причин можно показать на приведенных выше примерах. Пятна сфагнума и шейхцерии обязаны своим появлением экотопу — они сформировались в зоне наибольшего обводнения. Пятна вереска, зеленых мхов, лишайников приурочены к песчаному склону, где сухо и бедно, а увлажнение происходит только за счет осадков. Вместе с тем зеленые мхи в этих условиях развились только благодаря притенению вереском — это причина биотопическая. Ю. И. Прейс и Ю. И. Самойлов (1977) убедительно показали, что основная причина мозаики в подкroновом пространстве дуба — неравномерная трансформация среды в разных его зонах.

Ранее, рассматривая вопрос о фитогенных полях растений, в сущности были раскрыты биотопические причины возникновения мозаики в размещении видов. Частичное наложение пятен орляка и таволги, видимо, объясняется тем, что почва одинаково благоприятна для них, а внутренний рисунок пятен других видов — в значительной мере совокупным влиянием на них орляка и таволги (притенение). В сухих сосняках на бедных песчаных почвах при восстановлении сосны зеленые мхи образуют пятна разных размеров. Можно отметить две причины пятнистости зеленомошного ковра: неравномерность притенения древесным пологом (в более притененных местах быстрее развиваются зеленые мхи) и разрастание мхов по периферии пятен, где они создают благоприятный для себя микроклимат.

Часто контагиозное распределение связывают с вегетативным размножением. Некоторые виды, размножающиеся семенами (например, *Agnes montana*, *Gentiana acaulis*) распределены равномерно, а имеющие короткие корневища (*Primula aunculata*) — контагиозно. Ю. И. Прейс и Ю. И. Самойлов справедливо объясняют мозаику *Scorzonera humilis*, *Convallaria majalis*, *Polygonum viviparum* их клоновостью. Вместе с тем Ю. И. Самойлов обнаружил, что на определенной стадии развития клоны *Fesiuca ovina* размещены равномерно. Таким образом, одной из предпосылок образования пятен является разрастание в результате вегетативного размножения.

Рисунок размещения видов не остается постоянным во времени. Типы размещения могут меняться в ходе сукцессии. Х. Тагава (Tagawa, 1965) обнаружил, что контагиозное распределение может переходить в случайное и регулярное, а в ряде случаев вновь в контагиозное. Похожие изменения в стратегии овсяницы овечьей выявил Ю. И. Самойлов (см. рис. б.23). В заключение приведем данные Л. А. Маслова (1990). В разных типах леса практически все виды напочвенного покрова (злаки, разнотравье, кустарнички, мхи, лишайники) имеют разной степени выраженности контагиозное размещение. Всего им исследовано 62 вида, рассмотрено 143 случая и только в 14 из них обнаружилось в полной мере равномерное (случайное) распределение.

Неоднородность растительного покрова. Неравномерность распределения особей отдельных видов по территории отражает неоднородность растительного покрова как на уровне отдельных ярусов, так и всей его толщи. Если бы имело место независимое и случайное смешение разных популяций, то всегда наблюдалась бы очень большая пестрота растительного покрова. При этом число элементов мозаики, более или менее одно-

родных внутри себя, было бы весьма велико и превышало число видов на данной территории. В действительности имеются факторы, организующие смешение и распределение разновидовых комбинаций по территории, что приводит к упорядочению пестроты растительного покрова. Среди таких факторов — экотопические, фитогенные, зоогенные, естественно деструкционные, антропогенные.

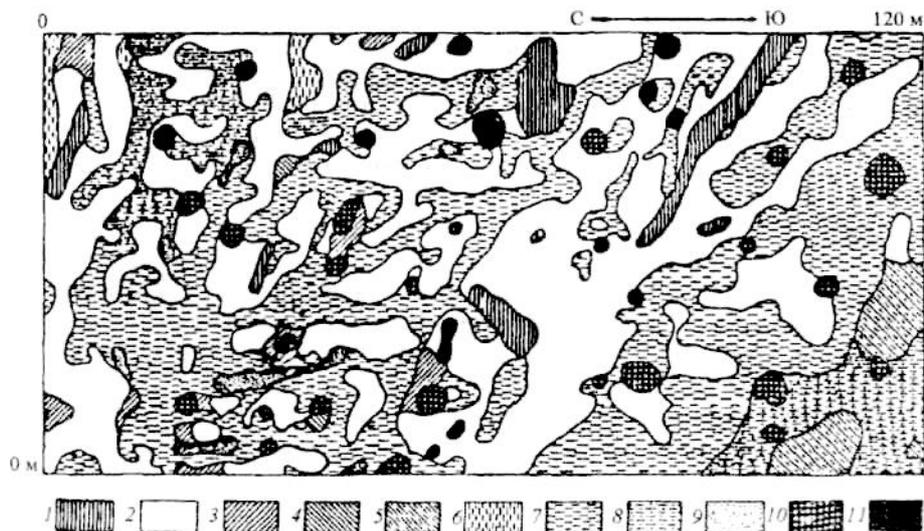


Рис. 6.27. Микрокомплексность, связанная с микрорельефом и деятельностью сусликов; Ергеня, верховья балки, Сталинградская область, 1950. (Съемка К.В.Зворыкиной; по: Лавренко, 1952).

Растительные группировки: 1 — *Festuca sulcata*-*Stipa capillata* (+*Pyrethrum achilleifolium*+*Artemisia austriaca*) в ложбинках 5-15 см глубиной, на светлокаштановой почве; 2—*Festuca sulcata*+*Pyrethrum achilleifolium*+*Stipa lessingiana* (+*Artemisia incana*) на микроплакорах со светлокаштановой почвой; 3— *Poa bulbosa*+*Agropyrum ramosum* (+*Pyrethrum achilleifolium*) в крайне незначительных понижениях, до 5 см глубиной, на маломощной солонцеватой светлокаштановой почве; 4 - *Agropyrum desertorum*+*Pyrethrum achilleifolium*+*Kochia prostrata* (+*Festuca sulcata*) в очень слабых понижениях, 5- 10 см глубиной, или на едва заметных повышениях среди плоских пятен солонцов, на солонцеватой светлокаштановой почве; 5—*Agropyrum desertorum*+*Kochia prostrata*+*Artemisia pauciflora* (+ *Artemisia incana*) в слабо намеченных понижениях, на смытой солонцеватой светлокаштановой почве; 6—*Kochia prostrata*-*Agropyrum desertorum* (+*Festuca sulcata*+*Artemisia pauciflora*) в слабо намеченных понижениях, на корково-столбчатом солонце; 7—*Artemisia pauciflora*+*Kochia prostrata* в плоских понижениях, до 10-15 см глубиной, на корково-столбчатом солонце; 8—*Artemisia pauciflora*+*Camphorosma monspeliacum*, в тех же условиях, что и предыдущая группировка; 9 — мелкие участки такыров, лишенные растительности; 10 — сусликовины с преобладанием *Artemisia pauciflora*; 11 — сусликовины с преобладанием *Agropyrum desertorum* и *Festuca sulcata*.

Если в пределах какой-либо территории экотопические условия различаются, то растительный покров на разных участках в результате экотопического отбора будет отличаться по составу и строению. Даже при выровненных условиях местообитания могут иметься небольшие микро-

повышения или западинки, площадь которых превышает иногда площадь питания крупных растений. В элементах такого микрорельефа в составе растительности встречаются растения, которых нет на основном фоне.

Конкуренция между растениями и трансформация ими среды обитания приводят к образованию ценоэлементов как в отдельных ярусах, так и во всей толще растительного покрова. Поскольку между соседними ценоэлементами имеются морфологические различия, они создают мозаичность растительного покрова. Мозаика растительного покрова возникает при интенсивном воздействии на среду животных (рыхление почвы и образование микрорельефа роющими животными, обогащение почвы под колониями птиц питательными веществами, неравномерное поедание растений и пр.). Иногда в результате деятельности животных создается очень пестрый растительный покров (рис.6.27).

Неоднородность растительного покрова создают и его естественные локальные разрушения. Например, ветровал, бурелом в лесу обычно приводят к формированию в так называемых окнах иной (отличной от основной) растительности, что связано с большим освещением в этих окнах. К мозаичности приводит и неравномерное выгорание нижних ярусов в лесу. Например, при беглом низовом пожаре пятнами разрастается вереск.

Человек проявляет себя по отношению к естественному растительному покрову обычно как деструктор. В лесу неоднородность растительного покрова возникает в результате вырубок деревьев, на лугах — неравномерного выкашивания травостоя. На месте старых стогов или кострищ формируется специфическая растительность.

Итак, неоднородность растительного покрова оценивается по внешним признакам, по его морфологии. Обычно элементы мозаики выделяются по обильным видам или группам видов.

В растительном покрове (либо в отдельных его ярусах) можно выделять *пятна доминирования*. Границы такого морфоэлемента определяются по доминирующему виду или группе сходных видов, доминирующих в совокупности. В качестве сходных могут быть приняты растения разных видов, но одной жизненной формы. В сосновом лесу элементами мозаики, пятнами доминирования будут участки с господством зеленых мхов или кустистых лишайников. Можно выделить пятно доминирования, где диффузно распределены лисохвост луговой и ежа сборная. Основанием для их объединения служат кроме диффузного смешения сходство в размерах, положение фотосинтезирующего аппарата в одном слое, верхнее положение в травостое. Границу таких пятен проводят там, где изменяется обилие одного из видов или их совместное обилие.

В одно пятно доминирования могут быть объединены *Scilla sibirica* и *Corydalis solida*, поскольку они сходны по экологии. В пятно доминирования включаются и все остальные виды в его пределах.

Пятно доминирования может считаться однородным, но однородность эта относительна и условна. Дело в том, что пятно выделяется по обилию не всех, а части видов. Кроме того, при определении границы пятна мы должны принять условие — при каком изменении обилия можно считать, что пятно уже кончилось. Практически этот порог устанавливается не заранее, а в момент описания и может меняться в зависимости от конкретной ситуации. Более того, обилие видов в пятне доминирования оценивается в среднем для всего пятна. Реально же обилие видов варьирует, и варьирование может быть особенно большим у видов, обилие которых не принимается во внимание при выделении пятна (рис.6.24). Два пятна (III и IV) могут рассматриваться не как однородные, а как клинальные. В

пятне III наблюдается клинальная комплементарность ежи и сныти, а в пятне IV — симметричная клинальность орляка и ежи.

Для выделения морфоэлементов, охватывающих все ярусы растительности (т.е. весь растительный покров), может быть использован тот же подход, что и при выделении пятен доминирования внутри ярусов. Однако необходимо принять во внимание "наложение" друг на друга пятен доминирования разных ярусов.

Назовем элементарную единицу неоднородности растительного покрова, охватывающую по вертикали весь покров снизу доверху, микрогруппировкой. *Микрогруппировку* можно определить как участок растительного покрова, внутри которого нельзя провести границы по заданным признакам и порогам, принятым для определения границы. При этом имеется в виду отсутствие границ во всех ярусах. Микрогруппировки могут быть относительно однородными и клинальными. Клинальная изменчивость может иметь место во всех (что бывает редко) или только в отдельных ярусах. Нетрудно заметить, что такое определение соответствует определению растительной группировки. Микрогруппировка и есть элементарная растительная группировка. Ее отличительная черта заключается в том, что признаки и критерии ее выделения предельно (но разумно) детализированы. Границы устанавливаются по обилию видов во всех ярусах. Если в качестве основы выделения выбраны коллективные доминанты, виды объединяются по максимальному сходству. Так, участок леса, в одной части которого господствует осина, а в другой береза, может считаться растительной группировкой, если за основу выделения группировки принять господство мелколиственных пород в целом, а не отдельных видов. Но это не микрогруппировка. Участок же осинника с господством вейника (*Calamagrostis arundinacea*) и костяники (*Rubus saxatilis*) на всей территории, но с обилием орляка (*Pteridium aquilinum*) в одном месте и его отсутствием в другом представлен двумя микрогруппировками.

Примеры расчленения растительного покрова на микрогруппировки приведены на рис.б.27. Пятна доминирования, отраженные на рис.б.24, одновременно могут быть квалифицированы и как микрогруппировки.

Ценоэлемент по своему строению может соответствовать микрогруппировке. Но это бывает не всегда. Например, в дубняке можно выделить две микрогруппировки, различающиеся травяным покровом: в одной преобладает осока волосистая (*Carex pilosa*), в другой — обильны и осока, и сныть (*Aegopodium podagrana*). В микрогруппировки включен и древостой. Но поскольку различия в травяном покрове вряд ли связаны с эдификатором — ярусом дуба, то обе они входят в состав одного ультраценоэлемента. Аналогичная ситуация с латками крапивы и крупнотравья в сероольшанике. Выделение элементарных единиц в растительном покрове только на основе морфологии — упрощенный рабочий прием. Его можно использовать при массовых описаниях, при необходимости дать общую характеристику растительного покрова. В идеале членение следует проводить одновременно и по функциональным, и по морфологическим параметрам, тогда основными внутриценозными единицами придется признать ценоэлементы.

Фитоценоз

До сих пор говорилось о "внутреннем устройстве" растительного покрова на каком-либо участке. Естественно, возникает вопрос, а какова минимальная представительная единица растительного покрова? Обычно

элементарной территориальной единицей членения растительного покрова (растительности) принято считать фитоценоз.

Во введении мы уже определили *фитоценоз* как участок растительного покрова, устроенный по определенному закону, который может существовать самостоятельно вне данного окружения. В литературе накопилось большое число определений фитоценоза. Отвлекаясь от частных, в большинстве из них можно выделить два компонента: указание на взаимодействия растений друг с другом и со средой и на однородность состава и строения. В историческом плане наибольшим признанием пользуются определения В. Н. Сукачева и А. П. Шенникова. Приводим эти определения. "Под фитоценозом (растительным сообществом) следует понимать всякую совокупность растений на данном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определенным составом и строением, так и определенными взаимоотношениями со средой" (Сукачев В. Н. Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. ботаника, 1935, 5, с. 13). "Фитоценозом называется всякая конкретная группировка растений, на всем протяжении занимаемого ею пространства относительно однородная по внешности, флористическому составу, строению, по условиям существования и характеризующаяся относительно одинаковой системой взаимоотношений между растениями и со средой обитания" (Шенников А. П. Введение в геоботанику. 1964. с.12).

Эти два определения по существу не отличаются друг от друга, поскольку, исходя из иных определений В. Н. Сукачева и его разъяснений, можно утверждать, что под определенностью состава и строения он имеет в виду однородность. Разница сводится лишь к расстановке акцентов: в первом (определение В. Н. Сукачева) предпочтение отдается взаимодействиям, во втором (определение А. П. Шенникова) — однородности состава и строения. Наиболее обширным из дуалистических является определение В.Н.Сукачева, опубликованное в 1951 г. "1.Под фитоценозом или растительным сообществом понимается всякая конкретная растительность, на известном пространстве однородная по составу, синузальной структуре, сложению и характеру взаимодействия между растениями и между ними и средой. 2. Фитоценоз охватывает всю растительность на этом пространстве, как высшую, так и низшую, включая и все микроорганизмы, относимые к растительному миру, т. е. фитоценоз включает всю — и надземную, и подземную растительность. Фитоценоз является сложным образованием, структурные части которого получили название синузий. 3. Фитоценоз представляет собой лабораторию, в которой происходит аккумуляция и превращение вещества и энергии. Взаимодействия между растениями, а также между всеми компонентами фитоценоза и между ними и средой связаны также с превращением вещества и энергии" (Сукачев В. Н. Основные принципы лесной типологии. Труды совещания по лесной типологии. 1951. С. 15). Во втором и третьем пунктах отражены два факта. Во-первых, фитоценоз, охватывая растения всей толщи растительного покрова, представляет собой не элемент, а собственно растительный покров. Во-вторых, как совокупность всех автотрофных организмов, занимая тем самым специфическое место в потоке вещества и энергии, он и с этой точки зрения является единицей растительного покрова. В нашем определении оба эти признака заключены в указании, что фитоценоз — участок растительного покрова, поскольку эти признаки — атрибуты растительного покрова.

Наличие взаимодействия между растениями и между ними и средой не специфично для фитоценоза, оно относится к широкому классу явлений,

в частности к элементам растительного покрова. Указание на однородность взаимодействий не имеет практического смысла, так как при выявлении фитоценоза прямая оценка ее невозможна. Отметим, что в то время, когда предлагались эти формулировки, никто даже не пытался исследовать взаимодействия с целью установить степень их однородности. Очевидно, использовалось простое и на первый взгляд убедительное рассуждение: если состав и строение однородны, то однородны и взаимодействия. Но, во-первых, однородность состава и строения — частный случай (об этом будет подробнее сказано дальше), во-вторых, любое исследование взаимодействий в растительном покрове показывает весьма сложную и пеструю картину взаимоотношений.

В определениях В. Н. Сукачева и А. П. Шенникова содержится дуализм. С одной стороны, фитоценоз рассматривается как явление общественной жизни (взаимодействия растений), с другой — как участок растительного покрова, отличающийся от соседних своими морфологическими признаками. На практике фитоценоз выделяется обычно как контур по признакам состава и строения. Анализируя противоречие между сложившимся двойственным определением фитоценоза и обычным пониманием при практическом его выделении, В.С.Ипатов в 1966 г. пришел к выводу, что элементарной ячейкой общественной жизни растений является цено-ячейка (как система взаимодействующих растений), а фитоценоз в практическом понимании — выдел, мельчайшая единица районирования. Цено-ячейка—элементарная внутриценозная единица, а на уровне растительного покрова элементарными единицами общественной жизни растений являются ультраценоэлементы коном, а также ценом и сином в случае их неделимости на кономы и ценомы. К необходимости разделить понятие фитоценоз на два — функциональное и территориальное — пришел и Б. Н. Норин (1970, 1987). Он рассматривает фитоценоз как фитоценотическую систему—совокупность растений, связанных определенным образом взаимодействиями, а морфологически однородные территориальные выделы названы им *фитоценохорами*. В. И. Василевич (1983) убедительно обосновал целесообразность понимания фитоценоза как контура растительности определения.

Итак, *фитоценоз*—участок, выдел, контур растительного покрова, в пределах которого состав и обилие видов варьируют по определенному закону. Уместно обратить внимание на то, что состав и обилие видов по существу отражают и такой признак, как ярусное строение, а характер варьирования их — и наличие (или отсутствие) горизонтальной мозаики. По закономерностям варьирования состава и строения фитоценозы можно разделить на *гомогенные* (константно-гомогенные и клинально-гомогенные) и *гомоторные* (константно-гомоторные и клинально-гомоторные). Гомогенные фитоценозы в отличие от гомоторных не членятся в горизонтальном направлении, в их пределах нельзя провести границу по принятым параметрам состава и строения. В *константно-гомогенном* (или однородном) виде размещены диффузно: если разбить этот фитоценоз на мелкие площадки и оценить уровень варьирования признаков между всеми площадками, как соседними, так и удаленными друг от друга, то он окажется низким, причем варьирование по территории будет иметь случайный характер. Такая ситуация полностью соответствует признаку однородности состава и строения, включенному в классические определения фитоценоза. В 1967 году В. И. Василевич предложил понятие *клинальной изменчивости растительности*. Для *клинально-гомогенного* фитоценоза характерно постоянное направленное изменение растительности:

уменьшение обилия одних видов и увеличение других. Здесь также нельзя провести границу внутри контура в силу плавного изменения растительности, но оно может быть столь велико, что в крайних точках состав и строение оказываются совершенно различными. В отличие от константно-гомогенных фитоценозов в клинально-гомогенных наблюдается низкий уровень варьирования между соседними точками (площадками) и высокий между крайними. В. И. Василевич приводит следующий пример клинальных фитоценозов: "... на трансекте, начинающейся на окраине верхового болота и идущей по пологому склону суходола до лишайникового сосняка, было выделено четыре контура, из которых три являются клинальными. В одном из контуров вначале господствует *Sphagnum fallax*, обилие которого постепенно уменьшается, и он заменяется *Pleurozium schreberi*. В этом направлении уменьшаются свое обилие и исчезают болотные виды *Enophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Cassandra calyculata*, но появляются и увеличивают обилие боровые виды: *Vaccinium vitis-idaea*, *Dicranum polysetum*. В следующем контуре покрытие *Pleurozium schreberi* начинает уменьшаться" (Василевич, 1983. С.41). Если принимать во внимание все виды (как с большим, так и с малым обилием), то визуальное выделение однородных и клинальных контуров окажется трудно выполнимой задачей. Впрочем, и сами такие контуры — не частое явление. Практически достаточно опираться на господствующие и соподствующие виды в основных ярусах, а также на совокупности видов, сходных по экологии одной жизненной формы. Критерием однородности может быть постоянство соотношения доминантных и субдоминантных видов или групп видов на всей территории, а клинальности — постепенные изменения их соотношения. При выделении контуров с использованием специальных математических методов в расчет принимаются все виды независимо от их обилия, но вклад малообильных видов оказывается незначительным.

Поскольку гомогенный фитоценоз нельзя расчленить в горизонтальном направлении (т. е. провести границу внутри контура по принятым для его выделения признакам), он соответствует микрогруппировке — наиболее мелкой пространственной отдельности растительного покрова. В таком случае возникает вопрос, чем отличается микрогруппировка от фитоценоза? Здесь на помощь приходит критерий самостоятельности. В том случае, если растительность на выделенном участке (хотя бы на части его) может существовать в том же виде и без имеющегося окружения (или в другом окружении), участок следует считать фитоценозом; в противном случае он является микрогруппировкой. Чаще всего самостоятельность связана с размерами участков.

Гомотопные фитоценозы (их можно назвать также мозаичными) состоят из ограниченного набора микрогруппировок, различающихся соотношением и даже составом основных видов. В константно-гомотопном фитоценозе каждый тип микрогруппировки встречается неоднократно, а расположены они по территории беспорядочно, хотя возможно и регулярное их расположение (например, в лесных культурах при расположении деревьев группами). Примером константно-гомотопного фитоценоза может быть сосновый лес с неравномерной сомкнутостью крон и чередованием пятен напочвенного покрова. В принципе могут существовать и клинально-гомотопные фитоценозы. Их должно отличать постепенное изменение состава и строения микрогруппировок в каком-либо направлении, при этом наиболее удаленные друг от друга микрогруппировки должны различаться в наибольшей степени. Минимальный размер гомотопного

фитоценоза также определяется тем, может ли растительность выделенного контура существовать самостоятельно (вне имеющегося окружения).

Растительный покров может быть представлен совокупностью микрогруппировок, не образующих определенный рисунок, не повторяющихся, не меняющихся направленно в пространстве. Вместе с тем состав и строение каждой из них формируется и поддерживается под влиянием соседних микрогруппировок, т. е. их нельзя рассматривать как самостоятельно существующие. Очевидно, квалификация каждой из таких микрогруппировок, как фитоценоз, противоречит определению. Они относятся к иной, ценотической размерности. Включение описаний таких микрогруппировок в процедуру классификации приводит к резкому увеличению числа выделенных синтаксонов, не сопоставимых между собой.

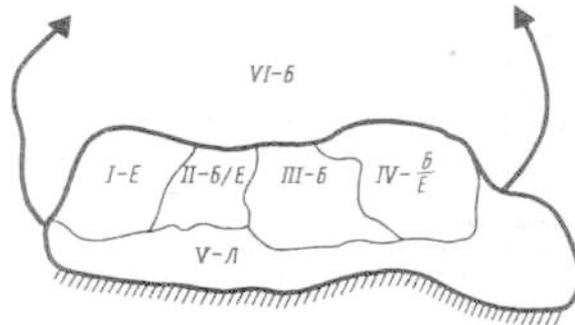


Рис. 6.28. Схематическое расположение микрогруппировок на надпойменной террасе р. Луга (Ленинградская обл.).

Микрогруппировки, образующие гетеротонный квазифитоценоз: /— еловая, //— береза в первом ярусе и ель во втором, ///— березовая, IV— березовая с подростом ели, V— липовая, VI— константно-гомогенный березовый фитоценоз. Тонкой линией обозначены границы микрогруппировок, жирной — фитоценозов. Объяснения в тексте.

Может быть найдено простое решение вопроса — выделение гетерогенных квазифитоценозов (комплексных, сложных фитоценозов) в отличие от простых — гомогенных и гомотонных. Для этого разнородные микрогруппировки объединяются в один контур, в пределах которого микрогруппировки в главном не зависят от окружения этого контура. Рассмотрим подобные ситуации на одном примере (табл. 6.10, рис. 6.28). На надпойменной террасе в долине реки Луга (северо-запад России) описаны шесть микрогруппировок. Одна из них (VI) занимает площадь более гектара и представляет собой типичный березняк с господством в травяном покрове *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* и может квалифицироваться как константно-гомогенный фитоценоз. Между березняком и крутым склоном к реке расположены микрогруппировки небольшого размера (в поперечнике 15-25 м). Состав и строение каждой из них в значительной мере сформировались под влиянием соседей, главным образом благодаря боковому затенению и смешанному опадению (в основном из хвои и листьев березы и липы). Косвенным, но достаточно надежным свидетельством несамостоятельности этих группировок служат следующие наблюдения. В таких же условиях местообитания на больших площадях (таких, когда влияние окружения на центральные части микрогруппировки не сказывается) подобные микрогруппировки не встречаются. В частности, ельники в подобном экотопе и при такой же сомкнутости крон имеют развитый покров из

Микрогруппировки па надпойменной террасе
р. Луга (Ленинградская область)

Порода	Микрогруппировки					
	I	II	III	IV	V	VI
Древостой, сомкн.	0.8	0.8	0.7	0.5	0.9	0.7
<i>Picea abies</i> , вые, м	10-15	10-18				
<i>Beiula pubescens</i> , вые, м		22-25	22-25	22-25		22-25
<i>Tilia cordata</i> , вые, м					17-20	
Возобновление	+	+				
<i>Tilia cordata</i>			+			
Подрост						
<i>Picea abies</i> , сомкн.		+		0.3		
<i>Tilia cordata</i>			+			
Подлесок						
<i>Sorbus aucuparia</i>			+		+	
<i>Padus racemosa</i>					+	
<i>Ribes alpinum</i>		+				
<i>Salix caprea</i>			+			
<i>Lonicera xylosttum</i>					+	
<i>Ulmus scabra</i>		+	+			
Травяной покров						
Общее проект. покр.	20	10	45	70	60	70
<i>Pteridium aquilinum</i>			5	+	5	5
<i>Aego-podium podagraria</i>	5	3	5	10	20	10
<i>Galeobdolon luieum</i>	+	5	4	5	2	+
<i>Milium effusum</i>					+	+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	+	+	2	+	1	+
<i>Hepatica nobilis</i>	10	3	10	25	20	+
<i>Anernonoides nemorosa</i>			5	5	5	5
<i>Convallaria majalis</i>	+	+	5		20	10
<i>Lusula. Pilosa</i>					+	+
<i>Paris quadrifolia</i>					+	+
<i>Trollius europaeus</i>			5		2	+
<i>Viola mirabilis</i>					2	
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	+	+		+
<i>Oxalis acetostlla</i>	5	+	+	30		
<i>Anthriscus sylvestris</i>			5			+
<i>Angelica sylvestris</i>		+	5			+
<i>Geum rivale</i>			+			+
<i>Geranium sylvaiicum</i>			+			+
<i>Calamagrostis arundinacea</i>			+			20
<i>Pulmonaria officinalis</i>	+	+	+			
<i>Melampyrum sylvaticum</i>			+			+
<i>Rubus saxatilis</i>		+		2		20
<i>Asarum europaeum</i>				2		
<i>Viola canina</i>				2		
Опад	Хвоя ели, листья березы, липы					

кислицы. Высокому обилию *Hepatica nobilis* в данной микрогруппировке, несомненно, способствовал обогащенный листьями опад. Видимо, это относится и к *Galeobdolon luieum*. По той же причине, а также вследствие бокового притенения березовая микрогруппировка (III) отличается по составу и строению от березняка (VI), а микрогруппировка с подростом ели (IV) имеет черты как ельника, так и березняка. Предположив, что в отсутствие березняка (VI) характер микрогруппировок I-V существенно не изменится,

их можно объединить в один гетерогенный фитоценоз — квазифитоценоз. При установлении границ гетерогенных квазифитоценозов, а точнее при объединении микрогруппировок в такие фитоценозы может возникать неопределенность. Поясним это на схеме (рис.6.29). Каждый из наборов микрогруппировок: 1,2; 1,2,3; 3,4,5; 4,5, выдерживает критерий самостоятельности и может быть выделен как квазифитоценоз. Можно выделить два фитоценоза разными способами, и в зависимости от способа совокупность микрогруппировок в фитоценозе оказывается разной. При альтернативном проведении границы микрогруппировку следует отнести либо к одному, либо к другому квазифитоценозу. Если принять допустимым наложение фитоценозов, то микрогруппировка должна быть отнесена к обоим фитоценозам. Практически, конечно, удобнее альтернативный способ проведения границ. При этом формально безразлично, к какому из фитоценозов будет отнесена микрогруппировка. Реально же всегда найдутся признаки, по которым у нее окажется большее сходство с одним из фитоценозов, между которыми она расположена.

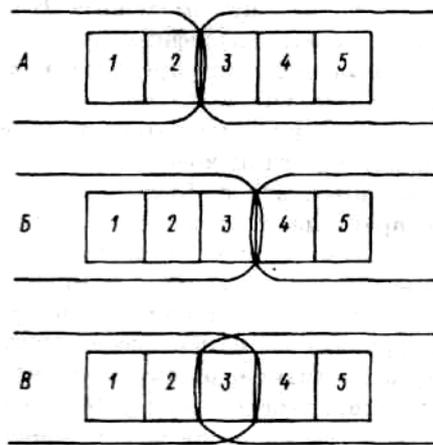


Рис. 6.29. Разные способы определения границы гетерогенных квазифитоценозов.

А, Б — альтернативный способ, В—способ пересечения; 1 - 5 — микрогруппировки.

Часто описание фитоценозов в природе проводят не в реальных контурах, а на стандартных пробных площадях, например в лесу на площади 20x20 м. Как аргументы в пользу стандартной пробной площади приводятся удобство в работе и необходимость получить некоторые показатели в сравнимых единицах. Однако более полная характеристика может быть получена при описании всего реального контура, и ничто не мешает в его пределах проводить учет необходимых признаков на любом числе пробных площадок любого размера.

Надежная оценка самостоятельности участка растительного покрова может быть получена только в эксперименте с удалением окружающего растительного покрова. В практической работе геоботаник использует прежде всего накопленный опыт и знания об особенностях трансформации среды растениями. Как уже говорилось, косвенным указанием на самостоятельность той или иной микрогруппировки служит существование где-либо подобной группировки столь больших размеров, что исключает влияние соседнего окружения по крайней мере в центре такого

участка. Критерий самостоятельности придает функциональный аспект фитоценозу, хотя главным его признаком является морфологический — определенная закономерность состава и строения в его пределах. Отметим также, что ультраценоэлементы (коном, ценом, сином) по морфологическим признакам могут рассматриваться как микрогруппировки, а в случае их относительной независимости от окружения, представлять собой фитоценозы или же входить в состав гетерогенных квазифитоценозов. Например, дуб или вяз на лугу с концентрическим рисунком травяного покрова под ним не что иное, как клинально-гомонтонный фитоценоз.

Подведем некоторый итог: что же такое фитоценоз?

Фитоценоз—участок растительного покрова, состав и строение которого распределены по территории в соответствии с определенным законом. Минимальный размер фитоценоза определяется тем, может ли растительность существовать в том же виде хотя бы на части его территории вне данного окружения. По закономерностям состава и строения фитоценозы могут быть константно-гомогенные, клинально-гомогенные, константно-гомонтонные, клинально-гомонтонные. В растительном покрове могут выделяться гетерогенные квазифитоценозы, объединяющие микрогруппировки, не повторяющиеся в его пределах и не существующие (хотя бы часть из них) самостоятельно.

В заключение отметим обычное несоответствие теории и практики при описании и характеристике фитоценозов. Для того чтобы при описании клинально-гомогенных фитоценозов объективно отразить их строение, необходимо указать направленность изменения состава и строения. Объективная характеристика гомонтонных фитоценозов может быть получена в том случае, если описаны морфоэлементы — микрогруппировки, из которых она состоит. В случае клинально-гомонтонных фитоценозов необходимо отразить и направленные изменения элементов мозаики. Гетеронтонный квазифитоценоз невозможно охарактеризовать без описания микрогруппировок, из которых он состоит. Даже в пределах однородных (константно-гомогенных) фитоценозов растительность варьирует. Абсолютно гомогенной растительности не бывает, относительный гомогенитет складывается в результате отбрасывания несущественных различий. Все эти особенности строения различных типов фитоценозов выявляются в специальных исследованиях. При массовых же описаниях растительного покрова, как правило, дается средняя оценка признаков фитоценоза для всего выделенного контура. Этот прием приводит к тому, что все фитоценозы, отраженные в описаниях, предстают однородными — константно-гомогенными. Такой подход упрощает описание фитоценозов и процедуру их классификации, но существенно искажает информацию о растительном покрове.

Топозлементы

Выделяя в растительном покрове ценоэлементы и морфоэлементы, расчленяя его на микрогруппировки и фитоценозы, мы используем признаки собственно растительного покрова, т. е. опираемся на характер взаимодействия растений, состав и строение.

Однако растительный покров можно разделить на элементарные участки и иной природы, а именно экотопические элементы растительного покрова, выделенные по признакам экотопа. Это *топозлементы*. Таким элементом является растительный покров на участке с однородными почвенно-грунтовыми условиями, расположенный, как правило (но не всегда), в одном элементе рельефа, в пределах одного и того же экотопа.

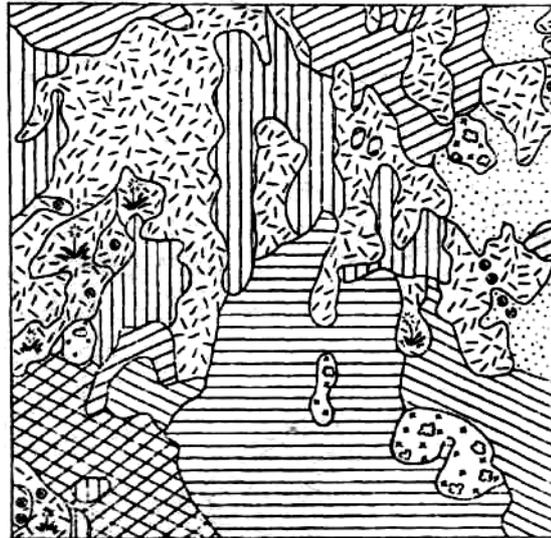


Рис.6.30. Экологический комплекс фитоценозов (каменистая осыпь на склоне южной экспозиции крутизной 40° (Казахстан, горы Кокшетау) (по: Карамышева, 1960).

1 — выходы коренной породы с накипными лишайниками (*Caloplaca elegans*, *Lecanora aspera*, *Candelanella aurella* и др.); 2—каменистые осыпи, лишённые растительности; 3—каменистые осыпи с единичными экземплярами *Scorzonera crispa*; 4 — кустарниковые заросли (*Spiraea hypericifolia-rAtraphaxis frutscens*) по краям осыпи; 5—кустарниковые заросли (*Spiraea hypericifolia-rAtraphaxis frutescens*) с участием *Stipa kirgisorum* на закреплённой осыпи; 6—разреженный холоднополюнно-кустарниковый фитоценоз (*Spiraea hypericifolia-rAtraphaxis frutescens-Artemisia, frigida*) с участием *Epkedra distachyavi Stipa orientalis*; 7—кустарниково-холоднополюнно-типчакковый фитоценоз (*Spiraea hypencifolia-rAtraphaxis frutescens-Festuca sulcata+ Artemisia frigida*) по краям ложины; 8 — полюнно-кустарниковый и полюнно-типчакковый фитоценоз (*Spiraea hypericifolia-r +Atraphaxis frutescens-Festuca sulcata-r Artemisia sublessingiana+A. marschalliana+ A. frigida*); 9 — холоднополюнно-киргизскоковыльный с кустарниками фитоценоз (*Spiraea hypericifolia+Atraphaxis frutescens -Stipa kirghisorum-rA.frigida*) по днущу ложины; 10—*Spiraea hypericifolia*.

Топоэлементы могут быть двух уровней: 1) *экологический комплекс фитоценозов*, включающий в себя разные фитоценозы (комплекс может быть редуцирован до одного фитоценоза) и 2) *инфраценоз*—в пределах (внутри) одного фитоценоза.

На территории экологического комплекса растительность обычно различается составом и строением. Вместе с тем у фитоценозов, его слагающих, есть две общие черты. Ограничения на состав и тем самым на строение налагает экологический отбор. В составе растительности могут присутствовать только виды, адаптированные к данному экотопу. Фито-

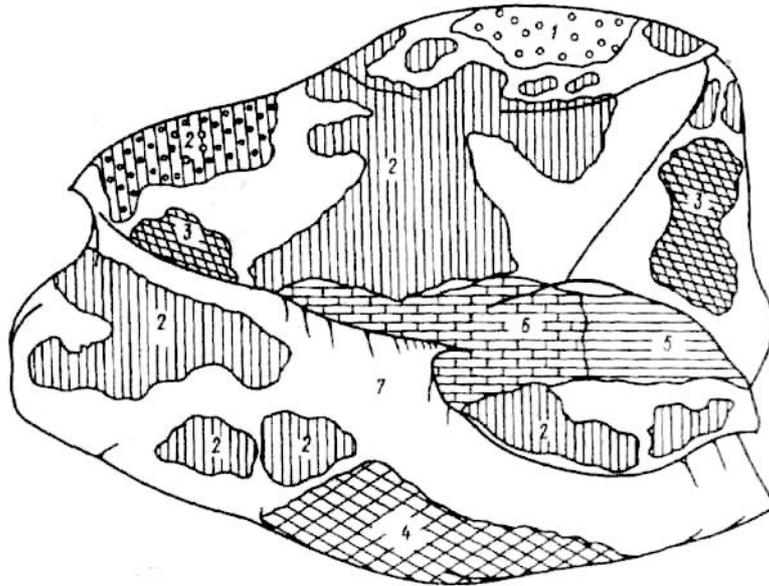


Рис. 6.31. Инфраценоз-валун в старом разновозрастном зеленомошно-лишайниковом сосняке с вереском (Карелия).

1-плотная латка кустистых лишайников (*Claiina амБчсчГа. Cl.rangiferana*), бокальчатых кладоний (*Cladoma gracilis, Cl.cornuta* и др.) и *Dirranum polysetum*; 2- латки зеленых мхов (*Pleurozrum schrebert, Dicranum polysetum*) с сетчатым вкраплением кладоний; 3-накипные лишайники; 4-латки *Vaccinium vxUs-idata* у подножия валуна; 5-бокальчатые кладонии; 5-бокальчатые кладонии с примесью кустистых лишайников, 7- незаросшие участки.

ценозы, слагающие экотопический комплекс, представляют собой разные стадии развития или состояния в результате разного рода разрушении растительного покрова и сходные тем, что при естественном развитии могут сформироваться в одинаковые климаксовые сообщества (рис. 6.30). Сказанное можно пояснить таким абстрактным примером. Если на территории экотопического комплекса уничтожить всю растительность и следы воздействия на почву разных фитоценозов, обеспечить одинаковый доступ зачатков растений видов, свойственных этому экотопу, не допускать нарушений растительности при ее развитии, то на этой территории сформируется один фитоценоз. Подобного рода экотопические комплексы фитоценозов З. В. Карамышева (1960), С. А. Грибова, Е. И. Рачковская (1972) называют серией растительных сообществ. В Псковской области нами описан лесной экотопический комплекс из трех фитоценозов. На мысу, окаймленном с трех сторон болотом, 50 лет назад была пашня. Теперь на месте пашни вырос осиновый лес с незначительным участием в древостое березы. Несколько гектаров занимает чистый осинник. Сюда из находящегося за болотом ельника были занесены семена ели и под пологом осины на участке площадью около 1 га развился ярус подроста ели. Прошедший смерч повалил все деревья полосой 50-100 м. Десять лет спустя в буреломе образовались заросли из осины и серой ольхи в верхнем ярусе и малины и крапивы — в нижнем. В дальнейшем, если не будет нарушений, эти фитоценозы постепенно превратятся в ельник-кисличник, так

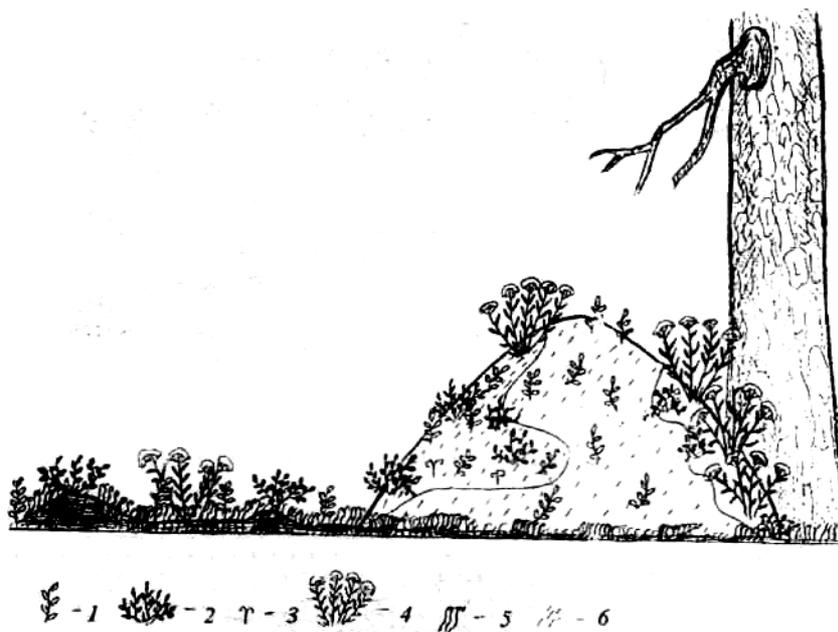


Рис.6.32. Инфраценоз — зарастающий муравейник в разреженном кустарничково-зеленомошном сосняке (приозерное понижение, Карелия). В отличие от фона на муравейнике полностью отсутствуют зеленые мхи.

1—*Vaccinium vitis-idaea*, 2— *V.myrtillus*, 3—*Melampyrum sylvaticum*, 4 — *Ledum palustre*, 5 — зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, 6— оп ад.

как в подобных экотопах коренными (климаксовыми) являются ельники с господством в травяном покрове кислицы (*OraUs acetosella*).

Раньше (гл. 5) подробно анализировалась растительность донного ландшафта на побережье Ладожского озера. В пределах одного экотопа на бедных песках с атмосферным увлажнением представлена пестрая смесь фитоценозов вырубки и сосняков разных возраста и сомкнутости с лишайниковым, моховым ковром, а в старых сомкнутых сосняках со вторым ярусом сосны—с обилием *Vaccinium myrtillus* и даже с участием *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. Все эти фитоценозы являются разными стадиями развития и восстановления после деградации одного типа леса — сосняка лишайниково-зеленомошного. Таким образом, растительность этого ландшафта может рассматриваться как экотопический комплекс фитоценозов.

Понятно, что в пределах одного экотопа может быть и только один фитоценоз, т.е. экотопический комплекс редуцирован до одного фитоценоза. Для обозначения такого топоэлемента растительного покрова можно использовать термин *фитоценомер* (Сочава, 1978). Вообще говоря, если фитоценомер рассматривать как растительность элементарного геомера, по В. Б. Сочава, т.е. гомогенного пространства, и за основной признак этого пространства принять физическую среду, то название фитоценомер может быть применимо и для любого экотопического комплекса фитоценозов, независимо от числа составляющих его фитоценозов.

В пределах фитоценоза могут встречаться неоднородности абиотической среды, не вызванные самой растительностью. Например, валун в

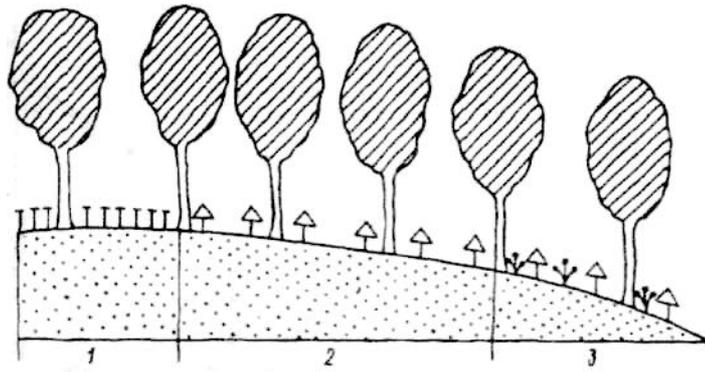


Рис. 6.33. Экологический ряд.

1 — *Populus tremula*—*Equisetum hiemale*, 2—*Populus tremula* — *Pteridium aquilinum*, 3—*Populus tremula* — *Pteridium aquilinum*—*Vaccinium myrtillus*.

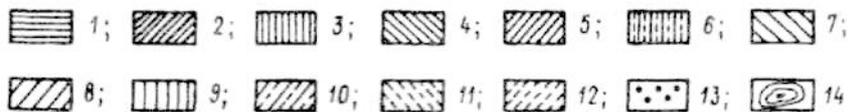
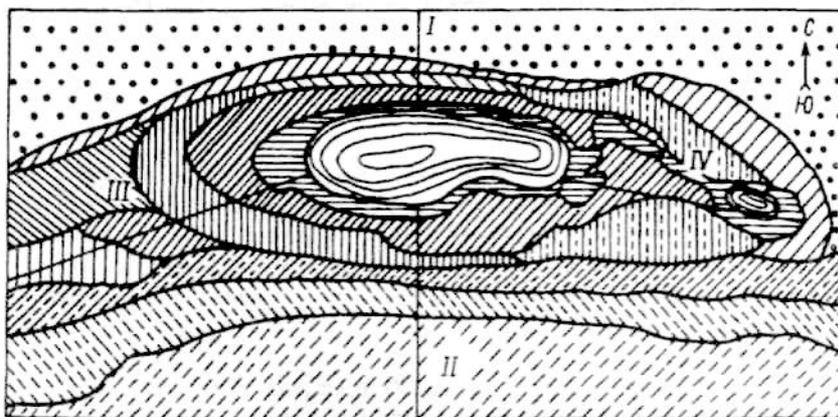


Рис.6.34. Экологический ряд фитоценозов вокруг родникового водоема (Карагандинская обл.) (по: Гуричева, 1965).

I-IV—экологические ряды.

1-13— фитоценозы: 1 — болотничево-ежеголовниковый (*Sparganium microcarpum*, *Heleocharis euuniglumis*), 2 — осоковый (*Carex riparia*), 3—ситниково-лисохвостовый (*Alopecurus ventricosus*, *Juncus gerardii*), 4 — осоково-пустынномятликовс-ситниковый (*Carex stenophilla*, *Eremopoa oxyglumis*), 5 — пырейный (*Agropyron repens*), 6—разнотравно-костровый (*Bromus inermis*, *Chartolepis intermedia*, *Medicago jalcata*), 7—солодковый (*Glycyrrhiza glabra*), 8—разнотравно-волоснецовый (*Elymus angustus*, *Ferula songorica*, *Artemisia austriaca*), 9—вострецовый (*Aneurolepidium ramosum*), 10— ломкоколосниково-прутняково-чернополынный (*Artemisia pauciflora*, *Kochia. prostrata*, *Psaihyrostachys juncea*), 11—бассиево-чернополынный (*Echinopsilon sedoides*), 12—бассиево-мортуковый (*Eremopyrum orientale*), 13 — чернополынно-кокпекова.я (*Atriplex cana*), 14 — озеро.

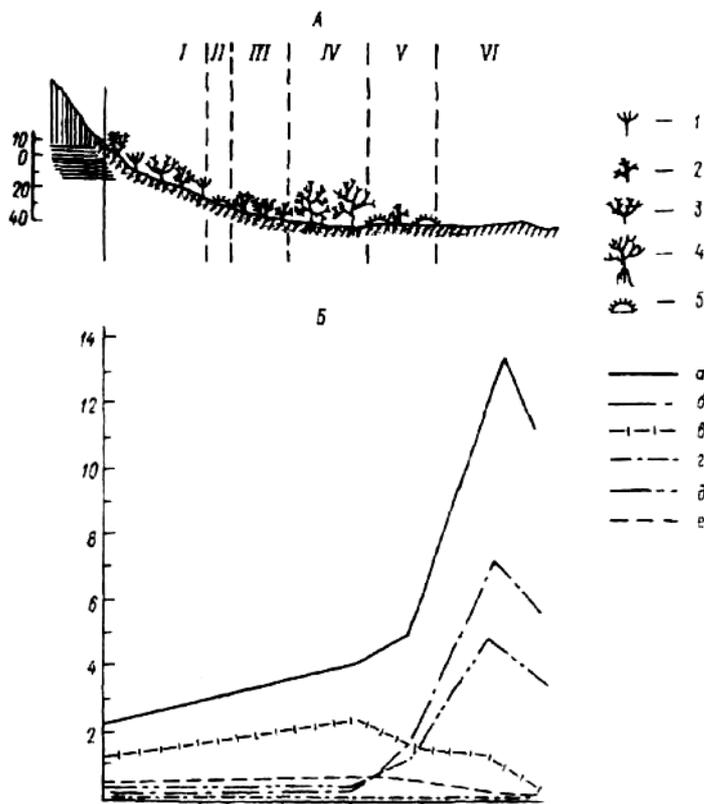


Рис.6.35. Экологический ряд (А) по градиенту засоления (Б).

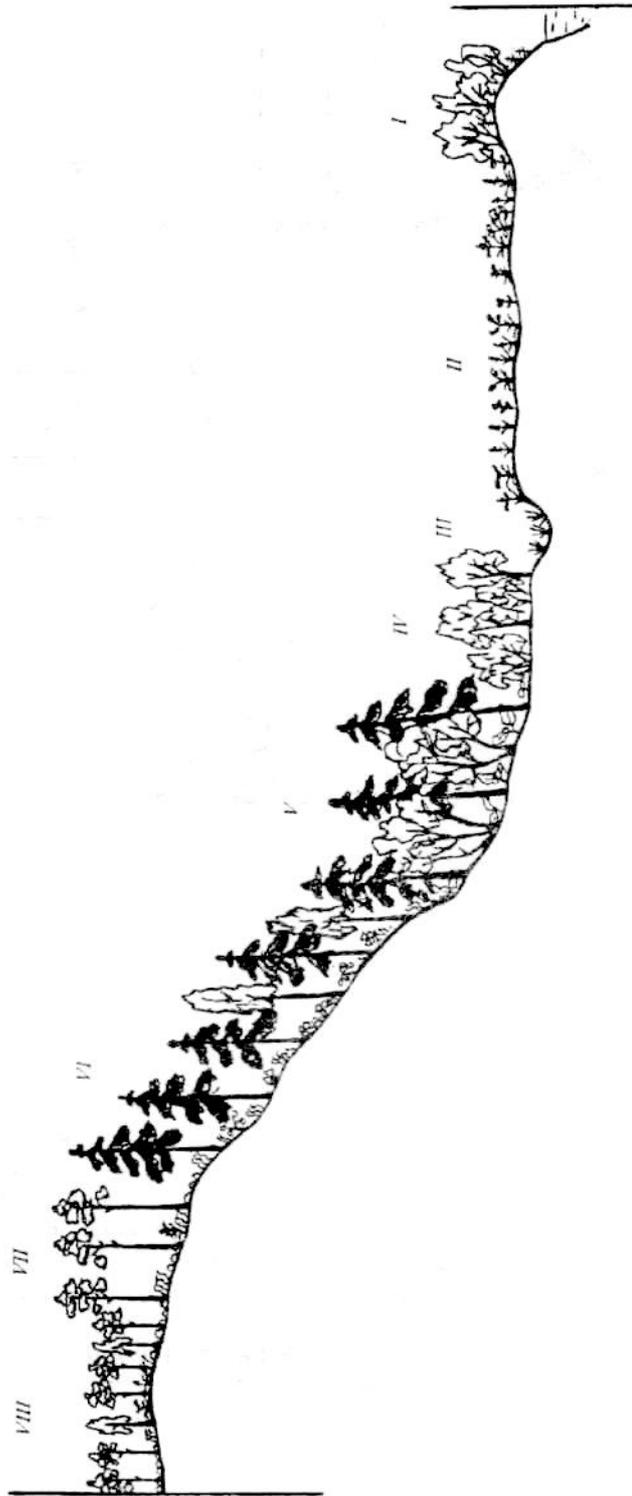
I—VI — сообщества.

Доминанты сообществ: 1 — *Nanophyton erinaceum*, 2—*Salsola arbuscula*, 3—*Artemisia terrae-albae*, 4 — *Haloxylon aphyllum*, 5—*Halocnemum strobilaceum*.

Содержание солей (г на 100 г породы): а — суммасолей, б—Cl, в — SO_4 , г — HCO_3 , д — Na^+ , K^+ , е — Ca^{++} , Mg^{++} (по: Викторов и др., 1962).

травяном ельнике, линза суглинка на общем песчаном фоне в сосняке. Такие экотопические аномалии небольших размеров не оказывают заметного влияния на все ярусы растительности. Но к ним приурочены пятна растительности нижних ярусов, отличающиеся от основного фона. На валуне развивается моховой ковер из зеленых лесных мхов, а в сосняке на фоне лишайниково-зеленомошного ковра в границах линзы суглинка — злаки. Иногда видовой состав такого элемента существенно не отличается от основного фона, однако сложение покрова здесь другое: иное количественное соотношение видов, мелкая мозаика пятен, представлены разные стадии формирования покрова (рис.6.31). Такие образования мы называем *инфраценозами*.

Появление инфраценозов может быть вызвано не только экотопическими причинами, но и деятельностью растительности. Ярким примером таких инфраценозов служат зарастающие поваленные стволы деревьев и пни. Так, в сосняках с плотным ковром зеленых мхов светлыми пятнами выделяются лежащие на земле стволы сосен, поросшие кустистыми



лишайниками. Кстати, зарастание колод и пней повторяет стадии формирования напочвенного покрова — от пионерных мхов и бокальчатых лишайников до покрова из зеленых мхов. Иногда инфраценозы обязаны своим появлением деятельностью животных, в частности муравьев. Например, зарастающий растениями муравейник, оставленный хозяевами, резко отличается от окружающего напочвенного покрова отсутствием мхов (рис.6.32).

В растительном покрове всегда можно выделить экологические ряды. *Экологический ряд фитоценозов* — это последовательность неповторяющихся фитоценозов, примыкающих друг к другу в пределах территории, на которой экотоп не однороден, и условия экотопа в этом ряду не повторяются. По-видимому, экологический ряд совпадает с *фитогеохорой* (Сочава, 1978). Простой экологический ряд образуют последовательно расположенные от подножия до вершины холма фитоценозы с осинной и различающимися нижними ярусами (рис.6.33). Различия состава и строения фитоценозов вызваны снижением увлажнения почвы по направлению к верхней части холма. Быстрым изменением режима увлажнения вокруг родникового водоема вызвано формирование разных фитоценозов, образующих пояса вокруг водоема (рис.6.34). В этих полосах растительности можно выделить несколько экологических рядов. Яркий пример экологического ряда представляет изменение растительности, определяемое режимом засоления (рис.6.35). Обычно в экологическом ряду меняется не один экологический фактор, а их комплекс — водный режим, механический состав почв, почвенное плодородие. Таков экологический ряд в долине реки Луга (рис.6.36).

Описание растительности в экологических рядах настойчиво рекомендовал Л. Г. Раменский (1938). Материалы подобного рода дают хорошие возможности для анализа экологической обусловленности различных фитоценозов.

Рис.6.36. Экологический ряд (долина р.Луги, Ленинградская обл.).

I—прирусловая часть, заросли ив (*Salix viminalis*, *S.dasydotos*), черемуха (*Padus racemosa*); напочвенный покров разрежен, проективное покрытие не более 20% (*Equisetum arvense*, *Brornopsis inermis*, *Elyirigia repens* и др.); почва неразвитая аллювиально-слоистая.

II—разнотравно-злаковый луг; проективное покрытие 40-60% (*Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Phleum pratense*, *Centaurea jacea*, *Plantago major*, *Campanula glomcrata*, *C.patula*, *Ranunculus acris*, *Trifolium repens*, *Tr.pratense*, *Achillta millifolium* и др.); почва дерновая аллювиальная.

III — осоковые сообщества (*Carex vesicaria*, *C.rostrata*); проективное покрытие 40%. Вода стоит на поверхности. Почва иловато-глеевая.

IV — мокрое мелколесье (*Alnus incana*, виды *p.Salix*); травяной покров разрежен — 5-15%. Почва дерново-глеевая.

V — ельник крупнотравный, примесь мелколиственных пород, высота древостоя 25-27м. В напочвенном покрове *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticnm*, *Athyrium filix-femina* и др., проективное покрытие 50-70%. Почва дерново-подзолистая глеевая.

VI—ельнике примесью широколиственных пород (*ТШа cordata*, *Ulmus laevis* и др.), с дубравными элементами; высота древостоя 20—25 м. Проективное покрытие травянистого покрова 80%: *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Oxalis acetosella*, *Milium effusum*, *Rubus saxatilis*. Моховой покров не выражен, 10-20%. Почва дерново-слабоподзолистая.

VII—сосняк лишайниково-зеленомошный с *Calluna vulgaris*, высота 20м. Проективное покрытие зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranvm polysetum*) — 60%, кустистых лишайников (*Cladna arbuscula*, *Cl.rangiferina*) —40%. Кустарнички — 5-10%. Почва поверхностноподзолистая.

VIII—молодой сосняк зеленомошный. Покров мхов до 80%, мелкие пятна кустистых лишайников. Травяно-кустарничковый ярус — 10-15% (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis arundinacea*). Почва—подзол.

Континуум и квантованность растительного покрова

При исследовании растительного покрова геоботаник постоянно сталкивается с тем, что между выделяемыми единицами любого уровня и характера (ценоэлементами, морфоэлементами, микрогруппировками, фитоценозами и т.п.) невозможно провести точно фиксируемую плоскость их разделения. Границы всегда размыты.

Эта особенность растительного покрова нашла отражение в концепции *непрерывности*. Впервые представление о непрерывности растительного покрова сформулировал Л. Г. Раменский (1910). Впоследствии в геоботанику вошел термин *континуум* как синоним непрерывности. В это же время обосновывались представления о *дискретности* растительного покрова. Дискуссия о соотношении континуума и дискретности в растительности продолжается до сих пор. Общепринятого определения континуума не существует. Различия в понимании континуума можно установить, если сопоставить разные точки зрения на соотношение непрерывности и дискретности, а также на объективность существования или условность выделения растительных группировок. Анализ таких представлений провела В. Д. Александрова (1969). Если исключить частности, можно наметить четыре точки зрения.

Первая заключается в том, что растительные группировки существуют объективно, между ними всегда имеются отчетливые, резкие переходы; дискретность является естественным свойством растительного покрова (Дю-Риэ, 1921).

Сторонники противоположных взглядов рассматривают растительный покров как "...непрерывно меняющееся в пространстве сочетание популяций, где разные виды, произрастая совместно в самых разных комбинациях, формируют не ясно отличающиеся друг от друга на местности сообщества, а плавно переходящие друг в друга многообразно и неповторимо меняющиеся сочетания" (Александрова, 1969, стр.13). Так сформулирована В.Д.Александровой точка зрения крайних континуумистов. По существу, такой подход отрицает объективное существование каких-либо пространственных единиц в растительном покрове. Это, в частности, отразили Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг (1978). "Признание континуума делает условной границу между фитоценозами, как и сам объем понятия фитоценоз" (стр.59). Из такого понимания континуума и отрицания какой-либо дискретности вытекает практическое следствие: при описании растительности не следует искать границы, нужно пользоваться только пробными площадями. Л. Г. Раменский постоянно рекомендовал делать описание растительности сериями пробных площадей, располагая их независимо от "рубежей" в растительности. Однако исходил он не из отрицания дифференцированности растительного покрова, а из желания получить независимые характеристики растительности и среды для дальнейшего изучения связи между ними. Л. Г. Раменский пользуется репутацией крайнего континуумиста. Анализ же его работ показывает, что концепция непрерывности растительного покрова формировалась Раменским при реализации одной из главных его идей — параллельного анализа растительности и среды в непрерывных рядах пробных площадей как единственно позволяющего выявить закономерности растительного покрова. При этом он считал, что ценозы, растительные группировки реально существуют. Между ними могут быть и резкие (при "скачках" в среде), и плавные переходы. Рубежи в пространственном изменении растительности вызываются не только средой, но и воздействием эдификаторов.

Согласно третьей точке зрения растительный покров состоит из объективно существующих группировок (фитоценозов), относительно однородных, однотипных, связанных постепенными переходами друг в друга, причем степень плавности их бывает разной. Такая картина организации растительного покрова отражена в работах В.Н.Сукачева (1928), А. П. Шенникова (1964), таково видение и в школе Браун-Бланке (Баркман, 1989).

Как компромиссная между разными подходами возникла четвертая точка зрения, согласно которой в одних местах или типах растительности фитоценозы могут быть выделены лишь условно, искусственно, в других — выделяются объективно существующие единицы. Иными словами, в одних случаях имеет место континуум, в других — дискретность. Допускается и вся гамма переходов между ними. Эти свойства растительного покрова комплементарны в том смысле, что чем больше выражен континуум, тем менее дискретность, и наоборот; в крайних же случаях они исключают друг друга. Чаще выражен континуум (Александрова, 1969; Василевич, 1960; 1975; Миркин, 1977, и др.).

В качестве причин, приводящих к континууму, в литературе приводятся следующие: 1) экологическая специфичность видов, 2) отсутствие экологических групп видов, 3) постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве, 4) неспецифичность воздействия видов на среду, 5) "растекание" видов в пространстве. Если принять все эти причины без оговорок, то можно прийти к пониманию континуума в крайнем его выражении. Действительно, пространственное изменение растительного покрова должно было быть постепенным, монотонным. Но следует обратить внимание на следующее обстоятельство: поскольку не вводится никаких ограничений на направление вектора изменений среды, постольку и направленность изменений растительного покрова может меняться. Растительный покров можно представить себе в этом случае состоящим из клинальных образований, иными словами — дифференцированным. Вместе с тем здесь наблюдается и континуум как на стыках контуров, так и внутри их. Растительный покров оказывается одновременно и квантованным, и непрерывным, что заставляет рассматривать континуум и дифференцированность растительного покрова как разные свойства, несмотря на то, что они выводятся из одного набора посылок. Посмотрим, достаточно ли обоснованы указанные выше причины образования континуума.

Понятие об экологической специфичности видов (экологическая индивидуальность), как известно, было выдвинуто Л. Г. Раменским и Г. А. Глизоном. Прямые доказательства экологической специфичности можно получить только в экспериментах. Однако большое число видов и факторов делает опыты настолько трудоемкими и дорогими, что их постановка практически невозможна. Грейг-Смит (1974) обращал внимание на то, что не было проведено ни одного определения экологических границ какой-либо географической группы видов по отношению ко всем факторам. С тех пор положение не изменилось. Однако в таких экспериментах и нет необходимости, поскольку обоснованных отрицаний экологической специфичности не возникает, косвенные же подтверждения этого явления представляются вполне достаточными. Ими являются многочисленные кривые распределения видов по градиентам факторов среды. Экологическая специфика полностью соответствует всему опыту биологии, свидетельствующему о нетождественности как отдельных организмов, так и их совокупностей. Вместе с тем сама по себе экологическая индивиду-

альность не может привести к континууму, поскольку она не определяет отсутствия экологических групп, как это может показаться на, первый взгляд, поэтому мы рассматриваем эти связанные друг с другом причины раздельно.

Вторая посылка — отсутствие экологических групп видов, т.е. равномерное распределение видов по градиентам отдельных факторов среды и их совокупностей. Эта причина, тесно связанная с экологической специфичностью видов, появилась в концепции континуума значительно позднее (Василевич, 1966; Whittaker, 1975). Доказательств как отсутствия, так и существования экологических групп не существует. Трудно представить, что имеет место чередование благоприятных и неблагоприятных для видов зон какого-либо фактора, а ведь это является условием существования экологических групп. Но совсем не очевидно, что такие зоны не существуют по отношению к сочетаниям факторов (т. е. в гиперпространстве среды). Возможно, часть видов все же организована в экологические группы, например по отношению к экстремальным условиям среды, для существования в которых требуются особые приспособления. Таким образом, представляется разумным считать утверждение об отсутствии экологических групп не более, чем правдоподобной гипотезой, но нет достаточных оснований и отвергать возможность их существования.

Следующее неперенное условие континуума постепенность изменений среды (эквивалентное этому выражение — непрерывность среды). В отличие от экологической специфичности постепенность изменения среды даже изначально принималась с оговорками. Л. Г. Раменский (1924, 1938) указывал, что нередко имеют место не постепенные, а резкие изменения среды, непрерывность ее только кажущаяся. Позднее постепенность изменения среды как закономерность вообще ставилась под сомнение (Александрова, 1965; Василевич, 1969). Анализ рассматриваемого положения затруднен из-за того, что не дается определения постепенности. Обычно постепенности противопоставляют резкие, очевидно существенные изменения в среде между соседними точками, находящимися на близком расстоянии друг от друга, следовательно, постепенные — это небольшие изменения. Большие перепады в среде на близком расстоянии могли бы возникать только в том случае, если бы природные силы, формирующие экотопы, встречали непреодолимые преграды, что, по-видимому, отмечается очень редко. Казалось бы, перепад возникает на границе сред (граница берега и водного зеркала водоема). Но, во-первых, это частный случай, а во-вторых, по-видимому, и здесь изменения среды не выходят за пределы постепенности, поскольку сами растения, трансформируя среду, размывают границу.

Для оценки масштабов изменений можно установить количественный порог в единицах фактора среды. Гораздо важнее оценить характер и степень изменения среды реакцией растений. Создается впечатление, что вывод о постепенном изменении среды и сформировался на основании того, что в пространственных рядах нечасто наблюдается ситуация, когда непосредственно у линии раздела, произвольно проведенной в таком ряду, по обе ее стороны радикально изменились бы строение и состав растительного покрова. Видимо, не будет большой смелостью предложить в качестве гипотезы следующее утверждение: характеристики среды около двух соседних точек, расстояние между которыми не слишком превышает линейный размер площади питания или фитогенных полей произрастающих здесь растений, не выходят за пределы экологических амплитуд, хотя бы части этих видов. Такое утверждение нам представляется

вполне правдоподобным, если иметь в виду экологические амплитуды видов, охватывающие по шкалам Раменского даже в градации "массово" несколько ступеней в каждом факторе.

Характер изменения среды в пространстве имеет смысл рассматривать в рамках концепции континуума только в том случае, если существует достаточно тесная зависимость растительного покрова от условий среды. Этот вопрос недостаточно выяснен. Л. Г. Раменский в своих построениях исходил из весьма тесных зависимостей, считая, что растительность способна реагировать на малейшие изменения условий обитания. Немногочисленные литературные данные свидетельствуют об очень низкой степени зависимости обилия и встречаемости видов от отдельных факторов среды в реальной обстановке. Очень мало работ, посвященных исследованию зависимости от среды не отдельных видов, а их комбинаций, растительных группировок. И здесь наблюдается та же картина (Боч, Василевич, Игнатенко, 1970; Василевич, Константинова, 1980). Несколко выше связи с комплексными факторами (кислотность почвы, увлажнение, плодородие), они берут на себя большую долю варьирования обилия и встречаемости видов и их сочетаний. Тот факт, что теснота связей между растительностью и средой увеличивается при переходе от отдельных факторов к их комплексу, может внести уверенность, что при учете всего набора факторов среды (что возможно скорее теоретически) связи будут очень высокими. Но и при этом они вряд ли окажутся функциональными, так как всегда найдутся причины, нарушающие их: конкуренция, воздействие животных, человека и, наконец, фактор времени, поскольку для возникновения соответствия растительности и среды необходима определенная продолжительность взаимодействия. И все же мы можем принять как весьма правдоподобную гипотезу о высокой степени зависимости растительного покрова от условий среды.

В качестве одной из причин континуума В. И. Василевич (1966) выдвинул относительную неспецифичность воздействия видов на среду. Такой же точки зрения придерживаются Б.М.Миркин и Г. С. Розенберг (1978). Ранее (гл. 3) мы обосновали противоположное положение о специфичности трансформации растениями среды обитания, при этом отмечалось, что она не всегда достаточно четко проявляется. Здесь вновь необходимо обсудить этот вопрос в связи с проблемой континуума. Что же такое относительная неспецифичность? В. И. Василевич в работе "Статистические методы в геоботанике" (1969) следующим образом раскрывает это понятие: "... разные виды могут производить почти одинаковый эффект, в связи с чем имеется очень мало видов, абсолютно приуроченных к местам, где растет какой-то другой вид. Но при этих условиях могли бы существовать дискретные типы растительных сообществ, если бы воздействие некоторых видов на среду было настолько сильным, что таким путем создавались бы дискретные типы местообитаний, соответствующие определенному эдификатору. При этом эдификаторы должны быть еще антагонистами, т. е. образовывать преимущественно чистые насаждения, а не смешанные. Но такая ситуация в большинстве случаев отсутствует". Прежде всего отметим, несмотря на справедливость утверждения о том, что не наблюдается абсолютной приуроченности одних видов к местам произрастания других, этот факт, объяснимый достаточно широкими экологическими амплитудами видов, даже стенотопных, не может препятствовать возникновению дискретности. Для дискретности совсем не обязательно, чтобы в зоне воздействия данного вида полностью сменялся набор видов по сравнению с соседними участками, достаточно измене-

ния соотношения видов и частичного различия в составе. В приведенном выше высказывании не содержится отрицания специфичности воздействия видов. Несомненно, существуют виды, и, видимо, их немало, почти одинаково (но не тождественно) воздействующие на среду. Но поскольку полного совпадения в воздействии не наблюдается, постольку и такие сходные виды обладают специфичностью воздействия на среду обитания. Вместе с тем имеются виды и существенно по-разному трансформирующие ее.

Рассмотрим, вправе ли мы признавать специфичность воздействия видов как причину дифференциации растительного покрова. Специфика воздействия видов на среду, видимо, является отражением экологической индивидуальности видов. Возможность неодинакового воздействия растений разных видов заложена в их природе: растения любых двух видов различаются химическим составом, морфологией надземных и подземных частей, сложением опада и пр. Различия могут быть количественными и качественными, их степень может быть разной. Возможности специфического воздействия реализуются неодинаково. Так, благодаря буферным свойствам почвы сглаживаются различия во влиянии разных видов на почвенную среду. Свойственная видам специфичность может не выявиться, если плотность сравниваемых популяций разная, неодинаково она может проявиться также по отношению к разным факторам среды. Так, световая обстановка под пологом ели и ольхи серой при определенных плотностях образуемых ими древостоев может быть сходной, а влияние ели и ольхи на почву — радикально различаться.

Реальное проявление специфичности видов на общем фоне фитосреды зависит в конечном счете от размеров и массы растений, а также от активности веществ, выделяемых прижизненно и отторгаемых с органикой, т.е. от того, каков вклад растений в фитосреду. Он может быть столь мал (у растений незначительных размеров и суммарной массы), что его трудно обнаружить не только по реакции соседних растений, но и при инструментальном анализе среды. С другой стороны, вклад в фитосреду отдельных особей или их совокупностей может быть столь велик и контрастен по сравнению с вкладом соседей, что оказывается решающим в биотопическом отборе и развитии подчиненных растений. Необходимо считать это и с тем, что проявление специфичности может усиливаться благодаря противоположной направленности влияния соседних растений, например одни подкисляют среду, другие снижают кислотность.

Проявление специфики можно рассматривать на разных уровнях: особи; совокупности растений одного вида, представленных плотными насаждениями; совокупности особей одной экобиоморфы, т.е. на синузальном. В рамках обсуждаемой проблемы представляется полезным ограничить круг объектов, специфичность которых мы выявляем, т.е. сравнивать друг с другом не любые виды, а лишь произрастающие совместно (в смешении либо примыкающими группами). Несомненно, в растительном покрове в любых типах растительности не редки такие ситуации, когда крупные особи представлены на фоне пестрого смешения растений иных видов или соседствуют крупные растения, значительно различающиеся строением и свойствами производимого ими детрита. Обычны случаи, когда примыкают друг к другу участки с разными доминантами или многовидовыми синузалиями. Закономерно неравномерное размещение доминирующих видов, при этом густота и масса в группах может быть много большей, чем в зонах разрежения. Имеются ли различия в воздействии на среду в подобных случаях? Многочисленные литературные материалы свидетельствуют о специфичности воздействия на среду видов деревьев и

кустарников. Более того, различия в трансформации среды проявляются в пределах одного вида при разных значениях обилия. О проявлении специфичности на уровне отдельных особей или небольших групп растений свидетельствуют работы по изучению фитогенных полей растений. На синузальном уровне специфичность воздействия приводит к существованию эдификаторных синузий.

Очевидно, что специфичность воздействия растений на всех рассмотренных уровнях может стать одним из факторов дифференциации растительного покрова. Таким образом, сфера действия относительной неспецифичности как причины континуума существенно сужается.

А.А.Ниценко (1970) назвал в качестве еще одного фактора непрерывности присущее органическому миру стремление к растеканию. Распространение зачатков растений за пределы мест их произрастания является одним из самых общих свойств растений, обеспечивающим формирование и сохранение растительного покрова во всех его проявлениях, поэтому вряд ли правильно особо указывать его среди причин континуума.

Что же в конечном счете служит причинами континуума? Это экологическая специфичность видов, равномерное распределение видов по градиентам среды (отсутствие экологических групп) и непрерывность изменения среды — отсутствие, как правило, резких перепадов в среде на небольшом расстоянии. Естественно, имеет место зависимость растений от всего комплекса условий, характеризующих экотоп и биотоп. Исходя из перечисленных причин, можно с уверенностью сказать, что как бы ни проводилась граница в растительном покрове, по обе стороны ее присутствует какое-либо количество одних и тех же видов и у части из них обилие не различается или различается мало. В этом и заключается свойство растительного покрова, которое называют континуум. *Континуум* выражается в том, что любые два произвольно выбранные примыкающие друг к другу участка, независимо от их размеров и способа определения их общей границы всегда имеют общие признаки. Это свойство проявляется как на уровне растительного покрова в целом, так и на уровне его элементов, например в пределах ярусов.

Из признания континуума не следует, что не существует объективно различающихся участков растительного покрова. Традиционно дискретность растительности ставится в зависимость от выраженности границ между выделенными контурами. На наш взгляд, вопрос о границах хотя и важный, но производный. Логично вначале установить, существуют ли объекты, а затем обсуждать, каковы границы между ними. Поэтому приоритет принадлежит вопросу о дифференцированности растительного покрова (на всех уровнях и в разном масштабе) на объективно существующие образования, отдельности, кванты. Обычно континуум и дискретность рассматривают как взаимодополняющие, а в крайнем выражении как исключаящие друг друга свойства. Мы же считаем эти свойства несвязанными, поэтому предпочитаем пользоваться термином *квантованность* (дифференцированность), а отдельные дискретности называть квантами растительного покрова. Видимо, нечеткость границ отвлекала исследователей от поиска квантованности и приводила к идее безбрежного континуума. Еще А. А. Ниценко (1948), который первым из отечественных геоботаников подробно исследовал вопрос границ в растительном покрове, подчеркивал, что "дискретность сообщества и четкость границ — не одно и то же, и одно не обязательно автоматически обуславливает другое".

Теперь рассмотрим причины, которые могут приводить к квантованности (дискретности) растительного покрова. К ним можно отнести: 1) дифференцированность экотопов, 2) наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих экологических режимов, 3) трансформация среды растениями, 4) катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов, 5) деятельность животных, 6) деятельность человека.

Формирование среды происходит в соответствии с законами механики, гидродинамики и т.п., которые находят свое отражение и в закономерностях пространственного варьирования экологических факторов. Дифференцированность экотопа не наблюдалась бы только в двух случаях: если бы эти законы приводили к однородности среды на огромных территориях или к клинальному (направленному в одну сторону) изменению среды, например от гидрофильных к ксерофильным местообитаниям. Но такое предположение просто абсурдно. Возьмем хотя бы пойму реки. В ее пределах явно просматриваются участки, различающиеся закономерностями сложения грунта, рельефа, режимов увлажнения. В рельефе любой территории могут быть объективно выделены элементы, различающиеся комплексом прямодействующих экологических факторов. Так, на плоской вершине платообразного повышения может наблюдаться однородность среды, а на коротком склоне — клинальность. Впрочем, как указывал Л. Г. Раменский, в пределах склона также может наблюдаться однородность среды.

Ранее указывалось на отсутствие больших различий, скачков в среде между близлежащими точками. Но иначе обстоит дело, если сравнивать условия в точках, удаленных друг от друга, на расстоянии, значительно превышающем линейные размеры фитогенных полей или площадей питания. Наблюдающиеся в этом случае большие различия условий среды — явление обычное, не требующее специальных доказательств. Наличие такого рода скачков, на наш взгляд, не противоречит постепенности (в указанном выше смысле); в этом случае скачок оказывается растянутым в пространстве, — Хотя возникновение дискретности связывают со скачкообразными изменениями среды, мы рассмотрим вопрос в ином плане. Допустим, что имеет место скачок. Существенно, какова среда до скачка и после него, чем и в какой мере различаются соседние участки. Экотоп можно рассматривать как дифференцированный в том случае, когда какая-либо территория расчленена на участки, различающиеся закономерностями варьирования комплекса факторов, на которые реагируют (откликаются) растения, при этом характер границ, переходов между ними не имеет значения. Экотоп на определенном участке может быть однороден, мозаичен (однороден по набору элементов мозаики, однотипен) или клинален (имеет направленное изменение среды). В зависимости от особенностей граничащих контуров они будут различаться разными показателями: средними характеристиками, если граничат однородные участки; уровнем варьирования (однородный и мозаичный участки); характером варьирования (граничат мозаичные участки); трендом количественных характеристик (однородный-клинальный, мозаичный-клинальный), и наконец, знаком тренда, когда граничат клинальные участки. В большинстве случаев скачок в среде может выявиться при переходе от одного участка к другому, если не брать близлежащие точки. Он отсутствует только в одной ситуации, а именно при соседстве двух клинальных участков с противоположной направленностью изменений среды. Во всяком случае, вполне правомерно исходить из предположения о дифференциро-

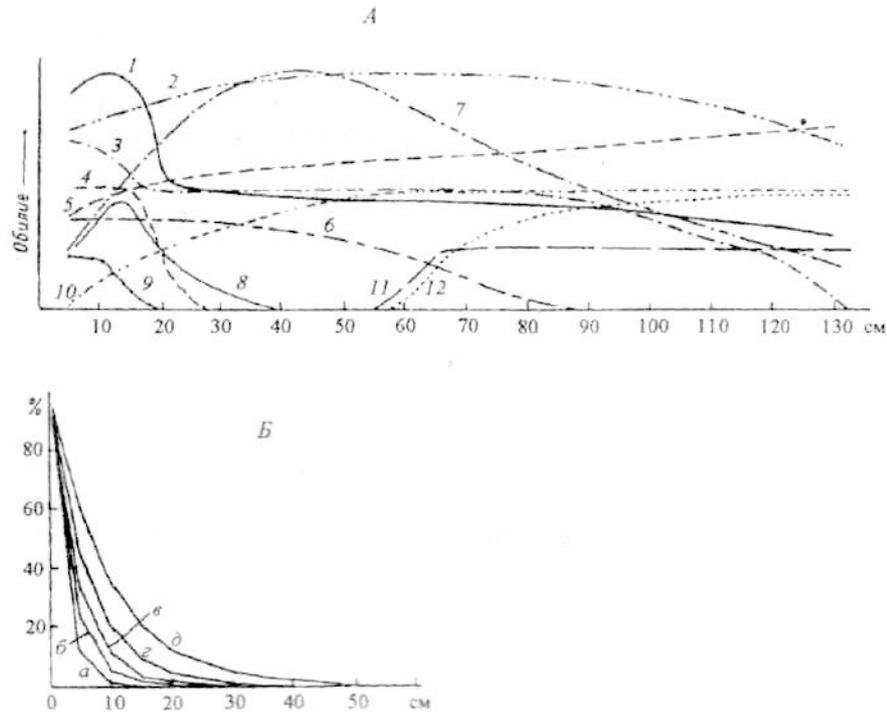


Рис. 6.37. Зависимость обилия видов от глубины снежного покрова (А) (по: Александрова, 1961) и степень проникновения через последний солнечной радиации (Б) (по: Кузьмин, 1957).

По оси абсцисс — глубина снежного покрова, по оси ординат (Б) — степень проникновения через снег солнечной радиации для снега с коэффициентом прозрачности: *a* — 0.65, *б* — 0.75, *в* — 0.80, *г* — 0.85, *д* — 0.90. 1 — *Potentilla emarginata*, 2—*Alopecurus alpinus*, 3—*Papaver polare*, 4 — *Draba pohlei*, 5—*Ranunculus nivalis*, 6— *Cerastium bialynickii*, 7—*Salix polaris*, 8 — *Deschampsia brevifolia*, 9— *Androsace triflora*, 10—*Juncus biglumis*, 11—*Phips%a algida*, 12—*Ranunculus pygmaeus*.

ванности среды, естественно, это может быть одной из причин квантованности растительного покрова.

На переломные пункты в изменении прямо действующих экологических режимов как источник дискретности указала В. Д. Александрова (1965), при этом она опиралась на пример влияния снежного покрова на растительность арктической тундры (рис.6.37). На Новосибирских островах при увеличении толщины снежного покрова более 12-13 см наблюдается смена полигональной тундры с преобладанием подушковидных форм разнотравья кочковато-пятнистой с господством *Salix polaris*, *Alopecurus alpmus* и др. При глубине снега менее указанной мощности солнечная радиация нагревает подстилающую поверхность, вызывая образование проталин задолго до того, как начинает освобождаться от льда остальная поверхность тундры. Если глубина снега превышает 12-13 см, этот эффект не наблюдается. Таким образом, при постепенном изменении косвенно действующий фактор достигает критических значений, при кото-

рых происходит скачкообразное изменение прямодействующих факторов. Снежный покров выступает как фактор формирования экотопа, т.е. само явление вызвано первой, указанной ранее причиной квантованности.

Следующая причина квантованности—специфическая трансформация среды растениями. Этот вопрос уже рассмотрен ранее, подчеркнем только некоторые аспекты роли эдификаторов в дифференциации растительного покрова. Эдификаторная роль растений как причина дискретности признается практически всеми исследователями, независимо от их позиции в отношении континуума растительности. Растения разных жизненных форм неодинаковы в отношении эдификаторной способности. Видимо, все или почти все деревья и кустарники могут выступать в роли эдификаторов, причем как на уровне особей, так и коллективов. Эдификаторная роль травянистых растений изучена довольно слабо. Может быть, поэтому распространено мнение, что среди трав эдификаторами выступают только некоторые виды и преимущественно на уровне коллективов. Размеры квантов, создаваемых эдификаторами, соответствуют размерам растений (их совокупностей) и, естественно, в травянистых типах много меньше. Конечно, размеры квантов зависят и от того, кто является эдификатором—особь или группы особей разных размеров. Эдификаторы могут создавать квантованность на уровнях как растительного покрова в целом, так и ценоэлементов. Равномерно представленный на некоторой территории эдификатор, выравнивая среду, может приводить к снижению квантованности подчиненных элементов в пределах этой территории. Вместе с тем, формируя растительный покров, отличный от покрова соседних участков, он одновременно создает квантованность на более высоком уровне. В случае неравномерного распределения эдификаторов (ясно выраженной контагиозности), напротив, возникает мелкая квантованность в пределах территории, занятой эдификатором, но благодаря отличию этого гетерогенного участка от соседних одновременно создается квантованность более крупная.

Катастрофические воздействия, разрушающие растительный покров, например пожары, вызывают при восстановлении формирование пятнистого покрова. Этот фактор может по праву рассматриваться среди причин квантованности растительного покрова.

Воздействия животных на растительный покров непосредственно или через среду обитания многообразны. Однако в данном контексте для нас важен один аспект: в зоне интенсивной деятельности животных формируются своеобразные, отличные от соседних, участки растительного покрова. Масштабы таких квантов могут быть самыми разными—от кочки до участков значительных размеров. Яркими примерами здесь могут служить растительность на порогах кабанов, птичьих базаров, песцовые "сады" и др.

Общепризнанным фактором дискретности является деятельность человека, но она обычно остается в стороне, так как, по-видимому, считается очевидной и не относящейся к природным процессам. Но этот факт заслуживает серьезного внимания наряду с другими хотя бы потому, что растительный покров на огромных территориях находится под мощным влиянием хозяйственной деятельности человека, да и геоботаники большей частью исследуют уже измененный человеком растительный покров. С другой стороны, многие механизмы антропогенного воздействия на покров (непосредственно и через изменение среды) принципиально не отличаются от воздействия природных факторов (например, изменение режимов увлажнения и т.п.). Конечно, имеются и специфические воздей-

ствия (многие мелиоративные мероприятия, современные концентрированные рубки леса, создание лесных культур и иных форм растительного покрова). По-видимому, было бы неверным утверждать, что влияние человека всегда и везде приводит к квантованности растительного покрова. Так, доброкачественные лесные культуры нередко дифференцированы существенно меньше, чем растительный покров на той же территории до создания культур. Такое же выравнивание, видимо, часто происходит и при мелиорации территорий, приводящей к мезофитизации растительности. Однако и в лесных культурах по мере их роста деревья дифференцируются на группы, в связи с чем формируются ценоэлементы. Таким образом, деятельность человека может находиться в ряду причин квантованности, но не имеет облигатного характера.

Мы не ставили перед собой задачи проанализировать все механизмы формирования растительного покрова. Вместе с тем если признать перечисленные выше причины, то нетрудно прийти к выводу, что они могут приводить к формированию участков растительного покрова с разными закономерностями пространственного сложения. В существовании таких участков, т. е. в расчленении растительного покрова на отдельные, различающиеся закономерностями варьирования основных признаков, и выражается их квантованность.

Эти участки — кванты — могут быть разными: однородными, клинальными. Квант может быть гетерогенным, отличаться высоким уровнем варьирования признаков, имея внутри себя определенный набор пятен. Сами эти пятна также являются квантами, но иного масштаба. Закономерности могут носить и значительно более сложный характер. Например, под отдельно стоящим на лугу деревом изменение травяного покрова имеет радиальную клинальность. Квантованность проявляется в разном масштабе. Кванты могут представлять собой и небольшие группы растений (микроргруппировки Ярошенко или парцеллы Дылиса), выделяться в масштабе, соответствующем привычному нам масштабу фитоценоза и на макроуровне. При этом кванты, как уже указывалось, могут состоять из более мелких квантов. Таким образом, растительный покров можно уподобить мозаичному полотну, на котором более крупные детали слагаются из мелких. Те же причины служат источником квантованности и на низком, синузальном уровне.

Реальность квантов подтверждается тем, что во всех случаях, когда исследователи ставили соответствующую задачу и использовали объективные и адекватные методы, им удавалось расчленить растительный покров на участки, различающиеся закономерностями сложения. Размер выделенных контуров зависит от размеров учетных единиц и разрешающей способности метода. Необходимо отметить, что при специальном анализе квантованности растительного покрова принимаются во внимание все виды, а не только преобладающие, поэтому кванты могут не совпадать с морфоэлементами, выделяемыми по визуальным оценкам.

Функциональная интерпретация квантов требует дополнительной информации, и может случиться, что два (или больше) морфологических кванта характеризуют одно функциональное образование. Например, трансект, пересекающий фитогенное поле одиночного дерева на лугу, может расчлениться на два клинальных кванта, граница между которыми пройдет около ствола. При детальном членении может выделиться и несколько квантов, соответствующих разным зонам кроны дерева (Прейс, Самойлов, 1977). Такие кванты сами распределены по определенному закону и образуют элементарную форму растительного покрова — коном.

Мелкие кванты, выделенные на основе небольших площадок, могут быть организованы по тем же законам в более крупные кванты, в своего рода "пачки" квантов. Выделение таких крупных квантов возможно с применением той же самой методики обработки материала, но с использованием более крупных учетных единиц (площадок). Квантованность растительного покрова на разных масштабных уровнях нашла свое отражение в выделении микро-, мезо- и макрокомбинаций (Исаченко, 1966). Наконец, использование разных признаков — обилие видов, суммарное проективное покрытие синузий, обилие видов с поправкой на их ценотическую значимость, с учетом распространения их корневых систем и т.д. может привести к выявлению разного рода квантов. Все это разнообразие форм квантов свидетельствует о сложной организации растительного покрова; оно же нередко, по-видимому, подталкивает исследователя к простому пути — признанию постулата о континууме растительного покрова, освобождаящего его (исследователя) от порой мучительного выделения квантов в натуре.

Сопоставляя причины квантованности с причинами континуума, мы не обнаруживаем взаимозависимости между ними в том смысле, что чем сильнее выражены одни, тем слабее другие, и в крайнем своем выражении они не исключают друг друга. *Континуум и квантованность* — коренные свойства растительного покрова и выражены одновременно и всюду. Следует особо подчеркнуть, что континуум имеет место не только на границах квантов, но и внутри их. Это обстоятельство приводит к тому, что границу в виде гиперплоскости или какой-либо определенной площадки (при исследовании трансект) между квантами установить в принципе невозможно, положение ее всегда неопределенно. В соответствии с тем, что континуум и квантованность — разные свойства растительного покрова, методы их исследования должны быть разными.

ГЛАВА 7. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Растительные сообщества находятся в постоянном изменении. На уровне особи динамика проявляется в изменении размеров растений и фенологическом развитии, на уровне популяции — в изменении возрастного спектра и обилия (численности, проективного покрытия, фитомассы). На уровне сообщества изменяется видовой состав, соотношение обилия видовых популяций, экологических групп, жизненных форм и строения.

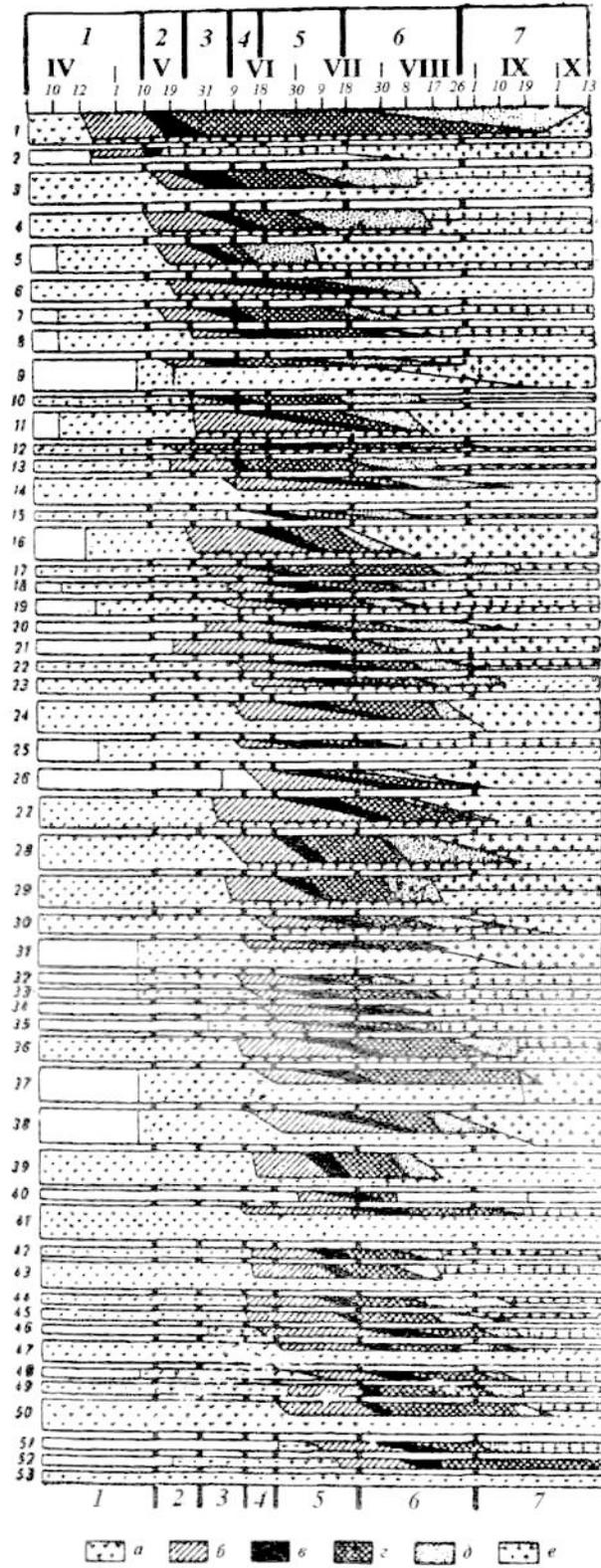
Причины изменений разнообразны. Они заключены в природе самих растений — в генетической программе их развития, выражающейся в онтогенезе. "Растекание жизни" приводит к внедрению в сообщества новых видов. Трансформация растениями среды и, как следствие, взаимодействие растений являются сильнейшими факторами изменения сообществ. Изменение экотопа меняет условия реализации трех первых причин. Деятельность гетеротрофных организмов, воздействующих на растения как непосредственно (например, поедание растений фитофагами), так и через среду, вызывает изменения в растительных сообществах. Особую роль играет человек. Изымая фитомассу (при сенокосении, заготовке древесины), человек выступает как своеобразный фитофаг. Своей хозяйственной деятельностью он влияет и на все остальные причины динамики растительности. Производя химические вещества и сознательно используя их либо распространяя как отходы промышленности, он влияет на развитие растений. Миграция химических веществ, изменяя условия существования гетерофагов, вызывает изменение их численности и состава, а также активности. Человек—участник расселения растений. Изменяя состав и строение сообществ, человек вмешивается в трансформацию растениями среды. Последствия выпаса домашних животных во многом аналогичны воздействию диких животных.

Все процессы, происходящие при изменениях растительности, в зависимости от причин, их порождающих, можно разделить на эндогенез (эндоэкогенез) и экзогенез (экзоэкогенез). При *эндогенезе* движущей силой динамики являются сами растения, а *экзогенез* вызывают внешние по отношению к сообществу факторы—экотоп, биоценоз, человек. Динамику состава, соотношения обилия видов, строения растительности определяют одновременно и эндогенез, и экзогенез, но вклад их в зависимости от конкретных обстоятельств может быть разным—то один, то другой играет большую роль.

Изменения растительных сообществ могут иметь циклический характер. К ним относятся изменения, происходящие в течение вегетационного периода или при смене времен года в тех зонах, где вегетационный период длится круглый год. Это сезонная изменчивость. Колебания погодных условий от года к году приводят к колебанию параметров растительных сообществ около средних значений за определенный период времени. Их называют *флуктуациями* (флуктуационной изменчивостью), такие изменения относительно обратимы, циклически. Направленные необратимые изменения и называются *сукцессиями*.

Сезонная изменчивость

Общей закономерностью сезонной изменчивости является зависимость параметров растительного сообщества от изменения экологических факторов в течение вегетационного периода. Ритм развития растений и сообщества в целом определяется в основном температурным режимом и



снабжением растений влагой. Образное описание сезонной изменчивости разнотравного пойменного ненадолго заливаемого луга около г. Вологды приводит в своем учебнике "Луговоеведение" А. П. Шенников (1941). "В ходе его ежегодного развития в течение периода вегетации выделяются 7 стадий. Первая стадия — предвесенняя — продолжается от времени оттаивания почвы примерно до половины мая. В это время происходит позеленение луга от появляющихся новых побегов и разворачивание свежих прикорневых листьев, появляются колоски лугового хвоща и бутоны обильной здесь фиалки (*Viola arenaria*). У многих растений, зимовавших без зеленых листьев, появляются надземные побеги с розетками листьев. В зависимости от температуры эта стадия наступает несколько раньше или позже, в связи с временем первой весенней волны тепла, и проходит быстрее или медленнее, в связи с обычной на севере волной холода.

С новым повышением температуры луг переходит во вторую стадию — ранневесеннюю. В ранневесеннюю стадию луг имеет фиалковый аспект от массы цветущей *Viola arenaria*. Одновременно цветет *Glechorna hederacea* и пылит хвощ. Формируется подсед — кустятся злаки, начинается стебление разнотравья. Замечается прирост мха (*Thuidium abietinum*). Эта стадия продолжается до конца мал, затягиваемая очередной волной холода.

Третья стадия — разгар (середина) фенологической весны — начинается с новым, более устойчивым повышением температуры. Аспект характеризуется обилием цветущего *Trollius europaeus*; луг от него желтеет. Тогда же цветут, зацветая одновременно или почти одновременно, *Geum rivale*, *Taraxacum vulgare*, *Polygala amara*, *Alchimilla pubescens*, *Carum cam.* *Ranunculus acer* и др.; луг делается очень цветистым. Это время усиленного роста травостоя, стебления низовых злаков, формирования 2-го яруса, постепенного затенения мха и приземистых растений. Продолжается до 10-15 июня.

Четвертая стадия — конец весны — начало лета, т.е. переход от весны к лету. Массовое цветение *Polygonum bistorta*, луг от него розовый. Зацветают *Trifolium pratense*, *Rumex haplorhizus* и другие летние растения, и цветущих растений становится больше, чем в предыдущую стадию. Ранние злаки в это время заканчивают колошение (красная овсяница, луговой

Рис. 7.1. Фенологический спектр мелкозлаково-разнотравного короткопоясного луга около Вологды (по: Шенников, 1941).

По вертикали: 1— *Viola arenaria*, 2— *Equisetum pratense*, 3— *Glechorna hederacea*, 4— *Geum rivale*, 5— *Taraxacum vulgare*, 6— *Polygala amarella*, 7— *Alchimilla pubescens*, 8— *Carum carvi*, 9— *Trollius europaeus*, 10— *Fragaria vesca*, 11— *Ranunculus acer*, 12— *Plantago media*, 13— *Luzula campestris*, 14— *Trifolium pratense*, 15— *Cerastium triviale*, 16— *Polygonum bistorta*, 17— *Veronica chamaedrys*, 18— *Anthriscus silvestris*, 19— *Rumex haplorhizus*, 20— *Ranunculus polyanthemus*, 21— *Polygala comosa*, 22— *Stellaria graminea*, 23— *Trifolium repens*, 24— *Vicia cracca*, 25— *Tragopogon pratensis*, 26— *Euphrasia hirtella*, 27— *Leucanthemum vulgare*, 28— *Poa pratensis*, 29— *Festuca rubra*, 30— *Lathyrus pratensis*, 31— *Geranium pratense*, 32— *Silene inflata*, 33— *Heracleum sibiricum*, 34— *Alectorolophus major*, 35— *Leontodon autumnalis*, 36— *Galium mollugo*, 37— *Galium boreale*, 38— *Campanula glomerata*, 39— *Deschampsia caespitosa*, 40— *Brunella vulgaris*, 41— *Achillea millefolium*, 42— *Briza media*, 43— *Festuca pratensis*, 44— *Dactylis glomerata*, 45— *Bromus inermis*, 46— *Pimpinella saxifraga*, 47— *Agrostis alba*, 48— *Delphinium elatum*, 49— *Phleum pratense*, 50— *Agropyrum repens*, 51— *Hieracium umbellatum*, 52— *Tanacetum vulgare*, 53— *Antennaria dioica*. Ширина полосок видовых спектров соответствует проценту встречаемости вида, ширина полосок генеративной фазы — проценту встречаемости генеративных побегов.

IV-X — апрель-октябрь. По горизонтали: 1-7—сезонные стадии луга: предвесенняя (1), ранневесенняя (2), середины весны (3), конца весны-начала лета (4), разгара лета (5), конца лета (6), осенняя (7). a-e — фенологические фазы: a — вегетативная, б — бутоны, в — цветение, г — созревание семян, д — обсеменение, е — отмирание.

мятлик). Формируется 1-й (верхний) полог верховых злаков и высокого разнотравья. Эта стадия обычно коротка.

Пятая стадия — разгар лета (или середина фенологического лета); начинается около 20 июня и продолжается до 15-20 июля. Начало ее зацветание низовых злаков (красной овсяницы и лугового мятлика) и вместе с ними многих других растений, в том числе массы *Leucanthemum vulgare* и *Campanula glomerata*, характеризующих пестрый аспект луга. Это время — апогей фенологического развития нашего луга. Травостой сформирован полностью. Число цветущих видов наибольшее. Зацветают и поздние злаки.

В шестой стадии — конец лета — цветистость луга уменьшается, и в аспекте его более заметны окраски обильных плодоношений. Заметны также увядание и отмирание нижних листьев и побегов. Число цветущих видов уменьшается, хотя некоторые (иозднелетние) зацветают только теперь (*Hieracium umbellatum*, *Agropyrum repens*, *Delphinium elatum*). Формируются почки перезимовывания. Взамен отмирающих генеративных побегов появляются новые вегетативные. Характерно, что увядание прогрессирует несмотря на то, что погода еще теплая; лишь в конце этой стадии — около половины августа — начинаются заметные похолодания. И хотя после них снова бывает еще довольно долгое время тепло, луг переходит в осеннее состояние.

Седьмая стадия — осеннее состояние луга — время явного преобладания во внешности луга признаков увядания и отмирания травостоя. Цветущие растения единичны или отсутствуют. Продолжается новое побегообразование, особенно кущение злаков, дающих новое поколение вегетативных побегов под отмирающим весенне-летним поколением плодущих побегов. Эта стадия продолжается до морозов и снега (с.240-241). Графическое изображение прохождения фенологических фаз видами, слагающими сообщество, называется *фенологическим спектром* (рис.7.1). Обобщенной характеристикой фенологического состояния сообщества является число видов, находящихся в одной фазе развития, например цветения. Число цветущих видов постепенно увеличивается, достигает максимума в середине лета (с середины июня до середины июля) и постепенно уменьшается. Ритм развития видов индивидуален. Он отражает неодинаковое отношение к экологическим факторам.

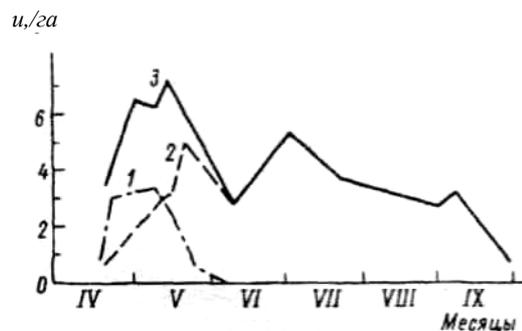


Рис. 7.2. Динамика надземной массы в травяном покрове дубравы (липо-дубняк снытевый, лесостепь) (по: Горышина, 1969).

1 — эфемероиды, 2 — виды летней синузии, 3 — суммарная фитомасса.

Существенную роль в сезонной динамике играет изменение световой обстановки в толще растительного покрова. В лесостепной дубраве под

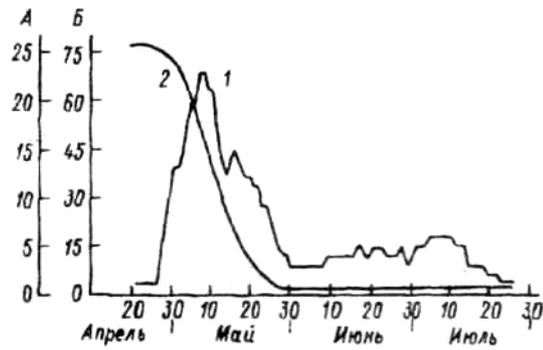


Рис. 7.3. Кривая цветения травянистых видов под пологом дубравы (липо-дубняк, лесостепь) (по: Горышина, 1969).

А, 1 — число цветущих видов; Б, 2—относительная освещенность (%) на уровне травяного покрова.

пологом древостоя большинство видов ускоренно накапливают фитомассу до момента полного развития листьев деревьев (рис.7.2), т.е. в условиях достаточной освещенности. Пик цветения наблюдается также до смыкания полога (рис.7.3). Значительную долю в образовании весенне-раннелетнего пика составляют эфемероиды (*Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *G.minima*, *Ficaria verna*), требовательные к свету и способные быстро развиваться при сравнительно невысоких температурах благодаря запасенным в подземных органах питательным веществам. Пик весеннего цветения формируется и видами, цветущими несколько позднее эфемероидов, — р. *Viola*, *Lactyrus pernis*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum*, *Glechoma hederacea* и др. (Горышина, 1969).

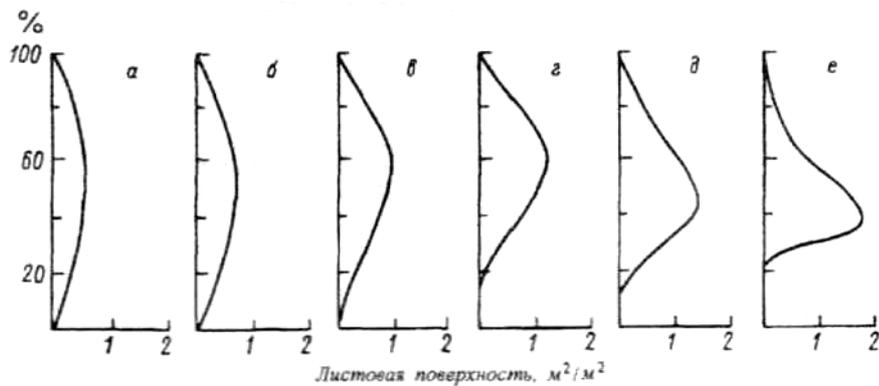
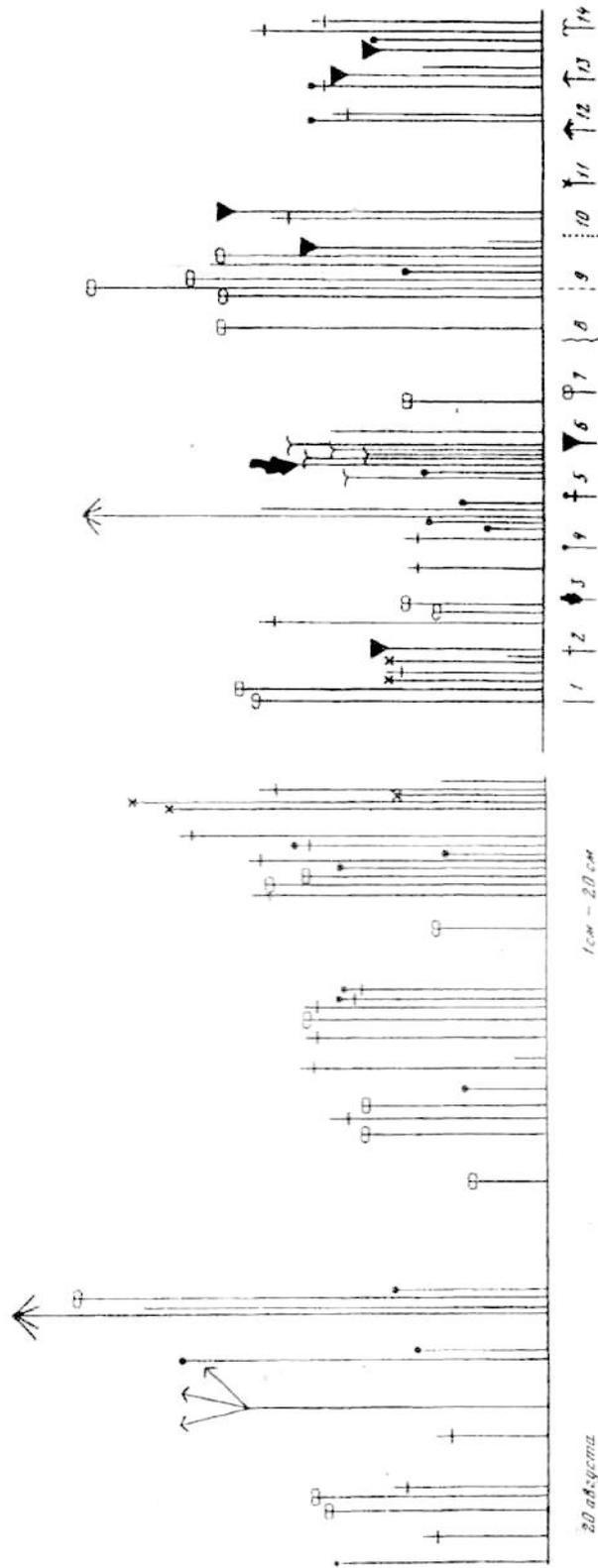
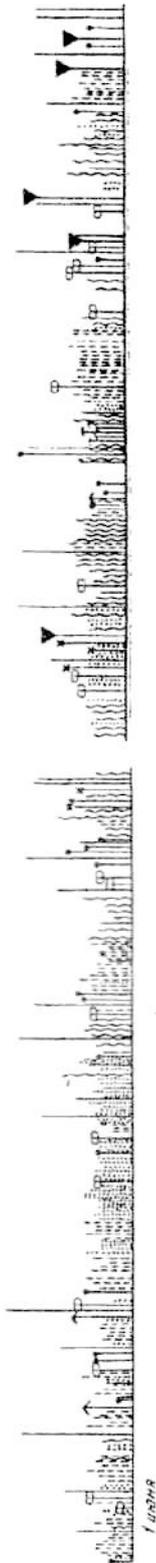


Рис. 7.4. Распределение листовой поверхности по высоте у лабазниковых (*Filipendula camtschatica*) травостоев в расчете на участок площадью 1 м², Камчатка (по: Степанова и др., 1981).

а—15 июня, б—23 июля, в — 6 июля, г — 15 июля, д—28 июля, е — 9 августа.

В течение вегетационного периода часто изменяется вертикальное распределение листовой поверхности и фитомассы. Особенно ярко это выражено в сомкнутых крупнотравных сообществах, как, например, с господством лабазника — *Filipendula camtschatica* (рис.7.4, 7.5). Весной листо-



вая поверхность растений распределена по высоте сообщества более или менее равномерно. Затем ее основная часть перемещается вверх, происходит это из-за отмирания ранневегетирующих растений и интенсивного роста крупных трав.

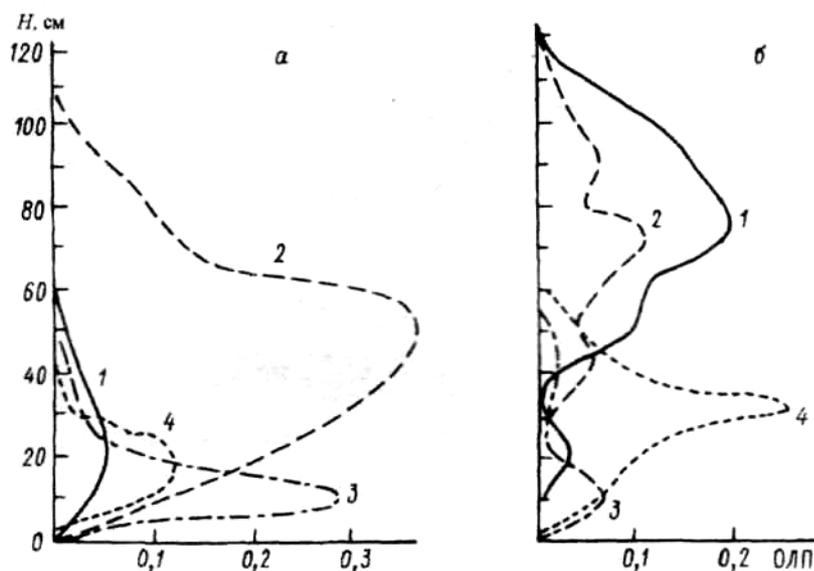


Рис. 7.6. Изменение вертикального распределения относительной листовой поверхности (ОЛП) различных пространственно-временных групп в составе лугового сообщества на дне балки (по: Утехин, 1972):

а — май-начало июня; б — август. 1 — *Centaurea pseudophrygia*, *Selinum carvifolia*; 2 — *Veratrum lobelianum*, *Filipendula ulmaria*, *Thalictrum lucidum*, *Rumex confertus*; 3 — *Veronica chamaedrys*; 4 — *Polygonum bistorta*, *Geum rivale*, *Carex cespitosa*.

Сезонная изменчивость сообществ неодинакова. Она определяется составом сообществ и особенностями изменения экологических факторов в разных климатических зонах и экотопах. В упомянутом лабазниковом сообществе крупные травы образуют при полном своем развитии сплошной листовой полог. Под ним возникает крайний дефицит света, препятствующий произрастанию низкорослых растений. Листовая поверхность в течение сезона "поднимается" вверх. В высокотравном луговом сообществе в степной зоне с увеличением размеров растений также наблюдается такой подъем. Однако в целом листовая поверхность оказывается более или менее равномерно распределенной по высоте, поскольку здесь не образуется плотного полога, перехватывающего свет (рис.7.6, 7.7). В

Рис.7.5. Схематическое расположение побегов растений сообщества *Filipendula camtschatica* весной и летом в пойме высокого уровня. Камчатка (по: Степанова и др., 1971).

1 — *Filipendula camtschatica*, вегетативные, 2 — *Filipendula camtschatica*, поврежденные, 3 — *Filipendula camtschatica*, с генеративными органами; 4 — *Antriscus aemula*, 5 — *Antriscus aemula*, поврежденные; 6 — *Heraclium dulce*; 7 — *Urtica platyphilla*; 8 — *Coridalis ambigua*; 9 — *Gagea nakaiana*; 10 — *Anemone amurensis*; 11 — *Aconitum maximum*; 12 — *Senecio cannabifolius*, цветущие. 13 — *Senecio cannabifolius*, вегетативные; 14 — *Bromus sibiricus*.

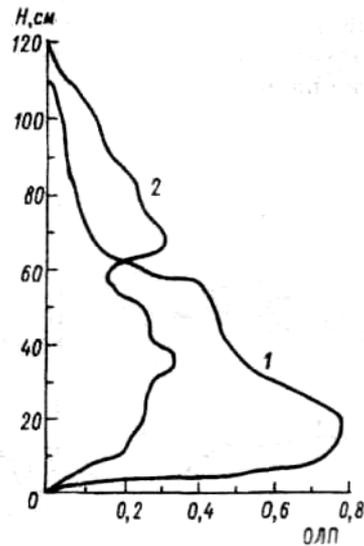


Рис. 7.7. Изменение вертикального распределения относительной листовой поверхности (ОЛП) в высокотравном луговом сообществе, степная зона, дно балки (по: Утехин, 1977).

1 — начало июня, 2 — начало августа.

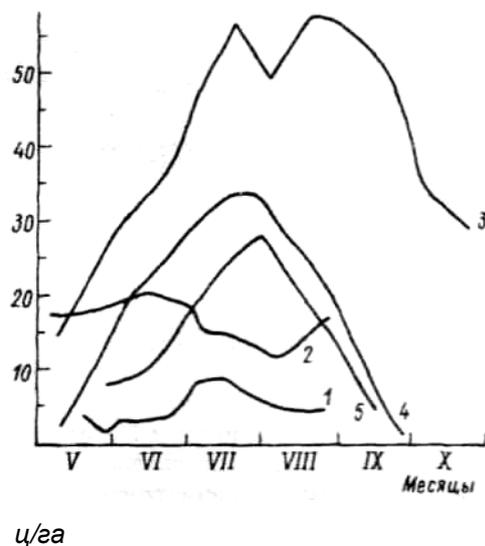


Рис. 7.8. Сезонное изменение зеленой массы в разных сообществах (по: Гордеева, 1965; Маилов, 1971; Коваленко и др., 1973).

1 — тонковатопольнно-типчаково-ковылковое, 2 — тонковатопольнно-тырсовое (степные сообщества, Центр. Казахстан); 3 — злаково-бобово-разнотравный послелесной субальпийский луг, заповедный; 4 — красно-овсяницевый луг, 5 — белоусовый луг — субальпийские луга в Карпатах.

широколиственных листопадных лесах весной при обилии света под не-облиственным еще древостоем развиваются синузии эфемероидов, часто образующие сплошной ковер, но к середине лета в надземной своей части полностью исчезающие. В сомкнутых вечнозеленых еловых лесах та-

ежной зоны из-за ограничения светового довольствия такие возможности для эфемероидов отсутствуют. Сезонная смена синузид здесь не выражена. Под пологом березовых же лесов в тайге синузид эфемероидов успевает сформироваться до полного развития листвы березы, правда видовой состав синузиды беден и представлен в основном ветреницей (*Anemona nemorosa*). Впрочем, в вегетативном состоянии многие особи ветреницы сохраняются в течение всего лета.

В степи после образования основной массы в весенний и раннелетний период ее уровень мало меняется; Ограничивают образование фитомассы высокие температуры, а главное, недостаточное снабжение растений водой. На субальпийских лугах, в условиях обеспеченности влагой динамика фитомассы следует за изменением температурного режима (рис.7.8).

Своеобразный ритм развития имеют пустынные сообщества. Во многих пустынных сообществах однолетние растения создают основные аспекты (внешний вид) и производят большую часть фитомассы. В сезонном ритме сообществ выделяются три группы видов: ранневесенние эфемеры, поздневесенние эфемеры и летние однолетники (Нечаева, Василевская, 1945). Они различаются строением, позволяющим растениям адаптироваться к режиму влажности, тепловому режиму в разное время вегетационного периода. Ранневесенние эфемеры (*Ceratocephalus falcatus*, *Meniocus linifolius*, *Streptoloma desciforum*) прорастают в ноябре, цветут в начале марта и засыхают в середине апреля. Они развиваются в период с достаточным количеством влаги и сравнительно невысокими для пустыни температурами и имеют мезоморфное строение. Поздневесенние эфемеры (*Lappula seniglabra*, *Hypocoum pendulum*, *Malcolmia grandiflora*, *Isatis emarginata*, *Ленебеа cornuta*, *Senecio subdeniatus*, *Centaurea gyzensis*, *Delphinium campocarpum*) прорастают в декабре, цветут в апреле, засыхают к середине мая. Ксероморфные черты (утолщенная пластинка листа, столбчатая ткань с верхней и с нижней стороны) позволяют им развиваться в условиях большого дефицита влаги и более высоких температур. Продолжительность вегетации летних однолетников больше, чем у эфемеров, и проходит в другие сроки: прорастают они в марте-апреле и завершают развитие осенью (в конце сентября — начале октября). Эти виды — представители семейств *Chenopodiaceae* и *Euphorbiaceae* (*Chrozophora sabulosa*, *Euphorbia cheiropis*, *Salsola pellucida*, *Норамновия uhcina*, *Agnophyllum latifolium*, *A.minus*, *Londesia enantha*, *Kochia schrenkiana*, *Airiplex dimorphostegia*), развиваются в жестких условиях ограниченного водного довольствия и высоких температур. Устойчивость этих растений к засухе обеспечивается тем, что в их стеблях и листьях развита крупноклеточная водозапасающая ткань, в тканях накапливаются хлориды и сульфаты, благодаря этому клеточный сок имеет повышенное осмотическое давление. У растений семейства *Euphorbtaceae* имеются млечники, заполненные слизистыми веществами, смолами, маслами. Разумеется в сообществах участвуют и другие виды, многолетники, как монокарпики, так и поликарпики. В пустыне сезонная динамика отличается глубокими и резкими изменениями. В описанных пустынных сообществах наблюдаются два пика вегетации: летний и осенне-весенний.

В некоторых экотопах сезонный ритм может в основном зависеть от биологических особенностей самих растений. В тугайных травяных сообществах, монодоминантных, прирост фитомассы определяется ритмом развития доминирующих видов (рис.7.9). Прирост фитомассы прекращается по достижении доминантами предельных размеров. Период же роста у разных видов неодинаков. Например, у *Турфа minima* он заканчивается

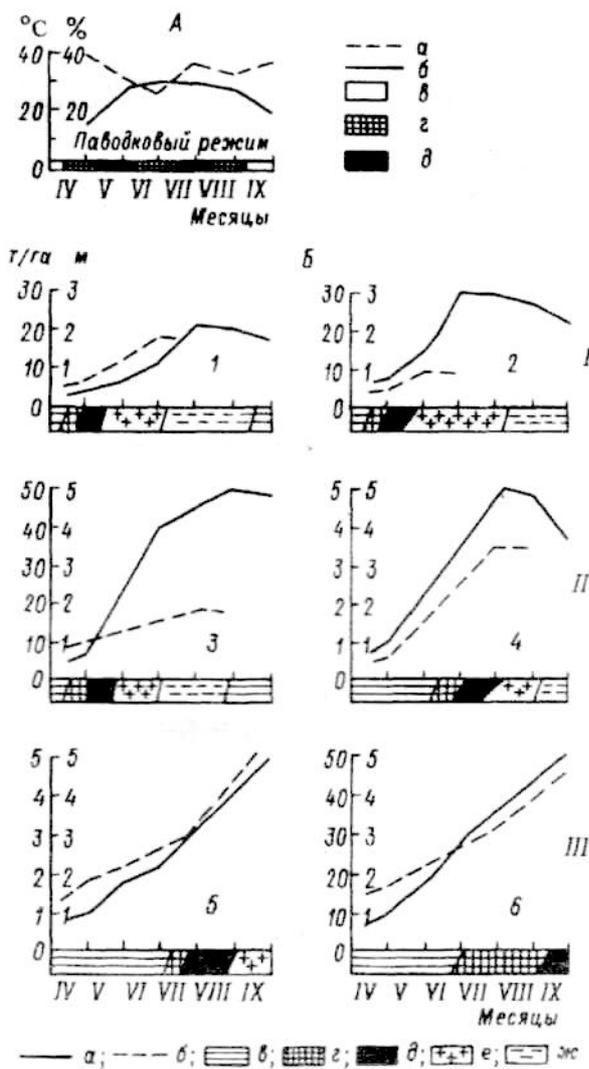


Рис. 7.9. Циклы ритмики образования надземной фитомассы тугайной травяной растительности: /—весенне-раннелетний, //—летний, III — летне-осенний (по: Гладышев, 1985).

Доминанты сообществ: 1—*Typha minima*, 2—*Zygopyllum oxianum*, 3 — *Glycyrrhiza glabra*, 4 — *Saccharum spontaneum*, 5—*Erianthus ravennae*, 6 — *Phragmites australis*.

А — природные факторы: а — среднемесячная относительная влажность воздуха, %; б — среднемесячная температура воздуха; в — межпаводковый период; з — умеренный паводковый период; д—интенсивный паводковый период.

Б — фенологическое развитие и ритмика образования продукции: а — сезонное изменение фитомассы, т/га; б—линейный рост побегов, м; в — вегетация; з—бутонизация; д—цветение; е — плодоношение; ж—обсеменение (полная спелость плодов).

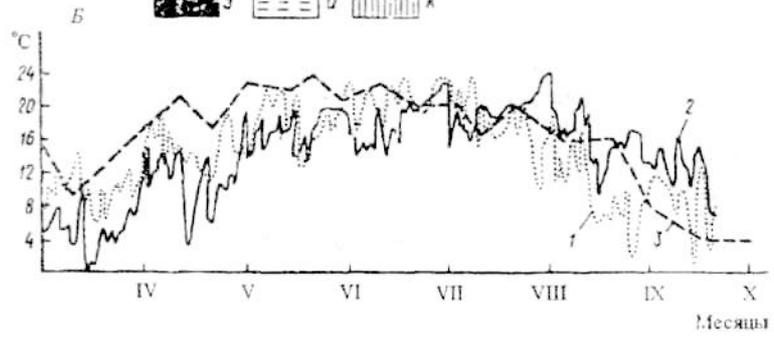
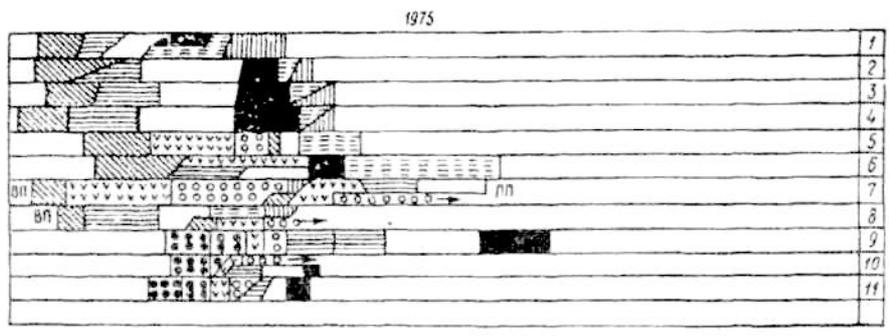
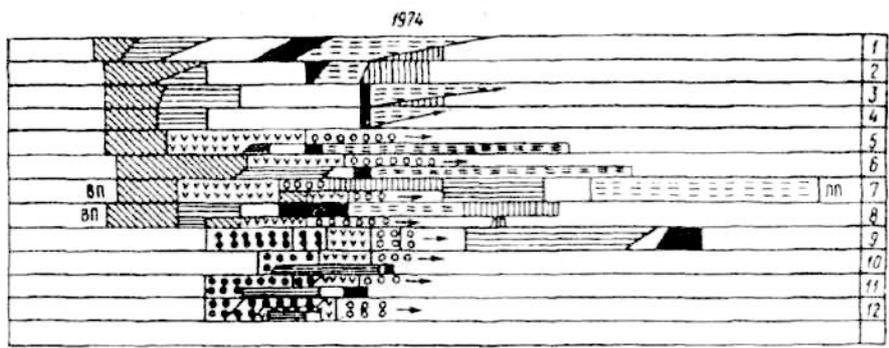
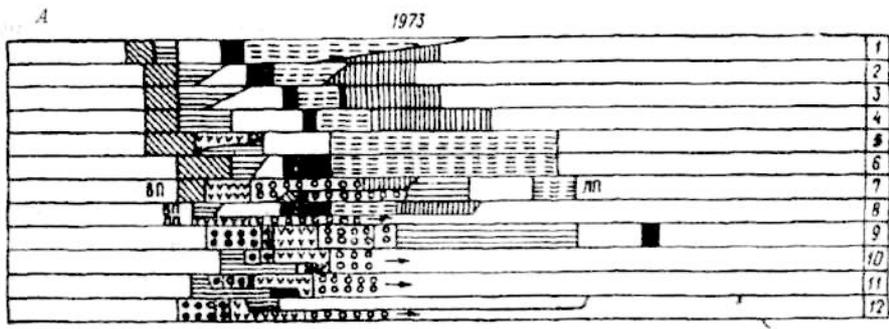
в конце июня, а у *Phragmites australis* продолжается непрерывно в течение вегетационного периода.

Последовательность сезонных изменений у одного и того же сообщества из года в год повторяется, но сроки прохождения фаз и отдельные частности различаются.

Флуктуации

Параметры любого растительного сообщества не остаются неизменными, а колеблются от года к году. Их значения в разные годы оказываются то большими, то меньшими по отношению к средней за определенный, но не слишком большой период, т.е. колеблются около средней характеристики. Изменяются сроки прохождения фенологических фаз, обилие видов и их соотношение, фитомасса, иногда происходят изменения и во флористическом составе. Причина, определяющая эти изменения, заключается в колебаниях погодных условий — количества солнечной радиации, поступающей к растительности, температурного режима, количества осадков. Меняющиеся условия существования дают преимущества то одним, то другим видам, что приводит к изменениям в системе взаимодействий между растениями. Такие колебательные изменения растительных сообществ названы *флуктуациями* (Gleason, 1939). Широко используется также термин "*разногодичная изменчивость*" (Работнов, 1955).

Рассмотрим серию примеров, иллюстрирующих флуктуации. Последовательность прохождения фенофаз у разных видов, естественно, остается постоянной, а их сроки меняются. В лесостепной дубраве (рис.7.10) начало вегетации и фенологическое развитие на первых этапах зависит от температуры, последующее же их прохождения связано и с режимом осадков. Хорошо видна цикличность изменения срока основных фаз эфемероидов и разворачивания листьев у кустарников и деревьев (рис.7.11). Начало вегетации связано с прогреваемостью почвы; у эфемероидов этот порог ниже, чем у дуба и липы. В разные годы меняется и длительность отдельных фаз развития. Для многих видов они обычно ускоряются при высоких температурах и недостаточном снабжении водой. Колеблется надземная масса травостоев, обилие видов, соотношение видов в сообществе (табл.7.1, рис.7.12,7.13). Следует подчеркнуть, что колебания выражены у всех видов: у одних видов они носят циклический характер, т.е. повторяются одни и те же значения через год или несколько лет; у некоторых видов выражен тренд в изменениях (не исключено, что для проявления цикличности мал период наблюдения); колебания у многих видов не синхронны. Интересные сведения о флуктуационной изменчивости приводит Р. П. Плисак (1981). Ею изучалось изменение растительности дельты реки Или (Казахстан). Для пойменных травянистых сообществ характерны флуктуации, вызванные резкими изменениями гидрологического режима в разные годы: различной продолжительностью затопления и колебанием уровня грунтовых вод. Разногодичная изменчивость здесь проявляется в изменении жизненного состояния растений и их проективного покрытия, соотношения видов в сообществе, в колебаниях урожайности, а также во временном появлении некоторых видов. Флуктуации выражены в разной степени. Приведем наиболее яркие примеры. Исследованные сообщества содержат небольшое число видов и, как правило, монодоминантные. Наблюдения проводились с 1968 по 1979 г. В пырейном сообществе (*Elytrigia repens*) на плоском повышении междуречной равнины на следующий год после длительного затопления в 1969 году появились в заметном обилии тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), болотница игольчатая (*Heleocharis acicularis*), подорожник большой (*Plantago major*). В остальные беспаводковые годы отмечены только редкие особи тростника. Уро-



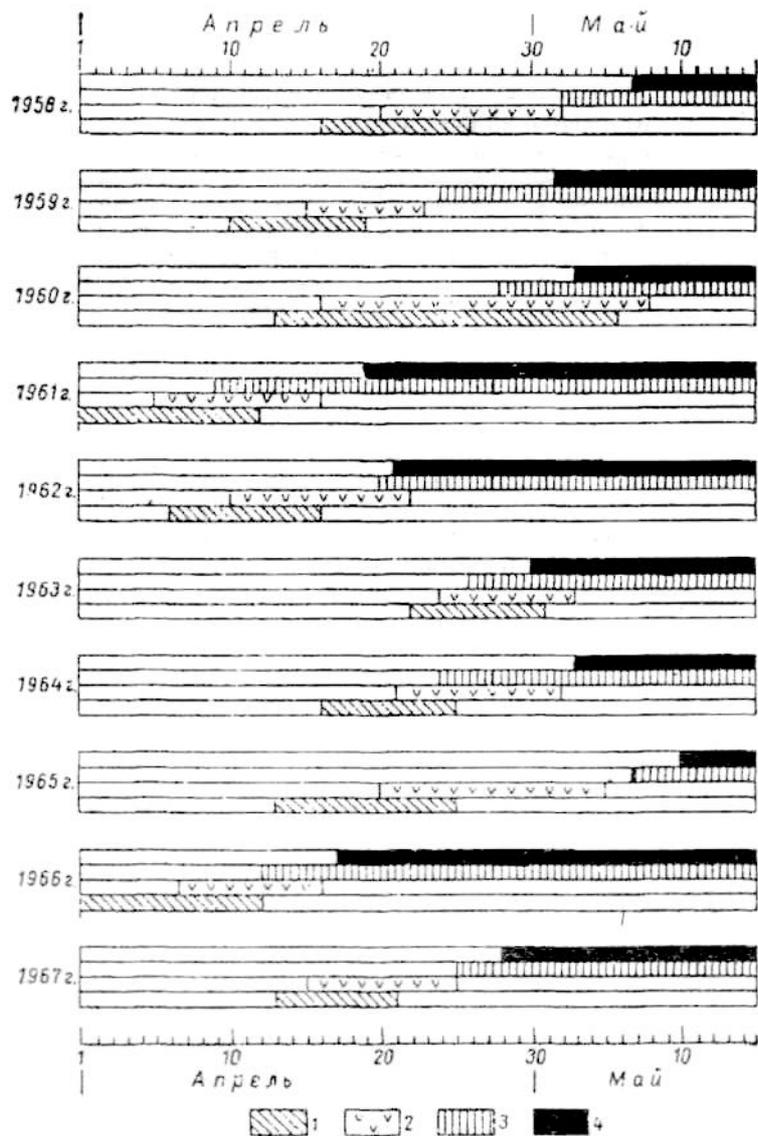


Рис. 7.11 Сопоставление сроков развития ранневесенних эфемероидов и древесных пород в разные годы (по: Горьшина, 1969).
1 — цветение *Scilla sibirica*; 2 — цветение *Corydalis halleri*; 3-4 — развитие листвы у кустарников и подроста (3), у древесного полога (4).

Рис. 7.10. Фенологический спектр лесной дубравы "Лес на Ворскле" (А) и среднесуточная температура воздуха на высоте 2 м (Б) (по: Карашева, 1987).

1 — 1973; 2 — 1974; 3 — 1975 гг. Фенологические фазы: а — набухание почек; б — раскрытие почек, в — прорастание, г — бутонизация, д — сложение листьев, е — разворачивание листьев, ж — цветение, з — отцветание, и — плодоношение, к — отмирание, вп — весенние побеги, лп — летние побеги. Виды: 1 — лесная пролеска, 2 — хохлатка, 3 — ветреница, 4 — чистяк, 5 — копытень, 6 — осока волосистая, 7 — сныть, 8 — медуница, 9 — липа, 10 — дуб, 11 — клен, 12 — вяз шершавый.

Таблица 7.1

Изменение запасов надземной массы травостоев (ц/га)
по годам в луговой степи и на лесной поляне
Стрелецкого участка (по: Афанасьева, 1966)

Годы	Зеленая масса поздней осенью	Опад текущего года	Вся надземная масса, живая и мертвая	Урожай сена во время сенокоса
Луговая степь (заповедная)				
1956	19	48	101	24
1957	6	63	87	33
1958	14	68	88	30
1959	9	70	96	25
1960	10	49	64	31
1961		Не определено		51
Среднее	12	60	87	33
Лесная поляна (заповедная)				
1956	34	68	136	39
1957	9	85	104	60
1958	12	51	80	32
1959	8	53	72	34
1960	12	62	66	36
1961		Не определено		78
Среднее	15	64	92	46

жайность в эти годы колебалась от 9,1 ц/га до 19,8 ц/га. В другом пырейном сообществе на формирующемся прирусловом валу затопление наблюдалось почти ежегодно в весенний и раннелетний периоды. В 1971—1972 гг. было оптимальное для пырейников поверхностное затопление в течение 20-25 дней. В эти годы травостой отлично развивался, достигая высоты 100-120 см и проективного покрытия 100%. Кроме пырея в сообществе отмечены только сферофиза солончаковая (*Sphaerophysa salsola*) и донник белый (*Melilotus albus*). Урожайность—172 ц/га. Длительное (60-65 дней) поверхностное затопление в 1973 г. оказалось неблагоприятным для пырея. Травостой сформировался неравномерный, проективное покрытие уменьшилось до 70-80%, высота растений — до 75-95 см, урожайность снизилась до 13,6 ц/га. В сообществе появилась болотница игольчатая, подорожник большой, тростник обыкновенный. На следующий год участок вообще не затопливался, что в данных условиях для пырея оказалось еще более неблагоприятным, чем длительное затопление. Травостой был низким (40-60 см) и изреженным (проективное покрытие 55-75%), в нем появились птичья гречиха (*Polygonum aviculare*), солодка уральская (*Glycyrrhiza uralensis*), прибрежница солончаковая (*Aeluropus litoralis*), урожайность упала до 7,0 ц/га. Флуктуации со сменой доминантов наблюдались в луговых сообществах на гидроморфных засоленных обсыхающих почвах. В течение четырех беспаводковых лет произошла замена доминанта гидрофита тростника обыкновенного (ушедшего в латентное состояние) фреатофитом, питающимся за счет грунтовых вод, жантаком (*Alhagi pseudalhagi*), а в результате длительного затопления в течение одного вегетационного периода жантак уступил место, оставаясь в покое, гидрофи-

там тростнику, клубнекамышу (*Bolboschoenus maritimus*) и мезагалфиту прибрежнице солончаковой.

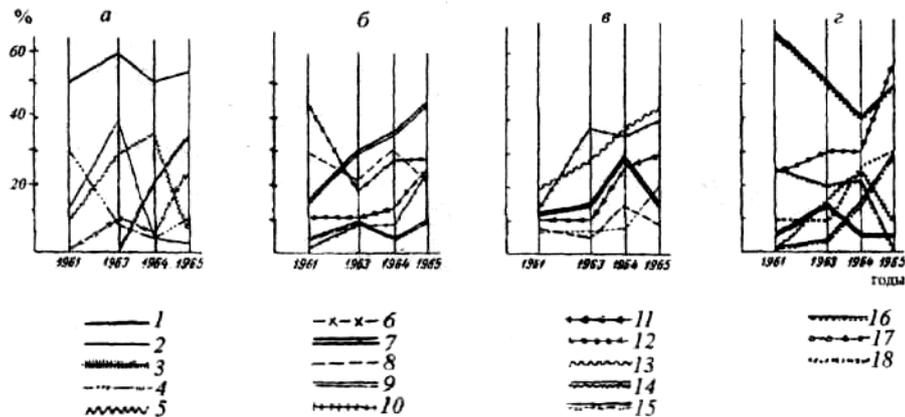


Рис. 7.12. Разногодичные изменения луговых сообществ поймы р.Меты (по: Самойлов, 1966).

а-г — сообщества: с *Alopecurus pratensis* среднего уровня в центральной пойме (*а*); с *Galium verum* в прирусловье (*б*); с *Trifolium montanum* и *Carum carvi* в прирусловье (*в*); с *Deschampsia caespitosa* в притеррасье (*г*). Виды: 1 — *Alopecurus pratensis*, 2—*Poa trivialis*, 3—*Agrostis alba*, 4 — *Vicia cracca*, 5—*Ranunculus repens*, 6—*Potentilla reptans*, 7—*Festuca rubra*, 8—*Medicago falcata*, 9—*Poa angustifolia*, 10—*Anthyllis polyphylla*, 11—*Carum carvi*, 12—*Equistum arvense*, 13—*Galium verum*, 14—*Trifolium montanum*, 15—*Deschampsia caespitosa*, 16—*Carex caespitosa*, 17—*Juncus filiformis*, 18 — *Filipendula ulmaria*. По оси ординат — проективное покрытие.

Ю. А. Львовым с сотрудниками (Томский университет) на обширном материале выявлены флуктуации луговых сообществ в пойме среднего течения р.Оби. Разногодичная изменчивость надземной фитомассы лугов связана с высотой подъема паводковых вод. В определенной мере зависит от половодья и соотношения экологических групп видов в травостое: во влажные годы на лугах возрастает содержание гидрофильных видов, в сухие — мезофильных (Шепелева, 1987). Однако наш анализ материалов Л.Ф.Шепелевой показал, что если связь фитомассы с уровнем половодья и количеством осадков очевидна, то соотношение доминирующих видов далеко не столь сильно зависит от колебаний паводка. И это понятно: имеет место инерция в изменении соотношения обилий видов, а главное — влияние экотопа реализуется не только непосредственно, но и через почвенные факторы и взаимоотношения растений, чем усложняется связь между флуктуациями экотопа и растительности.

Проиллюстрируем флуктуации луговых сообществ по составу экологических групп и доминантов конкретными данными (рис.7.14). Хотя состав экологических групп устойчив, но соотношения их флуктуируют весьма значительно, при этом в большей мере в сообществах сильнее затопляемых паводковыми водами (по шкалам авторов относительная длительность затопления от максимального составляет: для коротконожкового сообщества 0-10%, осоково-мятликового — 50-75%, канареечничково-осокового — 75-95%). Флуктуации состава доминантов включают в себя кратковременное исключение одних и появление в этой роли других

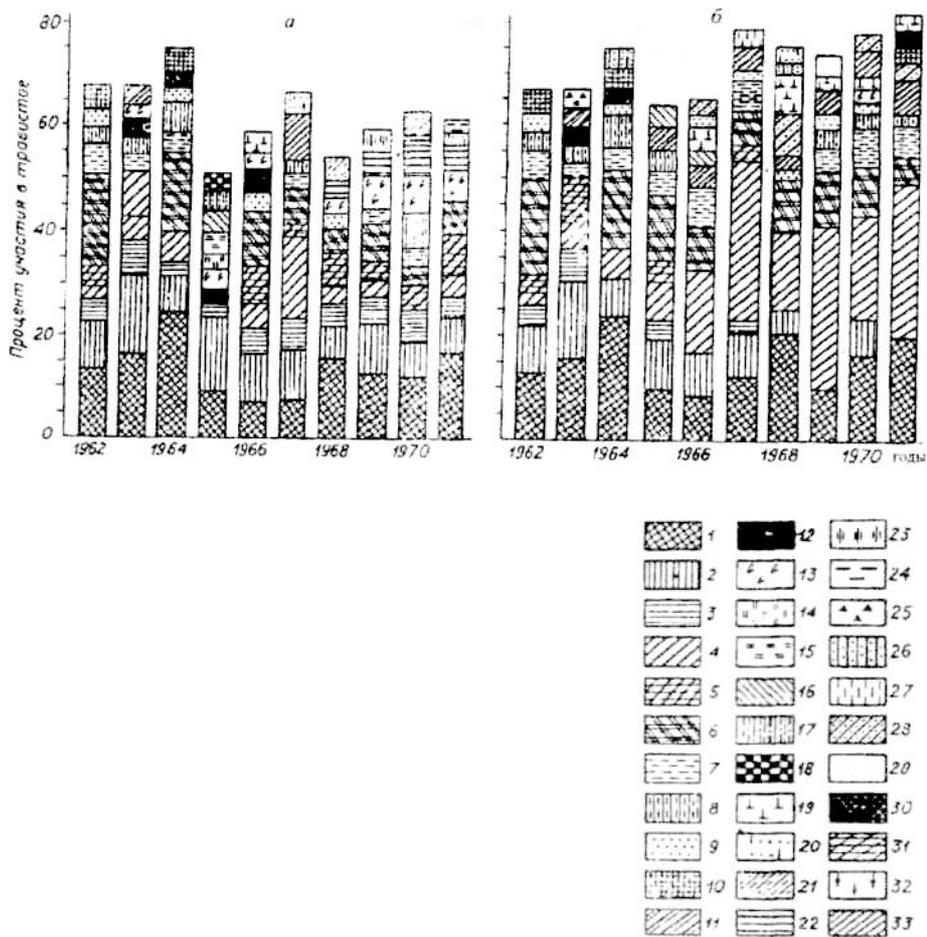


Рис. 7.13. Разногодичная изменчивость соотношения видов заповедно-го лесного луга (по: Ронгинская, 1974).

а — косимый, б — заповедный участки полидоминантного лесного луга.

1—*Carex macroura*, 2—*Iris ruthenica*, 3—*Geranium silvaticum*, 4—*Brachypodium pinnatum*, 5—*Lathyrus gmelinii*, 6—*Crepis sibirica*, 7—*Equisetum pratense*, 8—*Trollius asiaticus*, 9—*Heracleum discatum*, 10—*Lathyrus vernus*, 11—*Calamagrostis arundinacea*, 12—*Majanthemum bifidum*, 13—*Poa sibirica*, 14—*Helictotrichon pubescens*, 15—*Lathyrus praiensis*, 16—*Rubus saxatilis*, 17—*Inula salicina*, 18—*Tragopogon orientalis*, 19—*Pulmonaria mollissima*, 20—*Pleurospermum uralense*, 21—*Phlomis tuberosa*, 22—*Ranunculus polyanthemus*, 23—*Festuca pratensis*, 24—*Angelica silvestris*, 25—*Equisetum silvaticum*, 26—*Saussurea cotroversa*, 27—*Vicia megalotrochis*, 28—*Calamagrostis epigeios*, 29—*Vicia silvatica*, 30—*Melica nutans*, 31—*Taraxacum officinale*, 32—*Roegneria angustiglumis*, 33—*Trisetum sibiricum*.

видов. В сообществах 5-15% видов регистрируются не каждый год, доля же отдельных доминантов может изменяться в несколько раз.

Следует заметить, что изменчивость видов эдификаторов в сообществе, как правило, прямо связана с изменением экотопа, поскольку они относительно независимы от остальных компонентов ценоза, тогда как подчиненные виды — ассектаторы — вынуждены реагировать не только на измене-

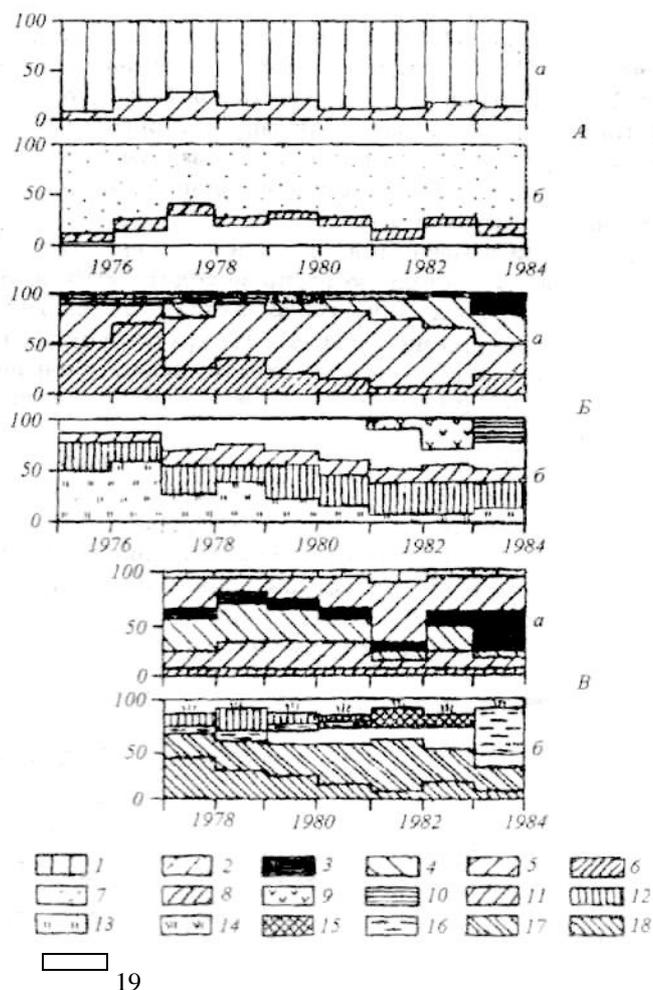


Рис. 7.14. Флуктуации экологического состава (а) и состава доминантов (б) луговых сообществ поймы Средней Оби (по: Львов, Шепелева, Лапшина, 1987).

Сообщества: А — коротконожковое, Б — канареечичиково-остроосоковое, В — осоково-мятликовое. / — ксеромезофиты (53-63); 2 — мезофиты (64-68); 3 — эвмезофиты (69-76); 4 — гидромезофиты (77-88); 5 — субгидрофиты (89-94); 6 — аэрогидрофиты (95-103). В скобках — ступени увлажнения, по Раменскому. 7 — *Brachypodium pinnatum*; 8 — *Calamagrostis epigeios*; 9 — *Thalictrum flavum*; 10 — *Cirsium setosum*; 11 — *Calamagrostis j>hragmitoides*; 12 — *Phalaroides arundinacea*; 13 — *Carer acuia*; 14 — *C. cespitosa*; 15 — *Festuca pratensis*; 16 — *Alopecurus pratensis*; 17 — *Poa pratensis*; 18 — *P. pa. hstris*; 19 — виды с обилием менее 5%. По оси ординат — процентное участие групп и видов, по оси абсцисс — годы наблюдений.

ния экотопа, но и на трансформированную эдификаторами среду. Нередко создается парадоксальная на первый взгляд ситуация, когда при благоприятных изменениях экотопа ассектаторы снижают свое обилие. Это снижение вызывается увеличением продуцируемой фитомассы эдификатора, для которого экотоп оказывается также благоприятным. И наоборот, при ухудшении экотопических условий и для эдификатора и для ассектаторов последние могут увеличить обилие из-за уменьшения плотности

эдификаторной синузиды. На подобные закономерности обратил внимание Л. Г. Раменский (1925). Позднее данные о таком поведении видов приводил Т.А.Работнов (1966), Ю.И.Самойлов (1966), К. А. Куркин (1973, 1976) и др. Например, при резком снижении обилия лисохвоста (*Alopecurus ventricosus*) сопутствующие ему *соссюрея* (*Saussurea amara*) и осот (*Sonchus arvensis*) бурно разрастаются, а при восстановлении господства лисохвоста их популяции изреживаются.

Сами флуктуации изменяются во времени в том смысле, что полного возврата к прошлому состоянию не происходит. Это объясняется тем, что движущая сила разногодичных изменений — погодные условия одно- временно колеблются в разных ритмах. На краткосрочные колебания накладываются долгосрочные ритмы, охватывающие большое число лет. Экотоп, в частности климат, имеет и длительные тенденции изменения, вызывающие соответствующие сдвиги в сообществах. Изменяющаяся растительность меняет и биотоп, что также приводит к направленным изменениям в сообществах. Если флуктуации трактовать как колебания параметров сообщества около средней периодической характеристики и принять во внимание, что средняя по указанным причинам имеет тренд, то становится очевидным, что полной цикличности во флуктуационной изменчивости и не может быть. Иллюстрирует высказанные соображения схема наложения всех изменений друг на друга (рис.7.15).

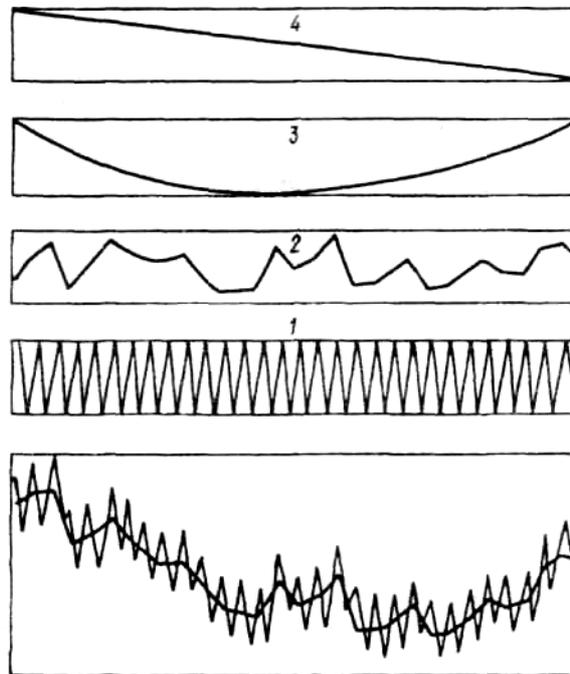


Рис.7.15. Схема совмещения (внизу) сезонных изменений (1), краткосрочных флуктуации (2), длительных флуктуации (3) и направленного изменения (4) растительного сообщества.

Подобная схеме картина обнаружена в исследовании В. А. Зайковой (1980). В течение 15 лет она наблюдала изменения луговой растительности в Карелии (рис.7.16, 7.17). За этот период температура, осадки, баланс влаги, естественно, не оставались постоянными. Во-первых, они

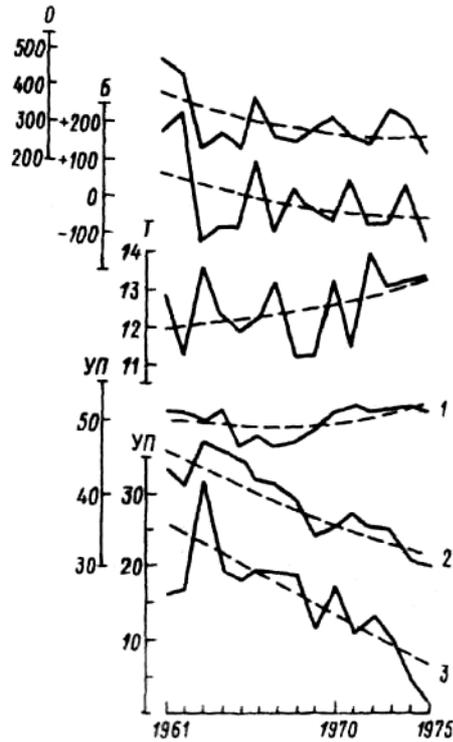


Рис. 7.16. Флуктуации и тенденция изменения параметров среды луговых сообществ с господством: *Festuca -praetensis* (1), *Agrostis tennis* (2), *Nardus stricta* (3) (Средняя тайга, Карелия) (по материалам: Зайкова, 1980).

О — осадки, мм; Б — баланс влаги; Х — средняя суточная температура воздуха за вегетационный период (20 мая - 30 сентября), У П — увлажнение и плодородие, оцененные по растительности, в условных единицах. Штриховой линией показана тенденция изменения.

колебались: наблюдались годы и влажные, и сухие, и очень сухие. Во-вторых, определенно видна тенденция их изменений: уменьшалось количество осадков, а температура повышалась, и, как следствие, баланс влаги для мезофильных растений становился все менее благоприятным. На основе экологических характеристик видов и их обилия В. А. Зайкова оценила в условной шкале увлажнение и плодородие каждого участка отдельно за каждый год наблюдения (рис.7.16). Оказалось, что экологические характеристики подвержены флуктуациям и одновременно направленно изменяются. Мы специально выбрали и привели данные по одному из исследованных участков, где тренд в ясной форме не проявляется, чтобы показать, что динамика растительности отнюдь не единообразна. Этот участок представляет собой десятилетнюю залежь, и динамика растительности здесь, видимо, определяется накоплением органической массы, чем затушевывается влияние погодных условий. Флуктуации сообщества в целом выражены расстоянием в многомерном пространстве между состояниями сообщества в смежные годы. Это расстояние постоянно колеблется, а в сообществе с господством *Nardus stricta* имеет тенденцию к увеличению (рис.7.17). Поведение отдельных видов демонстрирует и флуктуации, и направленные изменения.

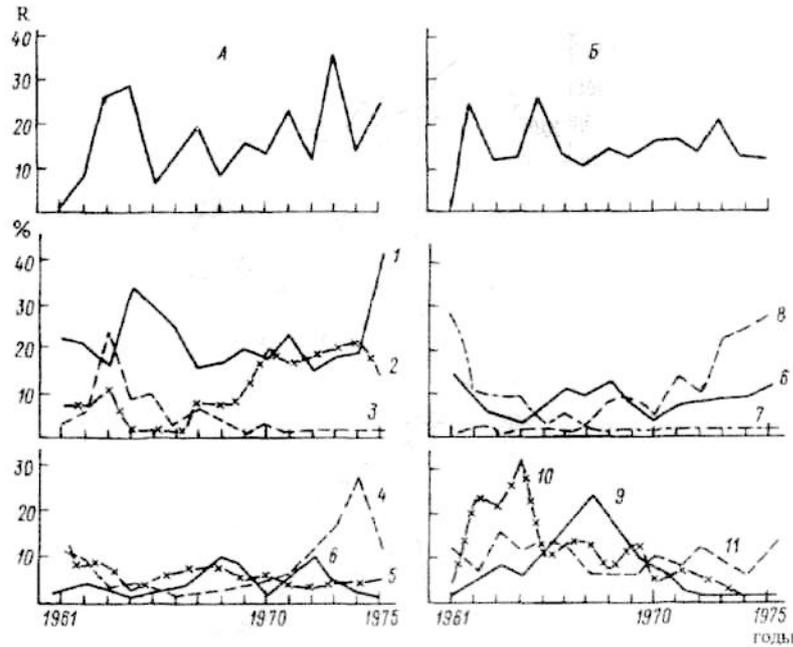


Рис. 7.17. Изменение по годам двух луговых сообществ (по: Зайкова, 1980):

А — белоусник злаково-разнотравный, Б — луговоовсянничник бобово-разнотравный.

1 — *Nardus stricta*, 2 — *Deschampsia caespitosa*, 3 — *Juncus filiformis*, 4' — *Potentilla erecta*, 5 — *Ranunculus acer*, 6 — *Agrostis tenuis*, 7 — *Festuca pratensis*, 8 — *Lathyrus pratensis*, 9 — *Anthoxanthum odoratum*, 10 — *Trifolium pratense*, 11 — *Festuca rubra*.

R — расстояние в многомерном пространстве от состояния сообщества в предыдущем году ($R = \sqrt{(x_{1-1} - x_{1-2})^2 + (x_{2-1} - x_{2-2})^2 + \dots + (x_{n-1} - x_{n-2})^2}$, где x — значение признака вида — участие вида от всей воздушно-сухой массы, %).

Обычно замкнутая цикличность (возврат в исходное состояние) наблюдается только у отдельных видов и не синхронно. У сообщества в целом она практически не обнаруживается и, по-видимому, не может быть в принципе, поскольку процесс стохастический и вероятность синхронного изменения во времени невелика. Кроме того, флуктуации с разными периодами (разной длительностью) накладываются друг на друга и происходят одновременно с направленными изменениями. Характерны в этом отношении данные Н. Н. Лашинского (1971). Он в течение девяти лет исследовал колебание надземной фитомассы видов травяного покрова в сосняке. Используя метод автокорреляции, он обнаружил более или менее явную цикличность колебаний фитомассы у 12 видов из 25 исследованных. Однако эти циклы у разных видов не совпадают, и хотя флуктуации четко выражены, полная цикличность в целом для сообщества не обнаруживается (табл.7.2).

До сих пор речь шла о флуктуациях, вызванных *экзогенетическими* процессами. Источник флуктуации может находиться и внутри сообщества, в

Таблица 7.2

Изменения по годам продуктивности отдельных видов растений
в травостое сосняка разнотравно-коротконожкового (г/м²)
(по: Лашинский, 1971)

Вид	1962	1963	1964	1965	Годы 1966	1967	1968	1969	1970
<i>Brachypodium pinnatum</i>	45.290	22.760	36.632	33.224	38.440	68.024	46.312	54.380	48.637
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	22.800	17.022	28.777	33.252	28.344	10.040	29.744	24.492	41.048
<i>Carex macroura</i>	11.560	6.411	6.842	3.436	8.036	15.680	16.252	6.004	29.770
<i>Iris ruthenica</i>	8.692	9.850	3.491	7.584	14.724	9.520	12.396	12.224	16.348
<i>Trollius asiaticus</i>	9.960	10.020	9.128	8.180	5.640	7.000	6.288	6.768	6.753
<i>Rubus saxatilis</i>	5.010	1.853	0.926	3.328	6.052	6.880	4.332	4.648	4.828
<i>Geranium silvaticum</i>	2.360	4.111	0.797	2.520	2.720	2.032	2.024	1.492	1.301
<i>Angelica silvestris</i>	2.460	0.922	1.689	1.376	2.408	3.600	2.104	2.592	2.786
<i>Melica nutans</i>	1.700	0.693	1.327	4.900	2.936	2.920	2.992	2.736	2.378
<i>Lathyrus gmelinii</i>	8.140	6.946	0.571	0.824	0.312	8.020	ЛАО	2.204	4.572
<i>Vicia megalotropis</i>	0.660	0.043	0.977	1.560	6.328	5.120	4.116	3.952	4.683
<i>Inula salicina</i>	3.312	1.026	0.925	2.468	1.872	0.312	3.312	6.584	7.659
<i>Hieracium umbellatum</i>	1.568	2.075	0.730	2.704	2.660	4.680	2.500	1.632	3.991
<i>Pulmonaria mollissima</i>	0.376	0.249	0.492	0.372	1.084	2.624	1.672	1.308	1.290
<i>Crepis sibirica</i>	3.690	5.627	1.422	0.448	2.572	13.700	2.884	2.204	1.377
<i>Crepis praemorsa</i>	1.072	0.668	0.109	1.340	1.328	0.904	0.588	1.252	1.168
<i>Galium boreale</i>	0.650	0.707	0.720	1.100	0.724	0.744	1.980	1.516	1.401
<i>Luzula pillosa</i>	0.540	0.432	0.983	1.040	0.532	1.520	2.280	0.672	2.117
<i>Viola uniflora</i>	0.654	0.503	0.621	0.400	0.668	0.268	0.364	0.436	0.190
<i>Majantheraum bifolium</i>	1.590	1.870	0.058	1.616	0.876	1.952	1.984	2.284	3.061
<i>Pedicularis resupinata</i>	0.753	0.625	1.346	2.368	0.788	1.920	2.252	2.264	2.948
<i>Trifolium lupinaster</i>	1.100	2.675	1.100	2.296	1.944	9.800	2.296	3.552	3.053
<i>Lathyrus pratensis</i>	7.760	0.747	6.614	1.032	9.808	2.320	3.432	4.132	1.624
<i>Achyrophorus maculata</i>	1.936	2.237	1.839	2.336	1.680	1.972	1.756	0.780	1.961
<i>Tkalictrum minus</i>	4.962	3.720	2.710	2.360	1.400	2.472	3.196	2.084	1.696
Общая продуктивность травостоя	172.0	142.9	153.6	144.9	161.0	192.8	189.1	165.8	218.08

ритме развития растений. Флуктуации, связанных с цикличностью развития отдельных видов растений, известно немного. Пожалуй, самый яркий пример, неоднократно описанный Т. А. Работновым, — это появление "клеверных лет" на некоторых лугах. Клевер луговой (*Trifolium pratense*) и клевер гибридный (*T. hybridum*) являются монокарпиками, т.е. видами растений, плодоносящих один раз в жизни, после чего они отмирают: иногда они ведут себя и как дикарпика. Эти виды могут довольно долго существовать в луговом сообществе в вегетативном состоянии, принимая незначительное участие в сообществе. По мере накопления семян в почве и их прорастания численность популяций этих видов увеличивается. В благоприятные в климатическом отношении годы происходит их бурное развитие, появляются многочисленные генеративные особи, популяции клеверов становятся доминирующими, естественно, меняется и строение сообщества в целом. Вспышка доминирования клеверов длится один-два

года, после чего большая часть особей отмирает. Через несколько лет флуктуация может повториться.

С массовым обсеменением и накоплением семян в почве и последующим взрывным развитием в благоприятные годы связаны и флуктуации на лугах с участием некоторых монокарпических зонтичных. Такого рода флуктуации Т.А.Работнов называет *фитоциклическими*. Строго говоря, они являются смешанными по причинам возникновения, поскольку для ускоренного развития монокарпиков и превращения их в доминирующие требуется благоприятное состояние экотопа. Для вспышки развития и доминирования необходимо совпадение во времени пика накопления численности популяции и соответствующего состояния экотопа.

К флуктуациям нередко относят деструкции растительности животными и человеком и вызванные ими изменения растительности. Подобного рода динамику мы рассматриваем в связи с сукцессиями.

Сукцессии

Изменения растительности (растительных сообществ), имеющие необратимый последовательный характер, называются *сукцессиями*. Движущей силой сукцессии являются внутренние процессы (эндогенез) и внешние воздействия (экзогенез). Сукцессии идут непрерывно. В тех случаях, когда основная причина изменения растительности заключается во внутренних процессах, сукцессия называется *автогенной*, если же изменения определяются преимущественно внешними причинами, имеет место *аллогенная* сукцессия. В чистом виде автогенные и аллогенные сукцессии не существуют в силу того, что внутренние и внешние причины всегда сопутствуют друг другу.

В. Н. Сукачев (1926) предложил различать следующие типы сукцессии: *сингенетические, эндоэкогенетические, экзоэкогенетические, гологенетические*. *Сингенез* как тип сукцессии выражается во внедрении новых для сообщества видов и происходящих в связи с этим изменениях либо в заселении открытых территорий и "сживании" видов друг с другом. Однако внедрение видов в сообщество, так же как и их исчезновение, наблюдаются при всех типах сукцессии, поэтому сингенез представляет собой скорее один из механизмов сукцессии вообще (Василевич, 1983), чем альтернативную другим типам сукцессию. По А. П. Шенникову (1964) сингенез — процесс, сопровождающий любую сукцессию как способ формирования другого ценоза. Кроме того, внедряющийся вид, став компонентом сообщества и вызывая своим присутствием изменения, оказывается одним из источников эндогенетических процессов, ответственных за автогенную сукцессию. В. Н. Сукачев, выделяя *гологенез*, предлагал понимать его как совокупность процессов, вызываемых изменением среды обитания внешними причинами и идущих на больших территориях. Гологенетические сукцессии принципиально не отличаются от экзоэкогенетических, на что справедливо указывает В. И. Василевич (1983) прежде всего потому, что такие внешние причины, как изменение климата, гидрологических условий и т.п., всегда охватывают значительные территории, не ограничиваясь небольшими участками, соизмеримыми с размерами фитоценозов. Нам представляется достаточным разделение сукцессии на автогенные и аллогенные, а при необходимости детального исследования можно различать более дробные типы в пределах двух названных.

АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ

Автогенные сукцессии можно рассматривать как результат постоянно возникающих и разрешающихся противоречий. Растительность трансформирует среду, на изменяющийся биотоп растения отвечают изменением своего состояния. Взаимодействия растений приводят к изменению соотношения видов, вплоть до исчезновения части их. Внедрение новых видов вносит новые элементы в трансформацию среды и взаимоотношения растений. Этот процесс непрерывен.

Для объяснения автогенных сукцессии предлагается несколько моделей (Connell, Statyer, 1977; Botkin, 1981). 1. Модель благоприятствования: растения каждой предыдущей стадии создают благоприятные условия для последующих. 2. Модель толерантности: условия ухудшаются для растений последующих стадий, но ими оказываются более выносливые растения. 3. Модель ингибирования (в широком смысле, не только аллелопатическом): растения предыдущих стадий препятствуют внедрению новых видов, и для их появления требуются внешние воздействия — деструкция растительного покрова. 4. Модель нейтральности: изменения связываются с разными жизненными циклами растений. Число подобных моделей можно увеличить. Например, А. П. Шенников (1941) объясняет сукцессии на залежах тем, что растения предыдущих стадий ухудшают условия для самих себя, чем позволяют внедряться новым видам и заменить ими себя. Такую модель можно назвать самоизживанием (ранее в главе о взаимодействиях мы высказывали сомнения по поводу этого механизма). Е. Л. Райе видит основной механизм сукцессии в химическом ингибировании растений (в аллелопатии). Все эти механизмы несомненно имеют место, и они показаны на конкретных примерах. Но в любой сукцессии нельзя отдать исключительное предпочтение одному из них. Все механизмы (и не только перечисленные) работают одновременно.

Если рассматривать сукцессию, начиная с появления растений на открытой, лишенной растительности территории, можно в автогенной сукцессии выделить первоначальный этап—*первичную*, или *инициальную*, *сукцессию*. Инициальный период автогенной сукцессии наблюдается на техногенных землях — отвалах горных пород, заброшенных карьерах, в полосах отчуждения вдоль строящихся путей сообщения, газо- и нефтепроводов, на подвижных песках, на аллювиальных наносах. К инициальной сукцессии можно отнести первый этап формирования естественной растительности на залежах и концентрированных вырубках, где полностью уничтожен не только растительный покров, но и верхний почвенный горизонт. Открытые территории могут заселяться любыми видами, экологические характеристики которых соответствуют условиям экотопа, причем в комбинациях, не встречающихся в сформированных сообществах. Реально пионерными оказываются те виды, которые имеют биологические преимущества, способствующие быстрому захвату территории: обильное плодоношение, приспособления к легкому переносу семян и плодов, высокую всхожесть и быстрое укоренение, быстроту роста и т.п. На залежах такими пионерами являются малолетние бурьяны и полевые сорняки: виды родов *Carduus* и *Cirsium*, крестоцветные; на песках — некоторые ивы, например ива остролистная (*Salix acutifolia*). Определенную роль играет и благоприятное стечение обстоятельств, например совпадение во времени оголения территории с обильным плодоношением и благоприятными погодными условиями для прорастания и развития растений; близость популяции к заселяемой территории. На вырубках с полностью уничтоженным растительным покровом за счет примыкающего к вырубке бере-

зового леса появляется, опережая другие виды, обильная поросль берез. Интересный случай восстановления естественной растительности на заброшенном поле с песчаной почвой мы наблюдали в Псковской области. С одной стороны узкого (шириной около 100 м) полевого участка расположены: кусты ольхи серой (*Alnus in can a*), с другой — ивы (*Salix acutifolia*). На второй-третий год после того, как была прекращена обработка почвы, в обилии появилась поросль ольхи и ивы, при этом на территории, примыкающей к кустам серой ольхи, преобладает ольха серая с единичным участием ивы, а на противоположной стороне — ива. Такое распределение видов явно связано с близостью источника семян.

Пионерными могут выступать растения, сохранившиеся в виде корней и корневищ с почками возобновления. Так, нередко на заброшенных и ранее плохо обрабатывавшихся полях опережает всех пырей (*Elytrigia repens*). Кстати, в приведенном примере с ольхой и ивой наряду с ними уже в первый год по всей территории появились побеги пырея. На концентрированных лесосеках может сразу же развиваться обильная корневая поросль осины, если ранее она участвовала в древостое.

На свежих лесосеках в полосе отчуждения линий электропередач, газовых и кабельных магистралей первыми поселяются неприхотливые и обладающие большим производством диаспор сорняки: вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum*), щетинник зеленый (*Setaria viridis*), дымянка Шлейхера (*Fumaria schleicheri*), дурнишник обыкновенный (*Xanthium strumarium*), циклохена дурнишниковидная (*Cyclachaena xantifolia*).

На интенсивно зарастающих площадях разработок мела, мергеля, доломитов, песчаников, специальных глин, строительного камня, пионерами являются рудеральные виды и полевые сорняки, и уже за ними появляются степные и петрофильные виды.

На инициальных стадиях *адвентивные* (пришлые) виды не встречают конкурентов и находят здесь первое прибежище. Часть из них впоследствии проникают в естественные сообщества. Так, по данным Е. Н. Кондратюка и др. (1980), на нарушенных территориях Донецкого края (вдоль путей сообщения, на терриконах, отвалах, карьерах, на промышленных площадках и т.п.) отмечено 38 адвентивных видов, в то время как в составе степных сообществ, на лесных опушках и полянах отмечено всего лишь 11 видов-пришельцев. Как правило, это виды—одно- и двулетники.

Характер и темпы зарастания техногенных земель зависят от состава грунта, гидрологических условий и, конечно, от окружающей флоры, поставляющей зачатки растений. Существенную роль играет токсичность грунта, именно поэтому многие терриконы, золоотвалы тепловых электростанций десятилетиями остаются лишенными растительности. На шлаковых отвалах металлургических заводов с высокой щелочной реакцией и бедных азотом и фосфором инициальные стадии образуют виды не только мирящиеся с этими условиями, но и достигающие высокого обилия: качим пронзеннолистный, качим скарзонеролистный, качим Павла. Встречаются также двурядник тонколистный, дурнишник обыкновенный, солянка иберийская.

Свои особенности имеют первичные стадии развития сообществ на песках. На подвижных песках крупных барханов (юго-восточные Каракумы) первыми поселяются только виды, выдерживающие засыпание песком, в частности *Eremosparton flaccdum*, *Ammodendron conollyi*, *Calligonum arborescens*, *Stipagrostis karelini*. Более того, при выдувании песка у некото-

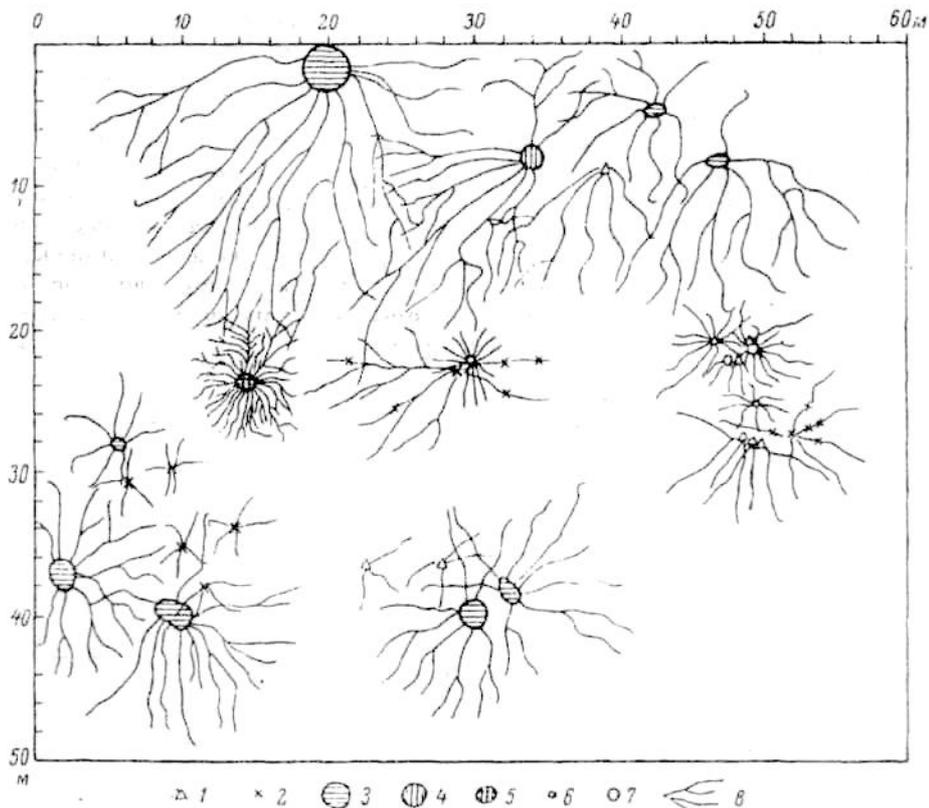


Рис. 7.18. Инициальная стадия формирующегося растительного сообщества на бархане (по: Мирошниченко, 1986).

1 — *Ammodendron conollyi*, 2—*Eremosparton flaccidum*, 3—*Calligonum arborescens*, 4—*C. caput-medusae*, 5—*Salsola paleizkiana*, 6— *Stipagrostis karelinii*, 7— проекции крон, 8— корни.

рых растений стимулируется образование корневых отпрысков, например у *Eremosparton flaccidum*. Всходы иных псаммофитов, хотя и появляются, но не выдерживают жестких условий и погибают. Такие растительные группировки, как правило, разомкнуты и лишь в отдельных группах растений наблюдается контакт корней (рис.7.18). Эта стадия может длиться очень долго из-за малого прироста растений. За 20 лет наблюдений площадь крон саксаула увеличилась только на 0,1%, однако численность его выросла в 1,4 раза. Интересно, что в течение этого времени наблюдалась флуктуация численности — во влажный 1969 год она возросла по сравнению с 1965 годом в 2.3 раза, но в последующие годы сократилась. Закрепление песков, постепенное накопление гумуса и, по-видимому, некоторое увеличение влажности в подкрановом пространстве приводит к автогенному формированию сообщества.

В первичной сукцессии при освоении растениями вновь образовавшихся поверхностей существенную роль могут играть водоросли и грибы, подготавливая грунт для заселения его высшими растениями. Анализ такой сукцессии (табл.7.3) на основе собственных наблюдений и материалов других авторов приводит Л. Е. Родин (1961). На подгорных равнинах, окаймляющих Западный Копет-Даг (Туркмения), на больших терри-

ториях в результате селевых потоков накапливаются отложения, главным образом глинистые, засоленные. Такие равнинные площади называются такырами. После спада воды при высыхании поверхность покрывается плотной коркой толщиной 1-2 см, которая крупными трещинами разбивается на прямоугольные плиты. Здесь на первом этапе обнаруживаются лишь ничтожные следы водорослей и крайне редкие единичные экземпляры высших растений. Появление и разрастание почвенных синезеленых водорослей, вплоть до образования пленки толщиной иногда в несколько миллиметров, обеспечивает поступление в грунт до 0,5 т/га органического вещества и тем самым начало образования почвы. Водоросли способствуют опреснению почвы. Накопление органического вещества благоприятствует развитию грибов, в основном микромицетов, проникающих в глубь почвы на 14-15 см.

Таблица 1.3

Первичная автогенная сукцессия на такыре (по: Родин, 1961)

Почва	Водоросли	Почвенные микроскопические	Цветковые растения	МП	Сл	См	Орг	Зол	Э
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1.Пролу- вий	Следы	Отсутст- вуют	Редкие случайные	0	С пов.	Ничт.	Ничт.	Сл.	Сл
2.Такыр- солончак	Отдельные слоевища синезеле- ных	Редкие соле- устойчивые формы, до глубины 5-Юсм	Единичные однолетние солеустой- чивые, пло- доношение ничтожное	5-10	1-2	4-5	0.1	7-8	68
3.Такыр водорос- левый	Сплошь мощные пленки си- незеленых водорослей, примесь зеленых	Обильная флора мик- ромицетов; до глубины 14-15см	Разрежен- ные одно- летники солеустой- чивые; пло- доношение ограничено	12-20	6-10	70-100	0.6-0.8	20-30	75
4.Такыр зараста- ющий	Покров ра- зорван, гос- подствуют синезелены зеленые в заметном количестве	Обильны микромице- ты, широко распростра- нены аль- гофобные, до глубины 10-20 см	Покров од- нолетников единичные многолет- ники, пло- доношение нормально	30-50	20-25	150-200	1.6-2.6	160-200	80
5.Серозе светлый, отакырен ный	Отдельные пленки; значитель- ное видовое разнообра- зие синез- еленых и зеленых	Богатая флора ми- кромицетов; широко рас- пространены альгофобные и связанные с ризосфе- рой высших растений; до глубины 20-25 см	Покров од- нолетников и ников; пло- доношение обильное	70-85	35-45	280-300	11-14	400-500	93

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
6.Серозе светлый	Дисперсное расселение; богатая флора синезеленых, зеленых и диатомовых	Весьма богатая флора микромицетов; господствуют формы, связанные с ризосферой высших растений, до глубины более 25 см	Господство многолетних форм; развитая дернина; плодоношение обильное	85<	45-50	1000	12-15	450-550	95

Примечание. МП — мощность зоны почвообразования, см; Сл — глубина появления видимых солей, см; См — количество семян в слое почвы 0-6 см, млн штук/га; Орг — количество сухой органической массы (надземной и подземной), т/га; Зол — ежегодное поступление зольных веществ от цветковых растений, кг/га; ЭО — содержание элементов органогенов, % от суммы зольных веществ и азота.

Список видов. 1. Водоросли: *Microcoleus vaginatus*. Высшие растения: *Polygonum acetosum*, *Eremopyrum orientate*, *Lepidium perfoliatum*, *Halimocnemis sp.*

2. Водоросли: род *Microleus*, *Phormidium*. Грибы: род *Stemphylium*, *Macrosporium*. Высшие растения: однолетние, солеустойчивые формы — *Lepidium perfoliatum*, *Eremopyrum orientale*, *Matricaria la.Tnella.ta*, *Malcolmia africana*, *Glaucium hybridum*, *Ceratocephalus falcatus*, *Veronica campylopoda* и др.

3. Грибы: из родов *Stemphylium*, *Macrosporium*, *Alternaria*, *Aspergillus*. Высшие растения: *Malcolmia africana*, *Leptaleum fHifolium*, *Cutandia memphitica*, *Koelpinia linearis*, *Matricaria lamellata*, *Lepidium perfoliatum*, *Veronica campylopoda*, *Ceratocephalus falcatus*, *Eremopyrum orientale* и др; многолетние эфемероиды — *Allium qlbanum*, *A.fibrosum*, *Gagea reticulata*, *Scorzonera turcomanica*.

4. Грибы: из родов *Stemphylium*, *Macrosporium*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium*. Высшие растения: однолетники эфемеры — *Leptuleum fihfolium*, *Veronica campylopoda*, *Eremopyrum orientale*, *E.triticeum*, *Bromus dauthoniae*, *Malcolmia africana* и др; эфемероиды — *Poa bulbosa*, *Schumannia karelinii*, *Scorzonera turcomanica*, *Gagea reticulata*, *Allium fibrosum*; летне-осенние однолетники — *Halimocnemis mollissima*, *Salsola turcomanica*.

5. Высшие растения: многолетники — *Poa bulbosa*, *Artemisia badgkysi*; эфемеры — *Matricaria lamellata*, *Eremopyrum orientale*, *Koelpinia linearis*, *Veronica campylopoda*, *Ceratocephalus falcatus* и др; эфемероиды — *Allium albanum*, *A.regelii*. 6. Господствуют многолетники, главным образом *Poa bulbosa*, *Artemisia badghysi*.

Первыми из высших растений появляются однолетние солеустойчивые виды. По мере обогащения почвы органическим веществом увеличивается видовой состав высших растений и образуется разреженный растительный покров. Хотя количество органической массы, образуемой ими, и невелико (0,15-0,30 т/га), она способствует дальнейшему опреснению почвы и обогащению органикой нижних горизонтов за счет отмирания подземных частей. Возрастает в сукцессии роль микромицетов и высших растений. Проективное покрытие достигает 30-50%, наряду с однолетниками-эфемерами появляются летне-осенние однолетники и эфемероиды. Деятельность микромицетов разрушает связность пленки водорослей. В дальнейшем ведущая роль в биологическом круговороте переходит к высшим растениям, в составе которых имеются и весенние, и летне-осенние однолетники, и многолетние виды.

В целом инициальная сукцессия выражается в увеличении видового разнообразия и жизненных форм растений и повышении плотности растительного покрова. При этом почвообразовательным процессом охватываются все более глубокие слои, возрастает органическая масса и количество зольных элементов от высших растений, повышается биологи-

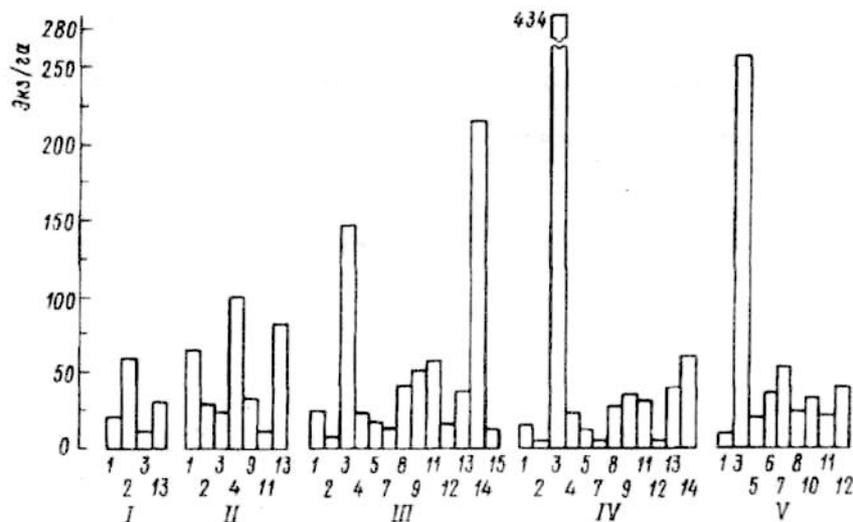


Рис. 7.19. Численность доминантов и субдоминантов на разных стадиях (I-V) в сукцессионном ряду при зарастании барханов в Каракумах (по: Мирошниченко, 1986):

1 — *Ammodendron conollyi*; 2—*Eremosparton flaccidum*; 3—*Haloxylon persicum*; 4—*Calligonum arborescens*; 5—*C.caput-medusae*; 6—*C.rubescens*; 7—*Csetosum*; 8—*Epkedra strobilacea*; 9—*Salsola paletziana*; 10—*S.richteri*; 11—*Astragalus paucijugus*; 12—*Smirnovia turkestanica*; 13—*Stipagrostis karelinii*; Ц — *S.pennata*; 15— *Convolvulus korolkovii*.

ческая активность почвы, ее выщелачивание. Увеличивается почвенный банк семян, что обеспечивает все более успешное самовоспроизводство растительного покрова. Инициальные сукцессии, если они протекают не в жестких условиях среды, обычно быстротечны. Они завершаются и переходят в собственно автогенную сукцессию, когда формирующийся биотоп начинает влиять на жизненное состояние сообитающих растений и проявляет себя конкуренция. Обычно этот период соответствует смыканию растений в подземной или надземной части.

Реальный переход от инициальных стадий к собственно эндогенезу незаметен. Первичная сукцессия представляет собой плавный автогенный ряд изменений растительности. Вот как описывает первичную сукцессию на барханах Ю.М.Мирошниченко (1986), (табл.7.4, рис.7.19). На первой стадии появившиеся виды слабо влияют на среду. Это влияние в основном выражается в некоторой задержке передвижения песка. Опад быстро минерализуется. Разрастание и увеличение численности на второй стадии песчаной акации (*Calligonum arborescens*) с мощной корневой системой и плотными кустами диаметром до 2-4 м приводят к накоплению опада и более существенному преобразованию среды. Под защитой кроны акации внедряются виды последующих стадий. Появление белого саксаула (*Haloxylon persicum*) увеличивает запасы органики, и биотоп становится еще более благоприятным для растений. В этом динамическом ряду постепенно уменьшается подвижность песка, особенно при разрастании осоки (*Carex physodes*). Изменения биотопа подтверждаются прямыми анализами среды. Уменьшение численности ряда видов в сукцессионном ряду объясняется элиминацией в результате конкуренции. Изменяется и распределение растений по площади от случайного на инициальной стадии,

Таблица 7.4

Константность эдификаторов и субэдификаторов в сукцессионном ряду (% , $n = 25$) при зарастании барханов в Каракумах (по: Мирошниченко, 1986)

Виды	Стадии сукцессии				
	I	II	III	IV	V
<i>Ammodendron conollyi</i>	28	56	56	36	12
<i>Eremosparton flaccidum</i>	32	28	4	8	-
<i>Haloxylon persicum</i>	-	4	100	100	100
<i>Astragalus paucijugus</i>	-	24	76	28	12
<i>CaUigonum arborescens</i>	28	80	60	56	-
<i>C.caput-viedusae</i>	-	8	40	20	48
<i>C.rubescens</i>	-	-	-	-	84
<i>Csetosum</i>	-	-	16	8	60
<i>Ephedra strobilacea</i>	-	-	76	64	48
<i>Salsola]>aletziana</i>	-	52	64	84	-
<i>S.richteri</i>	-	-	-	-	40
<i>Smirnovia turkesiana</i>	-	-	8	4	-
<i>Stipagrostis karelinii</i>	28	60	40	28	-
<i>S.pennata</i>	-	-	72	60	28
<i>Carex physodes</i>	-	-	-	100	100

раздельно-группового на промежуточных этапах до относительно диффузного.

В. С. Купер (Cooper, 1923, 1931, 1939) изучал первичные сукцессии в юго-восточной Аляске на территориях, освобождающихся из-под ледника. На основе двадцатилетних наблюдений и сравнения растительности в одинаковых экотопах, но находящейся в разном состоянии, он выделил три основные фазы сукцессии (рис.7.20): 1) господствуют многолетние травы, главным образом *Epilobium latifolium*, участвуют мхи, постепенно сменяющиеся подушковидной *Dryas drummondii* и ползучими ивами (*Salix arctica*); 2) господствуют ольха и ива (*Alnus tenuifolia*, *Salix alaxensis*, *S.sitchensis*); 3) хвойный лес из *Pinus sitchensis*. Наиболее вероятные причины сукцессии заключаются в изменении среды растениями. По мере накопления органического вещества в почве создаются благоприятные условия для поселения и развития видов последующих стадий. Под прикрытием трав и по краям подушек *Dryas drummondii* смягчается гидротермический режим для прорастания и укоренения древесно-кустарниковых пород. Не сомненно существенную роль играет и конкуренция.

Наиболее широко представлены в природе и изучены автогенные сукцессии, возникающие после разрушения растительности (например, после вырубki леса, пожаров) или на заброшенных после сельскохозяйственного использования землях. Такие автогенные сукцессии называются *демутациями*. Они имеют векторный характер. Эндогенез приводит в конечном счете к такому состоянию растительности, когда она наиболее полно соответствует* экотопу. Этот финал сукцессии называют *климаксом*. Концепция климакса, точнее моноклимакса, была сформулирована Ф. Е. Клементсом (Clements, 1904, 1936, и др.). Под климаксом Клементе понимал высшую единицу растительности, примерно соответствующую типу растительности в русской геоботанике. Например, для лесной зоны, климаксом является лесная растительность. В пределах территории с одним климатом в результате естественного протекания сукцессии должны

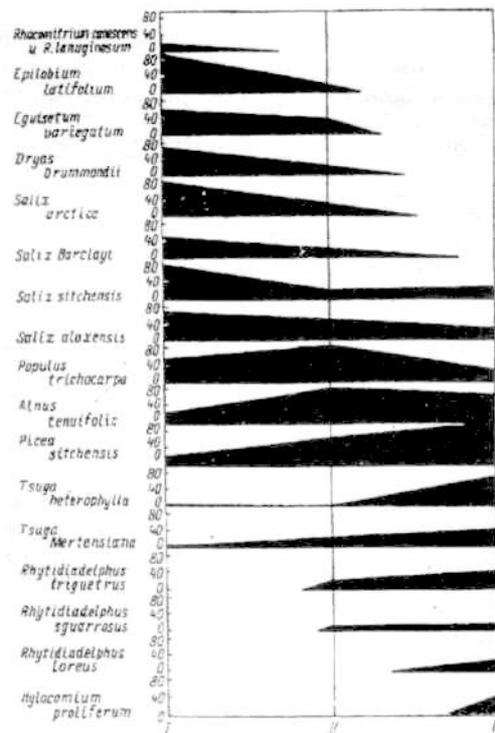


Рис. 7.20. Роль главнейших видов в течение сукцессии при зарастании открытой территории, образующейся на месте отступающего ледника на побережье зал.Ледникового (юго-восточная Аляска) (по: Соорер, 1923; из: Александрова, 1964).

/—пионерная стадия; //—стадия ив и ольхи; ///--• климаксовый лес.
Цифры — процент данного вида от общего числа видов, составляющих фитоценоз.

образоваться сообщества, относящиеся к одному климаксу. Например, луга превратятся в леса, на месте болота образуются также леса и т.д. Концепция климакса включала в себя довольно сложную систему понятий и иллюстрировалась как реальными, так и гипотетическими динамическими рядами. Она подвергалась критике, во многом (но не во всем) обоснованной. Само понятие климакса в более узком объеме, примерно таком, как сформулировано выше, широко используется. Климакс не статичен, поскольку процессы эндогенеза не останавливаются даже при неизменном экотопе, но и экотоп может изменяться. В итоге климакс представляет собой также динамический ряд сообществ.

В качестве примера демутиаций рассмотрим восстановление растительности на залежах. Классическая схема зарастания залежей включает в себя следующие стадии: бурьянистую (с господством сорных и рудеральных трав, обычно крупных стержнекорневых и корнеотпрысковых), корневищную (с преобладанием длиннокорневищных злаков и разнотравья), рыхлокустовую (с обилием рыхлокустовых злаков), плотнокустовую (с господством или с большим участием плотнодерновинных злаков). Такая последовательность в идеальном случае легко объяснима. В захвате свободной территории имеют преимущество виды, продуцирующие большое количество семян, или находящиеся в почвенном банке семян, очень бы-

стро развивающиеся, т.е. виды, характерные для инициальных стадий. Такковы сорные и рудеральные травы, в течение одного сезона осваивающие почву. Но эти виды не создают дернины, препятствующей развитию растений с быстрорастущими корневищами или наземными быстро укореняющимися побегами. Последние, заполняя наземное пространство и верхний почвенный горизонт, перехватывают влагу и затрудняют развитие однолетних стержнекорневых растений. Осваивая и заполняя верхний горизонт почвы и перехватывая влагу, они приводят к изживанию стержнекорневых растений. Возможно, их преимущество в конкуренции с видами-предшественниками состоит в клоновости: каждому их конкуренту противостоит по существу множество особей, физиологически связанных друг с другом. Рыхлокустовые злаки, не имея возможности расширить свою территорию за счет вегетативного размножения, образуют дернину в надземной части и плотную "метелку" корней, в результате чего в большей мере могут использовать почвенные ресурсы в своем фитогенном поле, чем корневищные растения с меньшей плотностью сосущих корней. В этом же плане еще большее преимущество оказывается у плотнодерновинных злаков. Видимо, имеет значение и то обстоятельство, что более плотные дернины представляют механическое препятствие для проникновения в них других растений.

И все же эта схема в природе постоянно нарушается. Главной причиной отклонения от идеальной схемы, видимо, служит характер источника поступления зачатков со стороны, а также особенности (состав и богатство) банка семян в почве залежи. Характер сукцессии связан и с особенностями экотопа. В степях юга Красноярского края выпадает бурьянистая стадия (Ревердатто, Голубинцева, 1930). В ковыльно-типчаковых степях Западной Сибири практически нет рыхлокустовых злаков, поэтому при демуляции растительности на залежи в этих условиях может отсутствовать рыхлокустовая стадия. В таежной зоне (в частности на северо-западе России) на тяжелых подзолистых почвах после кратковременного господства сорняков, а иногда даже в первый год может доминировать рыхлокустовой злак полевица обыкновенная (*Agrostis tenuis*). Плотная почва оказывается неподходящей для корневищных злаков. А. П. Шенников (1964) приводит пример, когда на бедной влажной залежи первой образовала сплошной покров ромашка непахучая (*Matricaria inodora*), а на третий-пятый год сформировался разнотравно-злаковый травостой со значительным участием плотнодерновинного злака — щучки (*Deschampsia cespitosa*), а также рыхлокустовых — овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) и овсяницы красной (*Festuca rubra*). На этом этапе образуется моховой покров (проективное покрытие 20-25%). Здесь на ход сукцессии накладывает отпечаток экотоп.

Последовательность и темпы сукцессии могут быть связаны и с аллелопатическими взаимодействиями. Вполне убедительный пример этого мы находим у Раиса (1978). В зоне прерий на некоторых залежах первая стадия мощных сорняков ускоряется ингибированием их аристидой (*Aristida oliganoha*). Период же господства аристиды растягивается до 9-13 лет благодаря угнетению ею проростков многолетних трав и водорослей. Развитие многолетних мощных трав задерживается и вследствие бедности почвы: аристида производит мало органики, а другой источник ее — водоросли — подавляются аристидой.

Характер сукцессии может быть неодинаков даже в незначительно различающихся по экотопу условиях (табл. 7.5). Наблюдения проводились в течение семи лет сразу же после прекращения культурного использования

Таблица 7.5

Сукцессии растительности на залежи с 1976 по 1982 год
(Березинский заповедник, Белоруссия) (по материалам:
Парфенов, Ким, Рачковский, 1985)

Основные виды	Участки																			
	1				2				3				4							
	Возраст залежи																			
	1	2	3	4	7	1	2	3	4	7	1	3	4	7	1	2	3	4	7	
<i>Chenopodium album</i> (одн.)						2														
<i>Galeopsis ladanum</i> (оАН.)														2						
<i>Juncus bufonius</i> (о^Н.)	3					5														
<i>Stellaria media</i> (одн.)	4					5					4									
<i>Vicia angustifolia</i> (о^Н.)											4	2	3							
<i>V. hirsuta</i> (о^Н.)													2							
<i>Rumex acetosella</i> (К)	5	2	2			5	3	3			3									
<i>Cirsium arvense</i> (К)					2	2	2	3	3	2		3	5	5	3	3	3		3	
<i>Urtica dioica</i> (дк)																2	5	5	5	
<i>Artemisia tatarica</i> (дк)															4	5	5	5		
<i>Agrostis gigantea</i> (ф, К)	2	5	5	2							5	5	2		2					
<i>Achillea millefolium</i> (дк)		4	5	5	5		2	2		2	2	2		5						
<i>Elytrigia repens</i> (дк)	2	3	3	3	5				2	2	5			2	3	5	5	5		
<i>Mentha arvensis</i> (ж, К)	3	2					2				2	2								
<i>Agrostis stolonifera</i> (нА)	4	2				4														
<i>Equisetum arvense</i> (НЖ)	2					2			2	2		2								
<i>Potentilla anserina</i> (нд)	3	4	5	3	3		2	2	2											
<i>Ranunculus repens</i> (нд)	4	4	5	5	3	2	2				5				3					
<i>Stachis palustris</i> (НЖ)	3	2				2														
<i>Veronica chamaedrys</i> (нд)		2	3	3	3					2	2									
<i>Poa pratensis</i> (НЖ)	4	2	2		2	2	3	3	5	2		2	5	3						
<i>Agrostis tenuis</i> (рК.)	5	5	5	5	-	5	5	5	5	-	5	5	5							
<i>Poa palustris</i> (рн)	4		2	3	2	2				2	3		5	5	5			5		
<i>Anthoxanthum</i>		2	2	2	2															
<i>Phleum pratense</i> (ж, К)									2											
<i>Plantago major</i>	2	2				2	2													
<i>Erigeron canadensis</i>		2				2														
<i>Prunella vulgaris</i>		2					2													
<i>Sagina procumbens</i>		2																		
<i>Taraxacum officinale</i>		2	2	2					2				2							
<i>Galium uliginosum</i>						2														
<i>Trifolium repens</i>											3									
<i>Heracleum sosnowskyi</i>															2	3	5	5	5	
Проективное покрытие	80	60	82	73	65	56	66	85	60	85	45	80	70	75	70	85	80	96	88	
Видовая насыщенность	63	66	37	36	30	49	47	31	21	14	39	22	24	23	32	20	17	13	12	
Количество внедрившихся видов		17	5	5	7		9	7	5	5		4	6	12		6	4	5	6	
Количество исчезнувших видов		14	31	32	46		11	25	33	40		21	21	29		18	19	22	26	

Примечание. Цифрами отмечено обилие видов по пятибалльной шкале. Одн.—однолетники, ко — корнеотпрысковые, дк — длиннокорневищные, нд—надземнукореняющиеся, рк — рыхлокустовые. Предшествующая культура на первом и втором участках — картофель, на третьем — рожь, на четвертом—огородные культуры. Увлажнение по шкале Раменского 70, 70, 66, 68 соответственно.

Угодий. Участки различались предшествующей залежи культурой (картофель, рожь, огородные культуры). Между участками различие оценок увлажнения по шкале Л. Г. Раменского невелико — максимальное 5 ступеней, по почвенному богатству — в 1 ступень. Авторы приводят данные

только об основных видах, но и этого достаточно, чтобы оценить различие демутиаций на участках. Первое, что обращает на себя внимание,— резкое (уже на второй год) снижение участия в травостое однолетников, которые подавляются мощным травостоем многолетников. На участке 1 одновременно появляются в значительном обилии вегетативно-подвижные виды и рыхлокустовые злаки. По существу, четко выраженной стадии корневищных растений не наблюдается. Бодяк (*Cirsium arvense*) появляется в заметном количестве на 7-й год, но это отнюдь не свидетельствует о возвратном развитии. Бодяк полевой, хотя и является злостным сорняком, обычен в небольшом обилии и на развитых лугах. На участке 2 оказались малопредставленными длиннокорневищные виды, а наземно-оскоряющиеся в небольшом обилии встречаются на ранних и на поздних стадиях демутиаций. На участке 3 (из-под ржи) обилие горошка узколистного (*Vicia angustifolia*) в первый год, видимо, объясняется засоренностью им посевов ржи и сохранением его семян в почве. И наоборот, пырей (*Elytrigia repens*) отсутствовал на участке, поэтому его нет среди длиннокорневищных растений и на залежи. Иначе идет восстановление растительности после огородных культур. На участке 4 прочные позиции занял борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*), чуждый для естественной флоры вид, но довольно широко используемый как кормовое растение, дающее большую фитомассу. Вместе с *Cirsium arvense* он образует основную травостой, и эта стадия может быть отнесена к бурьянистой. Рыхлокустовые злаки и здесь с самого начала принимают значительное участие. Почвы участка 5 несомненно содержат большое количество органического вещества, поэтому на нем буйно разрослись крапива (*Urtica dioica*) и полынь (*Artemisia vulgans*). В течение всех семи лет наблюдения сохраняется бурьянистая стадия. Сомкнутый надземный покров, насыщенность почвы корнями, возможно, и выделение ингибиторов не дают внедряться видам последующих стадий демутиаций. Общая для всех участков закономерность — уменьшение видовой насыщенности (в течение семи лет в два-три раза), увеличение числа исчезнувших видов в результате взаимодействия видов. Сопоставление растительности на старых залежах в экотопах, аналогичных тем, где проводились наблюдения первых стадий сукцессии, приводят к выводу, что при регулярном сенокосении и временном выпасе на 34-й год формируются сообщества: 1) после посадки картофеля—рыхлокустовые, с участием плотнокустовой щучки (*Deschampsia cespitosa*) 2) после посева ржи — плотнокустовые с белоусом (*Nardus stricta*), разумеется с участием других злаков и разнотравья; 3) на бывшем огороде — плотнокустовые (*Deschampsia cespitosa*) с участием полевицы тонкой (*Agrostis tenuis*), ситника нитевидного (*Juncus filiformis*).

В этой же зоне, где климаксовыми сообществами являются лесные, на любой стадии залежи могут поселиться деревья и кустарники: ива, серая ольха, осина, вообще лиственные породы; очень редко сосна (такие случаи мы наблюдали на песчаных почвах). Ель без подготовки среды другими породами на первом этапе в сукцессиях не участвует. Обычно травянистые сообщества могут сохраняться как луговые (состоящие из многолетних травянистых мезофитов) только при регулярном сенокосении и выпасе скота, когда постоянно уничтожается возобновление кустарников и деревьев. Без этого внешнего фактора автогенная сукцессия протекает с участием кустарников и деревьев, они определяют благодаря мощной трансформации среды последовательность изменения растительного покрова в целом. После прекращения сенокосения и выпаса агрессия кустарников и деревьев на луга проявляется в разных формах. За счет

семенного размножения поросль кустарниковых и древесных пород появляется на всей территории луга, но обычно в наиболее благоприятных для прорастания семян местах. По мере роста и смыкания кустарников и деревьев биотоп меняется на лесной, что приводит к почти полной смене и травяного покрова под деревьями. Лес может "наплывать" на луг своей опушкой. Некоторые древесные породы способны образовывать обильную корневую поросль, например осина и ольха серая, осваивая территорию за пределами проекции своих крон. На северо-западе России, по нашим наблюдениям, скорость наступления опушки сероольшаника на суходольных и пойменных лугах достигает 1-1,5 м в год. В среднем скорость экспансии колеблется от 0,2 до 0,4 м в год и зависит от условий местопрорастания и погодных условий. *Alnus incana*—сильный эдификатор. Уже в молодых древостоях по мере смыкания крон существенно изменяются условия прорастания под пологом ольхи по сравнению с лугом. Сюда проникает все меньше света, меняется температурный режим. Быстрое разложение богатого азотом и кальцием опада не только способствует обогащению почвы, но и улучшает ее структуру, аэрацию. Изменение экологических условий приводит к изменению травостоя. Светлюбивые луговые виды быстро выпадают, уступая место сначала опушечно-полянному, а затем лесным видам. Среди последних, как правило, наибольшую роль играют виды, требовательные к богатству и влажности почвы, появляются виды-нитрофилы. Изменяется и число видов. В молодых густых сероольшаниках их вдвое меньше, чем на исходном лугу, что связано с недостатком света. В старых сероольшаниках, как правило, с большей сквозистостью крон, а часто и с большим количеством гумуса в почве, число видов превышает их количество на лугах. Видовая насыщенность варьирует в связи с плотностью древостоя. При значительной примеси в древостое черемухи число видов в напочвенном покрове очень невелико, всего пять-семь (здесь, возможно, имеет место аллелопатия). Меняется и соотношение жизненных форм. На лугах обычны рыхлокустовые и дерновинные злаки, а из разнотравья — стержне- и кистекорневые растения. В ольшаниках преобладают широколиственные корневищные, реже кистекорневые виды. Для примера рассмотрим сукцессионный ряд, приводящий к образованию сероольшаника с травяным покровом, в котором господствует сныть (*Aegopodium podagraria*). Все стадии его можно одновременно увидеть по профилю от луга через опушку сероольшаника к его старому ядру. В таком пространственном профиле сообщества последовательно сменяют друг друга во времени. Наиболее типична агрессия *Alnus incana* на колосково-разнотравные луга. Помимо *Anthoxanthum odoratum* для этих сообществ характерны *Agrostis tenuis*, виды рода *Alchemilla*, *Centaurea phrygia*, *Deschampsia cespitosa*, *Leontodon hispidus*, *Leucanthemum vulgare*, *Poa pratensis*, *Trifolium repens*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*, *Knautia arvensis*, *Dactylis glomerata*. Влияние ольхи проявляется при приближении к ее опушке. В приопушечной зоне возрастает обилие *Melampyrum nemorosum*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, *Stellaria graminea*, *Dactylis glomerata*, *Cirsium heterophyllum*. Появляются опушечно-полянны виды — *Angelica sylvestris*, *Trollius europaeus*, *Anthriscus sylvestris*, правда в незначительном обилии. Здесь же начинают встречаться первые надземные побеги серой ольхи. При развитии ольхи и образовании ее полога, в случае разреженного древостоя, в травяном покрове преобладают *Chamerion angustifolium*, *Filipendula ulmaria* (причины преобладания того или иного вида нами не установлены, возможно играет роль поступление зачатков). При сомкнутом древостое типична группа коллективных доминантов: лесного —

Aegopodium podagraria и опушечно-полянных — *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Filipendula ulmana*, *Trollius europaeus*. В молодом сформированном ольшанике *Aegopodium podagraria* становится наиболее обильным видом, встречаются также виды-наполнители: *Equisetum sylvaticum*, *Stellarta nemorum*, *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*. В старом ольшанике покров остается снытевым, однако роль опушечно-полянных видов существенно уменьшается, часто встречаются виды свиты ели — *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*. На этом, естественно, автогенная сукцессия не заканчивается. Если не происходит внедрения под полог ольхи иных древесных пород, то старый сероольховый древостой разрушается, но это разрушение неравномерно по площади. При осветлении увеличивается участие светолюбивых видов. Как правило, имеется большое количество подроста ольхи (за счет корневых отпрысков и семенного происхождения), чем обеспечивается пополнение древостоя. Некоторые типы сероольшаников весьма устойчивы, в том числе сероольшаники с господством сныти, и если не происходит серьезных деструкции, они сохраняются долго. При внедрении иных пород (в частности березы и осины) серая ольха со временем переходит во второй ярус и деградирует. Меняется и напочвенный покров. Например, при смене серой ольхи березой в сероольшанике с господством в травостое *Urtica dioica* крапива исчезает и появляются *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pans quadrifolia*, *Convallana majalis*, *Athyrium filix-femina*, большого обилия может достигать *Aegopodium podagraria*.

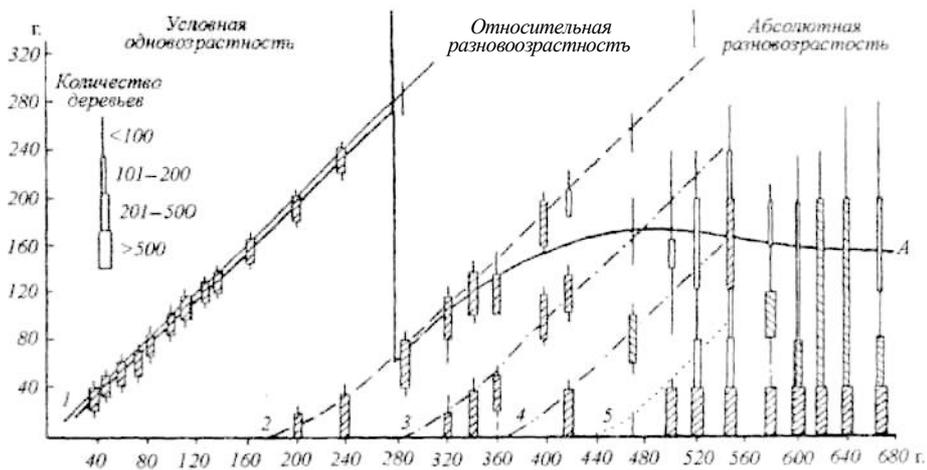


Рис. 7.21. Возрастная структура насаждений ельника черничного в динамике (по: Казимиров, 1971).

1-5 — поколения, A — средний возраст насаждений. По оси ординат — ■ возраст деревьев, по оси абсцисс — календарное время развития ельника.

Накоплен обширный материал об автогенных сукцессиях в лесах. Это вызвано важной ролью лесов в жизни человека. Н. И. Казимиров (1971) реконструировал автогенную сукцессию еловых древостоев в течение 680 лет для случая, когда развитие леса происходит без смены пород и начинается с облесения вырубке елью. Он подобрал в ельниках Карелии серию из 27 пробных площадей с еловым древостоем (участие иных пород не превышает 10%) разного возраста и разным числом поколений ели и выстроил их в единый гипотетический временной ряд (рис.7.21), при

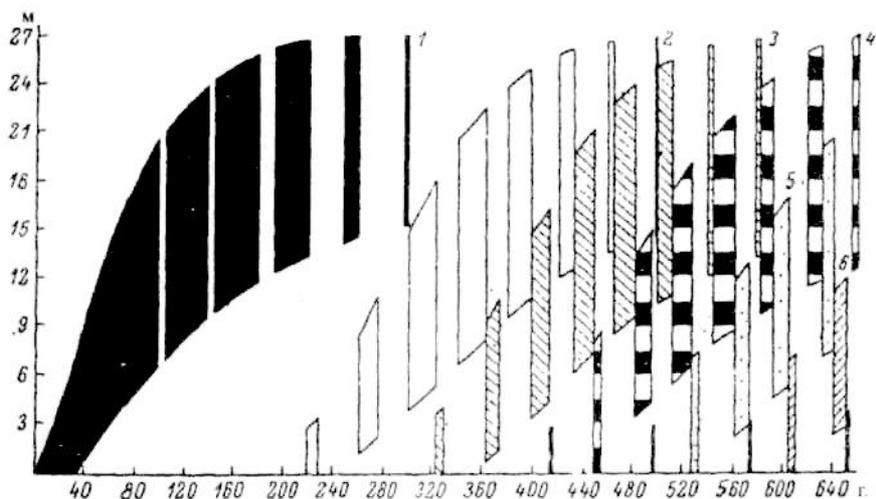


Рис. 7.22. Высота, глубина и сомкнутость полога леса в процессе развития ельника черничного (по: Казимиров, 1971).

1-6—поколения. Расстояние между диаграммами соответствует относительной величине просветов в пологе отдельных поколений. По оси абсцисс — календарное время развития ельника.

этом принимались во внимание: возраст предыдущего поколения, в котором начинается его распад; продолжительность жизни одного поколения; возраст наиболее старого дерева последующих поколений и ряд других лесоводственно-таксационных признаков. Все ельники относятся к одному типу — ельнику-черничнику, и все они имеют сходные почвы. Максимальное число поколений, одновременно находящихся в древостое, достигало шести, включая подрост на последней стадии зафиксированного развития (для включения в одно поколение условно допускались колебания возраста в пределах до 30-40 лет). Был обнаружен ряд интересных закономерностей в процессе сукцессии. Основные таксационные показатели изменяются волнообразно. Средний возраст в связи с распадом первого поколения резко снижается, затем по мере появления новых поколений возрастает и вновь снижается с разрушением второго поколения. Можно ожидать, что эта волнообразность будет продолжаться и в дальнейшем. Подобным образом изменяются средняя высота (она не достигает значений первого поколения, так как включает в себя и новые поколения), запас древесины, а также текущий прирост запаса. У прироста запаса после 520 лет начинается новый подъем, т. е. следующая волна. Происходит перестройка и полога леса (рис.7.22). В первой фазе развития — в одновозрастных древостоях — наблюдается наибольшая (почти полная) сомкнутость древостоя, а в сформированных разновозрастных древостоях отмечена минимальная сомкнутость, здесь она составляет 0,5-0,6. Но и этот процесс идет неравномерно. При разрушении древостоя первого поколения (в возрасте 180-230 лет) сомкнутость уменьшается. Например, на участках древостоя в возрасте до 130 лет сомкнутость составила 0,94, а освещенность у поверхности почвы—1,3% от освещенности открытого места, в возрасте 230 лет — 0,56 и 28,3% соответственно. Именно в этот период появляется и развивается подрост, способный образовывать второе поколение. Подрост следующих поколений появляется также при разреживании верхних ярусов, но в основном в местах вывала деревьев, по-

сколькo разрушение древостоя происходит неравномерно по территории. В окнах может образовываться одновозрастный древостой. При формировании девственного ельника древостой окон разных сроков формирования в совокупности представляет собой пеструю смесь по возрасту, в результате на более или менее большой территории возникают абсолютно разновозрастные древостой. При деструкции древостоя на большой территории, например в результате урагана, образование разновозрастного ельника может прерваться и автогенная сукцессия начнется заново. К сожалению, Н. И. Казимиров не приводит сведений об изменении травяно-кустарничкового яруса. Но вполне определенно можно утверждать, что в первой фазе, когда древостой очень густой, напочвенный покров практически отсутствует. Это так называемые ельники мертвопокровные. Крайне низкая освещенность, обилие опада, сухость почвы (вследствие перехвата осадков кронами ели) приводят к гибели практически всех растений, здесь представлены лишь единичные экземпляры теневыносливых видов. При разреживании расселяется и развивается в обилии *Vaccinium myrtillus*, лесные зеленые мхи. Присутствуют *Vaccinium vitis-idaea*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Maianthemum bifolium*, *Tnentalis europaea* и другие виды. В связи с колебаниями сомкнутости меняется и обилие видов напочвенного покрова.

Сукцессионный ряд, описанный Н. И. Казимировым, начинается с елового древостоя. Но обычно в ходе сукцессии состав древостоя меняется. Если до разрушения первого поколения древостой образован одной елью, то при его разрежении, особенно при появлении окон, в лес проникают и иные древесные породы. В рассмотренной сукцессии после гибели первого поколения в древостое присутствуют сосна и береза (до одной десятой по составу). После неоднократного стихийного разрежения сосна, береза и осина составляют две десятых от общего числа деревьев. По-видимому, почти любой девственный древостой неизбежно содержит те породы, для которых экотоп достаточно благоприятен. Конечно, в жестких условиях экотопа, когда он отбирает только одну породу, на всех этапах может быть представлена только она одна. Так это происходит при сукцессии в сосняках на бедных сухих песках. Абсолютно-разновозрастные ельники с участием других пород и, очевидно, с неоднородным размещением пород по территории можно признать климаксовыми. Очевидно и другое — сукцессия не завершается климаксовым состоянием. Старые поколения отмирают, новые появляются. Соотношение пород тоже не стабильно. Климакс также представляет собой автогенную сукцессию, но в таком ее проявлении, когда реализуются все возможности флоры.

Восстановление исходных древостоев с самого начала демутации является скорее исключением, чем правилом, и происходит в тех случаях, когда при деструкции леса остается жизнеспособный подрост деревьев (лесоводы называют его подростом предварительного возобновления). По данным Н. И. Казимирова, в Карелии при выборочных рубках, когда вырубались только здоровые, высококачественные деревья (такие рубки прекратились к 1928 г.) возобновление шло успешно елью и, конечно, с участием лиственных пород. При сплошных узколесосечных рубках (ширина лесосеки 80-100 м), которые прекратились в промышленных масштабах к 1938 г., в значительном количестве сохранялся подрост, поскольку вывозка древесины проводилась гужевым транспортом. В этих условиях 70% вырубков возобновлялись елью с участием березы и осины, а остальные — лиственными породами (видимо, не было предварительного возобновления). При современных сплошных концентрированных рубках

с применением тяжелой техники предварительное возобновление ели уничтожается. Преимущество в заселении вырубок получают береза, осина, ольха. Семенная продуктивность этих пород во много раз больше, чем ели. Даже на концентрированных лесосеках остаются отдельные экземпляры березы, а одно дерево березы производит ежегодно 700-900 тысяч семян высокой всхожести. Осина после рубки дает обильную корневую поросль. Лиственные породы имеют большую скорость роста. Если на лесосеке и оставляют отдельные семенники ели, то в результате пожаров многие из них погибают. Ель не только производит меньше семян, но и плодоносит не чаще одного раза в пять-семь лет. После рубки через один-два года в обилии появляются злаки (например, вейник тростниковидный— *Calamagrostis arundinacea*, лерхенфельдия—*Lerchenfeldia flexuosa* и др.), образующие сомкнутый надземный покров и дернину, затрудняющую развитие всходов ели. В сырых экотопах препятствует возобновлению ели ковер мхов — кукушкина льна (*Polytrichum commune*) и сфагнов (*Sphagnum*). Немногочисленные всходы ели, не прикрытые другими растениями, побиваются заморозками, страдают от солнечных ожогов и от низкой влажности воздуха. Осина и береза устойчивы к таким воздействиям, поэтому восстановление леса на первом этапе идет в основном за счет лиственных пород. Их в молодняках насчитывается до 30-40 тыс. особей на 1 га, тогда как ели не более 2-3 тыс. Однако и этого количества ели (пополняемого под пологом лиственных пород) оказывается достаточным для последующего вытеснения лиственных елью. Под пологом лиственных пород через три-семь лет восстанавливается лесная среда и возникают вполне благоприятные условия для возобновления ели. Опад березы и особенно осины быстро разлагается, кислотность почвы снижается по сравнению с кислотностью почв ельников, активизируются микробиологические процессы в корнеобитаемом слое, увеличивается содержание доступных для питания элементов. Даже в том случае, когда ель не появляется одновременно с лиственными породами, она практически всегда вселяется под полог лиственных. Дальнейшая автогенная сукцессия древостоя выражается в постепенном снижении доли лиственных пород. Ель в 2-2,5 раза долговечнее, и хотя она растет медленнее, но постелено внедряется в полог лиственных пород, а в ряде экотопов в конечном счете имеет большую высоту. При смыкании крон ели создается неблагоприятная обстановка для относительно светолюбивых березы и осины (ольха вообще оказывается под пологом ели). Ель более сильный конкурент за почвенные ресурсы. Все это приводит к снижению доли лиственных пород в древостое до минимума. Процесс относительной стабилизации состава древостоя, по-видимому, занимает время, соответствующее суммарному возрасту одного-двух поколений березы и осины—120—150 лет, при условии, что ель и лиственные появляются одновременно, иначе этот срок может быть много большим.

В приведенном выше примере автогенной сукцессии в ельниках Карелии основное внимание было уделено демуляции леса после его полного уничтожения до достижения им девственного состояния. Автогенная сукцессия на этом не кончается, приобретая несколько иной характер. По достижении деревьями возраста, близкого к предельному, многие из них оказываются больными, ослабленными и, естественно, под влиянием ветра падают на землю. Несмотря на то, что вывалы происходят под воздействием внешнего фактора — ветра, предопределены они состоянием деревьев, поэтому такая деструкция древостоя может быть отнесена к эндогенной.

В лесу образуются окна, прогалины разных размеров. Их доля от общей площади леса может быть значительной. Так, в широколиственных лесах США до 12% площади занимают незаросшие окна (Logimer, 1989). В коренных ельниках Центрального лесного заповедника (Тверская область) на исследованных А. Б. Георгиевским (1992) площадях окна составили до 15% территории. В окнах резко меняется экологическая обстановка: освещение, гидротермический режим, могут происходить изменения в почве. Степень изменения зависит от размеров вывалов: чем они больше, тем сильнее меняется биотоп. Заполнение окон зависит от того, подрост каких пород находится в окне и какие породы его окружают. В ельниках Центрального лесного заповедника А. Б. Георгиевский наблюдал два пути восстановления древостоя в окнах. Если подрост гибнет или отсутствует в момент образования окна, то его заполняют быстро растущие рябина, береза, осина, а в ельниках неморальных на богатых почвах, кроме того, клен и липа. Еловый подрост появляется позже на вывалах корневых систем и на гниющем валежнике. Ель вытесняет лиственные породы в верхнем ярусе примерно к 80 годам, а возможно, и позже, в зависимости от сроков подселения ели в окно. В тех окнах, где имеется жизнеспособный подрост ели, она может доминировать уже в 40 лет.

В пределах значительной территории любого девственного леса имеются участки (окна и бывшие окна), находящиеся в разной стадии регенерации. Например, Лоример (Logimer, 1977) для буково-еловых лесов (штат Мэн, США) приводит следующие соотношения площадей: свежие ветровалы— 20%, молодняки— 14%, молодой лес— 25%, зрелый лес — 32%, разновозрастный лес в климаксовом состоянии (более 300 лет) — 7%.

В описанных автогенных сукцессиях древесный ярус в окнах полностью разрушается. Очевидно, так может происходить, когда древостой образован одной или небольшим числом пород. В лесах с большим числом древесных пород, плотно заполняющих пространство по вертикали, выпадение перестойных деревьев хотя и приводит к локальному нарушению древостоя, но не вызывает его разрушения как элемента сообщества. Рассмотрим изменение древостоя в грабовом кедровнике с елью (Уссурийский заповедник) за 60 лет (табл.7.6). На пробной площади насчитывается 20 видов древесных пород. В первый год учета главной лесообразующей породой был кедр корейский (*Pinus koraiensis*), вступивший в перестойный период (220-240 лет), несколько меньшее участие принимали пихта белокорая (*Abies nephrolepis*) и ель аянская (*Picea jezoensis*). К 1989 г. из древостоя выпало более половины деревьев кедра и три четверти пихты белокорой, при этом не осталось резерва пополнения кедра в первый ярус из второго, а пихты — из третьего яруса во второй (в первый ярус пихта здесь не выходит). Надо полагать, что в ближайшем будущем кедр и пихта в основном древостое будут представлены в лучшем случае единичными экземплярами. Место выбывающих кедра и пихты быстро занимают лиственные породы. По-видимому, кедровник переходит в фазу с господством лиственных пород—березы желтой (*Betula lutea*), липы амурской (*Tilia amurensis*), граба сердцелистного (*Carpinus cordata*) и кленов. Дальнейший ход сукцессии будет определяться возможностями возобновления и успешного развития кедра корейского и других хвойных пород.

Под плотным пологом лиственных пород с господством материнской породы — кедра, его подрост развивается неудовлетворительно, тогда как на участках даже с высокой полнотой древостоя, но только лишь из лиственных пород препятствий для заселения кедра не возникает. В зонах разрежения древостоя, и особенно в окнах, образующихся при ве-

Таблица 7.6

Изменение числа стволов и состава по ярусам в древостое грабового кедровника с елью за 60 лет (по: Кудинов, 1989)

Порода	Число стволов		Состав по ярусам, %					
	1926 г.	1986 г.	1926 г.			1986 г.		
			I 22-28 м	II 16-22 м	III 6-16 м	I 22-28 м	II 16-22 м	III 6-16 м
Кедр корейский	58	8	84	49	-	51	-	-
Ель алнская	29	24	4	13	8	3	21	4
Пихта белокорая	46	9	-	8	20	-	10	1
Тисе остроконечный	1	3	-	-	3	-	-	4
Всего хвойных	134	44	-	-	-	-	-	-
Береза желтая	8	6	12	6	-	23	-	+
Липа амурская	22	32	-	17	13	-	48	7
Ясень маньчжурский	3	-	-	-	7	-	23	-
Ясень носолистный	-	7	-	-	-	-	1	2
Ильм долинный	-	2	-	-	-	-	-	1
Ильм лопастной	4	2	-	-	3	-	15	-
Дуб монгольский	1	1	-	-	1	-	5	2
Мелкоплодник ольхолистный	1	2	-	-	-	-	-	+
Граб сердцелистный	79	123	-	-	24	-	-	44
Клен желтый, К.зеленкорый, К.ложнозибольдов, К.мелколистный	29	151	-	-	28	-	-	26
Сирень амурская	1	12	-	-	1	-	-	2
Вишня Максимовича	-	33	-	-	-	-	-	7
Аралия маньчжурская	-	2	-	-	-	-	-	1
Лимовфант семилопастной	-	3	-	-	-	-	-	-
Всего лиственных	148	375						
Всех пород	282	419						

тровалах, жизненное состояние кедровника оказывается хорошим, его годичный прирост в высоту достигает 15-22 см. В дальнейшем неизбежно вновь формирование верхнего яруса с господством кедра. Автогенная сукцессия в кедровниках может происходить сходно с таковыми в ельниках, где одновременно существуют разные поколения. Б.А.Ивашкевич (1933) и Б. П. Колесников (1956) реконструируют сукцессии в кедровом насаждении следующим образом: 1-40 лет — новое поколение кедра корейского под материнским пологом; 40-80 лет — молодой кедр в составе подчиненного яруса; 80-120 лет — наибольший прирост кедра в высоту, выход его в верхний ярус; 120-160 лет — быстрый прирост по диаметру, преобладание кедра в верхнем ярусе; 160-200 лет — спелость, замедление прироста, высокая полнота древостоя, возобновление под материнским ярусом отмирает; 200-240 лет — отмирание кедра прежних поколений, увеличение лиственных пород, появление нового поколения кедра; 240-280 лет — перестройный древостой, массовое разрушение; более 280 лет — третья стадия молодого поколения (80-120 лет) и т.д.

Обычно при анализе автогенных сукцессии в лесах основное внимание уделяется изменениям древостоя. Это легко объяснимо и оправдано. Основную фитомассу в лесу образуют деревья, характер фитоценозы определяется прежде всего древостоем, и изменение биотопа зависит главным образом от изменений древостоя. Разрежение любого древостоя

сопровождается увеличением светового потока и осадков под его пологом. При смене ели на мелколиственные породы также увеличиваются освещенность и количество проникающей влаги. Меняются почвенные условия — почва становится богаче питательными веществами. Например, под березой формируются дерново-подзолистые почвы, а под елью, сменяющей ее, подзолистые. При смене сосны березой снижается кислотность почвы, особенно сильно гидролитическая, увеличивается содержание обменных оснований, активнее идут микробиологические процессы, усиливается дерновый процесс (Смирнова и др., 1958; Фирсова и др., 1967). Естественно, при сукцессии изменяется и состав, и строение напочвенного покрова. Например, в свежих и зарастающих окнах ельников обильно развиваются травы и кустарники, прежде всего крупнотравье: *Solidago virgaurea*, *Impatiens noli-tangere*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis arundinacea*, а также *Rubus idaeus*— виды, не свойственные сомкнутому древостоям еловых лесов. В грабовом кедровнике в зоне разрежения древостоя господствующие ранее папоротники уступают место осокам.

Очень четко прослеживается зависимость изменения напочвенного покрова от древесного яруса в демулационной сукцессии соснового леса без смены пород на сухих бедных почвах. Исследование такой сукцессии проведено нами в дюнном ландшафте на северо-восточном побережье Ладожского озера. Почвы здесь песчаные поверхностно-подзолистые, крайне бедные (в частности, содержание азота в корнеобитаемом минеральном горизонте составляет всего — 0,02-0,05%). После вырубki древостоя сплошной моховой покров из *Phurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylacomium splendens* деградирует, разрушается: зеленые мхи не выдерживают перегрева и периодического пересыхания на открытом месте и отмирают. Этому способствуют и механические разрушения мохового ковра при вывозе древесины. На вырубке поселяются пионеры сукцессии— *Chamerion angustifolium*, *Festuca ovina*, *Rumex acetosella*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Antennaria dioica*. Часть этих видов существовала и под пологом сосны, но в новых условиях их обилие возрастает. Формируется покров, образованный сначала *Ceratodon purpureum*, *Polytrichum piliferum*, бокальчатými кладониями, затем они сменяются кустистыми лишайниками. В благоприятных погодных условиях при наличии полноценных семян наблюдается активное возобновление сосны. В местах с плотным возобновлением сосны начинают формироваться сообщества, представляющие начальную стадию нормального демулационного ряда. К 20-40 годам древостой сосны достигает наибольшей сомкнутости полога (сквозистость 30%). За этот срок происходит полная перестройка напочвенного покрова: покров из кустистых лишайников сменяется плотным ковром из зеленых мхов. Причиной этой смены является притенение напочвенного покрова пологом сосны. На участках с неоднородной сомкнутостью древостоя в более освещенных местах смена лишайников мхами затягивается на больший срок и в напочвенном покрове чередуются крупные зеленомошные и лишайниковые пятна до тех пор, пока последние полностью не заменятся зелеными мхами. На этой стадии из травяно-кустарничкового покрова исчезает ряд видов: *Rumex acetosella*, *Antennaria dioica*, *Chamerion angustifolium* и др., резко снижается обилие *Lerchenfeldia flexuosa*, видимо, потому что их почки возобновления оказываются погребенными под моховым ковром. Поселяются и доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и местами *Empetrum nigrum*, сохраняет свои позиции *Calluna vulgaris*. Позже в результате конкуренции в древостое и элими-

нации большей части деревьев сквозистость полога повышается, достигая к 100-120 годам 50% (если раньше не появится новое поколение сосны). Уже при сквозистости 40% (возраст сосны около 60 лет) в результате осветления появляются мелкие латки из лишайников *Cladina arbuscula*, *C.rangiferma*, *C.stellaris*, но они занимают очень небольшую площадь, проективное покрытие до 5%; "давление" зеленых мхов на лишайники ослабевает. Такое состояние напочвенного покрова сохраняется примерно в течение 60 лет (до 120-летнего возраста сосны), далее количество лишайников возрастает, увеличиваются размеры их латок, покрытие достигает 10-15%. Здесь и особенно в окнах на местах вывалов деревьев создаются благоприятные условия для возобновления сосны. С появлением и смыканием подроста следующего поколения сквозистость вновь снижается до минимума (27-30%). Лишайники снова почти полностью исчезают, в моховом ковре в большом количестве развивается *Hylocomium splendens*. Появившаяся ранее *Vaccinium myrtillus* увеличивает свое обилие (проективное покрытие до 70%). На этой стадии внедряются, имея невысокую встречаемость, *Linnaea borealis*, *Tnenialis europaea*, *Maianthemurn bifolium*, *Ptendium aquilinum*. Появление этих видов, а также *Empetrum nigrum*, отчасти и *Vaccinium vitis-idaea* обеспечивается образованием мощной (до 10 см) подстилки в основном из оторфованной органики, которую образуют опад сосны и отмирающие нижние части мхов. Корни этих растений расположены в основном (у некоторых исключительно) в подстилке. Видимо, если не произойдет разрушения древостоя внешними силами, сукцессия в дальнейшем будет иметь ритмический характер: при разрежении древостоя на моховом ковре вновь появятся лишайники, снизится обилие черники, затем подрастет следующее поколение сосны, благодаря чему полностью восстановится моховой ковер и т.д. Таким образом, основной движущей силой в этой автогенной сукцессии выступает древостой, его изменения влекут за собой перестройку напочвенного покрова.

Нетрудно заметить, что автогенная сукцессия в лесах непрерывна и имеет циклический характер, поэтому в ней нет заключительной фазы. Вместе с тем в автогенетическом цикле есть узловая фаза (ее можно назвать апогеем сукцессии) или состояние сообщества, когда в нем достигается полного развития наиболее конкурентоспособный, самый мощный вид-эдификатор (или группа сходных по влиянию на среду видов). Продолжительность сукцессионного цикла связана с продолжительностью жизни одного поколения основного эдификатора. Если следующее поколение появляется после разрушения предыдущего, то длительность цикла совпадает с ней. При наличии последующего поколения, представители которого способны заменить выбывающих из древостоя предшественников, время оборота сокращается. Когда задерживается поступление зачатков и возобновление коренной породы идет с запозданием (например, при захвате территории теневыносливыми породами и последующим появлением светлюбивого подростка коренной породы), длительность цикла может значительно превышать время жизни коренной породы. Для ельников продолжительность цикла оборота лесного полога оценивается в 200-400 лет (Дырников, Чертов, 1970; Spies, Francein, 1989); для широколиственных лесов США — от 50 до 200 лет, но она может быть и много большей.

Характер восстановительных сукцессии в лесах во многом зависит от экотопа. В бедных местообитаниях они просты, в богатых — поливариантны. В сухих местообитаниях (в сухих сосновых борах), выходящих за пределы экологических амплитуд иных, кроме сосны, древесных пород, демутиация начинается с сосны, автогенная сукцессия приводит так-

же к образованию разновозрастных чисто сосновых древостоев. На более богатых и достаточно влажных почвах, соответствующих экологическим амплитудам сосны, березы, и осины, восстановление леса начинается с любой из этих пород или всеми одновременно. Преимущество имеют в силу их большей продуктивности береза и осина, поэтому на вырубке при одновременном поселении сосны и лиственных пород численно преобладают последние. Даже если при восстановлении ельника заселение вырубки идет одновременно с мелколиственными породами и елью, на первых этапах сукцессии образуется два яруса вследствие разной скорости роста этих древесных пород: в 40-50 лет береза и осина могут достигать 20-25 м в высоту, а у ели лишь в этом возрасте начинается интенсивный рост. Береза, осина и сосна обычно образуют один ярус, поскольку имеют сходную скорость роста. Если сосна запаздывает с поселением, она довольно быстро достигает полога лиственных пород и внедряется в него. В ходе дальнейшего развития соотношение пород изменяется в пользу сосны, поскольку она долговечнее: береза и осина начинают выпадать из древостоя (по старости и вследствие болезней) раньше сосны. В пределах ареала ели эти условия благоприятны и для нее, поэтому раньше или позже под смешанным пологом или под пологом сосны появляется возобновление ели. Дальнейшее ее развитие как более теневыносливой породы и сильного конкурента за почвенные ресурсы приводит к смене пород — преобладанию ели в древостое. Автогенные сукцессии со сменой разных пород и с участием в них сосны обычны. Об этом, в частности, свидетельствует тот факт, что в старых ельниках в типично еловых местообитаниях очень часто в древостое присутствуют крупные сосны, способные конкурировать с елью.

Восстановление позиций коренной породы, преобладающей в климаксовом сообществе, при смене пород может проходить трудно и долго. Примером тому служат демутационные процессы после вырубания лубовых древостоев или вообще широколиственного леса в экотопах, благоприятных для произрастания дуба (Погребняк, 1963). Первыми поселенцами могут оказаться береза, осина, обычные спутники дуба — ясень (*Fraxinus excelsior*), явор (*Acer pseudoplatanus*), клен остролистный (*Acer platanoides*), ильм (*Ulmus scabra*), липа (*Tilia cordata*), граб обыкновенный (*Carpinus betulus*). Все они обладают большой семенной продуктивностью, их семена легче перемещаются, некоторые породы образуют вегетативную поросль. Всходы дуба и молодой подрост не выдерживают сильного затенения. Под пологом древостоя подрост дуба, у которого постоянно отмирают верхушки, существует в виде торчков и долго не живет. Среди первой генерации деревьев он может оказаться только в том случае, если рубка совпадает с годом обильного плодоношения дуба, и на вырубке окажется обильный самосев дуба, часть из которого войдет впоследствии в основной древесный полог. В противном случае внедрение дуба происходит при разрушении древостоя пионерных пород и на месте вывала деревьев в окнах. Способствуют возобновлению дуба на прогалинах и порой кабанов, разрыхляющих почву. В экотопах, благоприятных и для дуба, и для ели, наблюдается смена сравнительно светолюбивого дуба елью. Впрочем, такое происходит в основном на оподзоленных почвах. На деградированных черноземах и темно-серых суглинистых преимущество оказывается у дуба.

Иногда трудно однозначно квалифицировать сукцессию как автогенную, поскольку причиной ее является экотоп, но во многом измененный растительным покровом. К ним можно отнести динамику растительно-

сти, вызванную накоплением аллювия в пойме, когда переносимые твердые частицы задерживаются растениями и оседают под ними, а также зарастание озер при повышении дна в результате отложения органики. Рассмотрим два примера таких сукцессии.

Автогенную сукцессию чозениевого леса на юге Магаданской области описывает Т.А.Москалюк (1990). Чозениевые леса (*Chosenia arbutifolia*) произрастают в поймах рек. Основная причина сукцессии заключается в преобразовании среды чозенией, начиная с момента ее поселения по низким пойменным уровням. До четырех-пяти лет чозения имеет форму куста (высотой до 3м) и размещена группами. В формирующемся под пологом чозении крайне разреженном травяном покрове (проективное покрытие до 3%) преобладают выдерживающие затенение астрагалы альпийский и Шелихова (*Astragalus alpinus*, *A.schelichowii*), прострел даурский (*Pulsatilla daurica*), сурепка прямая (*Barbarea stricta*), мелколепестник острый (*Erigeron acris*), полынь Тилезиуса (*Artemisia tilesii*), верблюдка сибирская (*Corispermum sibincum*) и др. Разрастающиеся кусты задерживают песчано-илистые наносы, и уровень поверхности почвы в 8-10-летних рощицах чозении повышается на 20-30 см, они реже затапливаются. Чозения приобретает форму дерева, сомкнутость крон достигает 0,8-0,9; в травяном покрове (проективное покрытие до 20%) появляются виды, играющие заметную роль и на более поздних стадиях: какалия копьевидная (*Cacalia hastata*), лабазник дланевидный (*Filipendula palmata*), крапива узколистная (*Urtica angustifolia*). В 10-20-летнем возрасте продолжается накопление наносов, но крупный плавник обычно задерживается на опушке. Это приводит к уменьшению скорости движения паводковых вод, в результате оседают все более тонкие фракции ила. Поверхность почвы выравнивается. Изменение условий питания растений травяного покрова приводит к появлению и пышному развитию (проективное покрытие около 70%) более требовательных к почвенному питанию видов. В напочвенном покрове доминирует вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), обычны лабазник дланевидный, какалия копьевидная, адокса мускусная (*Adoxa moschatellina*), мерингия бокоцветная (*Moehningia lateriflora*), звездчатка реснитчатая (*Stellaria ciliatosepala*) появляется доминант поздних стадий — недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*). В 20-35 лет чозениевый древостой сомкнут, начинает образовываться подрост в основном из рябинника. Чозения и отчасти полог подростка (его сомкнутость невелика — до 0,1) задерживают световой поток, поэтому проективное покрытие травяного покрова снижается до 50-60%, в нем преобладает недотрога обыкновенная и обычны мерингия бокоцветная, лютик ползучий, адокса мускусная. К 40-50 годам древостой полностью сформирован, рост чозении в высоту прекращается. К 60 годам сомкнутость несколько снижается, и хотя подрост становится более плотным (сомкнутость 0,2-0,3), освещенность напочвенного покрова возрастает, его проективное покрытие увеличивается до 95-100%. Травостой состоит из двух ярусов. Верхний ярус (высота до 1,5 м) образован вейником Лангсдорфа, какалией копьевидной, крапивой узколистной, волжанкой лесной (*Aruncus Sylvester*). Под ним — недотрога, василистники скрученный и редкоцветковый (*Thalictrum contortum*, *T.rariflorum*), звездчатка Бунге (*Stellaria bungeana*), лабазник дланевидный и другие. Автогенез древостоя в этой сукцессии проявляется следующим образом. В результате конкуренции число деревьев за 40 лет (от 4 до 44 лет) уменьшается с 10 000 до 700 экземпляров на 1 га. Распределение деревьев по толщине меняется от резко асимметричного с абсолютным преобладанием деревьев малой толщины до относительно

симметричного с преобладанием особой средней толщины. Такое изменение распределения типично для развития древостоев всех древесных пород. Сомкнутость (а значит, и освещенность) также изменяется: сначала увеличивается до полной (30-35 лет) и затем снижается. Возрастает мощность аллювия, при этом увеличивается доля илистых частиц. Уровень поверхности благодаря наносам поднимается, затопление наблюдается реже. В итоге почвенное питание улучшается, становится несколько суше. По-видимому, эта автогенная сукцессия проходит на фоне изменения экотопа — поднятия поверхности над уровнем межени вследствие врезания русла реки.

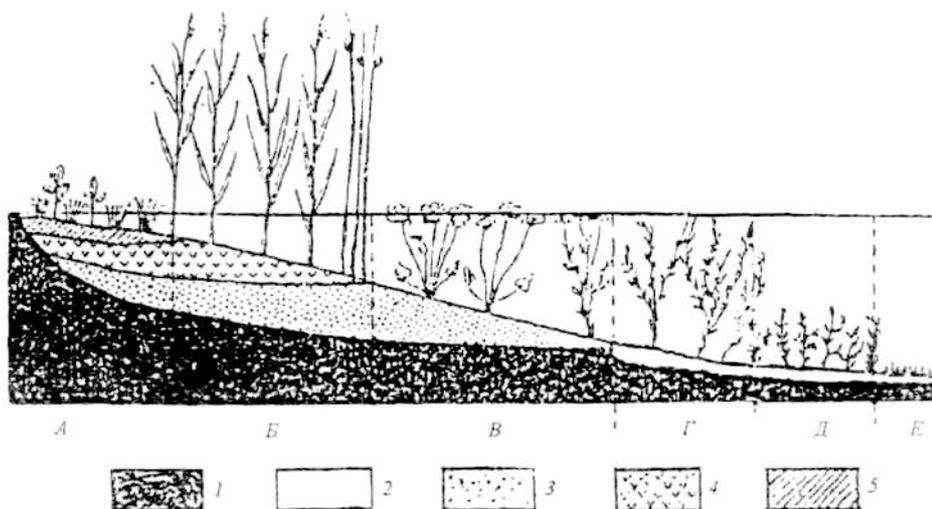


Рис. 7.23. Схема зарастания водоема с пологими берегами (по: Ниценко, 1967):

Пояса: А — мелководный, Б — тростника и камыша, В — водяных лилий и рдеста плавающего, Г — погруженных растений, Д — подводных лугов, Е — микрофитов. 1 — минеральный грунт, 2 сапропель, 3 — сапропелевый торф, 4 — тростниковый торф, 5 — осоковый торф.

Весьма своеобразную и очень длительную сукцессию представляет зарастание мелководных озер с постепенно понижающимся от берега пологим дном. Растительность такого озера образует пояса, закономерно сменяющие друг друга (рис.7.23). Каждому поясу при данной прозрачности воды соответствует определенная глубина. В прилегающем к берегу влажном, но периодически обсыхающем поясе мелководья (А) располагаются заросли крупных осок, ситняга (*Eleocharis palustris*) и полуболотного разнотравья — вахты (*Menyanthes trifoliata*), частухи (*Alisma plantago-aquatica*), стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*), кизляка (*Xaumburgia thyrsoiflora*) и др. Далее до глубины 1-3 м идет пояс (Б) зарослей тростника (*Phragmites australis*) и камыша (*Scirpus lacustris*), а также хвощей, трезубки (*Scolochloa festucacea*) и др. Здесь откладывается тростниковый, камышовый и хвощовый торф. До глубины 4-5 м расположена зона (В) погруженных в воду растений с плавающими на поверхности листьями — кувшинок (*Nymphaea*), кубышек (*Nuphar*), а еще глубже — рдеста плавающего (*Potamogeton natans*). Здесь уже откладывается сапропелевый торф — темный торфяной ил, смешанный с обломками корней и другими крупными растительными остатками. Далее следует пояс

(Г) полностью погруженных растений, заполняющих своими стеблями и листьями толщу воды, — рдестов (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*), урути (*Myriophyllum spicatum*) и еще дальше — пояс подводных "лугов" (Д) из растений, не достигающих поверхности воды, — водорослей (*p. Chara* и *p. Nitella*), мха (*Calliergon giganteum*) и некоторых узколистных рдестов. Последний пояс (Е) — микрофитов представлен синезелеными, зелеными и диатомовыми водорослями. На больших глубинах нет растений, укореняющихся в грунте, и жизнь представлена планктоном. Начиная с пояса подводных растений откладывается сапропель — илистое вещество, образующееся преимущественно из отмирающего планктона. По мере того как дно повышается в результате отложения сапропеля, сапропелевых торфов и торфа, пояса растительности продвигаются в глубь озера. Толща воды заполняется торфом до самой поверхности и выше. Окна открытой воды сохраняются только в центре, а затем и они зарастают. Озеро превращается в болото — сначала осоковое или травяное с тростниковыми зарослями в середине, а затем в осоковое или гипново-осоковое.

Описанное распределение растительности схематично. В действительности четкие границы между поясами не всегда наблюдаются, в зависимости от особенностей грунта отдельные пояса могут быть не выражены. Пространственную последовательность от зоны Е к зоне А (т.е. к берегу) можно рассматривать как временной ряд. Ведущей причиной такой сукцессии является повышение дна за счет накопления органики. По-видимому, для многих видов качество грунта, состав торфа не имеют особого значения, а для развития некоторых, например тростника, наличие торфа вовсе не обязательно. Естественно, и здесь в процессе эндогенеза существенную роль играют взаимодействия растений. Подъем дна и уменьшение водной толщи являются следствием жизнедеятельности растений; по этому признаку сукцессию можно квалифицировать как автогенную. Следует обратить внимание, что обмеление происходит в результате накопления органики не только за счет растительности, существующей в данный момент, но и предшествующей ей. Для растительного сообщества глубина водоема в месте его произрастания может рассматриваться как параметр экотопа, а изменение уровня дна, вызывающее динамику растительности, можно трактовать как причину сукцессии, но уже не автогенной, а аллогенной. При снижении уровня водоемов и по причинам, не связанным с растительностью, например при мелиорации или в сухие климатические периоды, смены растительности происходят сходным образом. Такие сукцессии несомненно следует отнести к аллогенным. Конечно, органика накапливается и в этом случае. В двойственности причин и заключается своеобразие сукцессии при зарастании мелководных водоемов.

Роль деструкции в автогенных сукцессиях. Ход любой сукцессии нарушается эпизодическими деструкциями растительного покрова, т.е. полным или частичным разрушением растительного покрова в результате действия внешних факторов. Гибель больных растений, вывал ветром перестойных, ослабленных деревьев, строго говоря, не относятся к деструкциям, поскольку такие разрушения предопределены состоянием растений (их можно назвать эндогенными деструкциями). Причинами деструкции могут быть ураганные ветры, ломающие и вываливающие полностью или частично жизнеспособные деревья, пожары, рубка леса, поедание растений животными (такие деструкции можно назвать экзогенными).

При полной деструкции, когда уничтожаются все растения или большая их часть, и прежде всего эдификаторы, например при концентриро-

ванных рубках, интенсивных пожарах, текущая сукцессия прекращается и начинается новая. Частичная деструкция может не иметь существенных последствий и после фазы *релаксации* (восстановления растительности до соответствия ее текущему биотопу), сукцессия идет своим чередом.

Эпизодические умеренные деструкции представляют собой рубки ухода за лесом. Степень влияния на среду и почвенный покров зависит от интенсивности разреживания, возраста древостоя и его состава. При небольшом разреживании может происходить быстрое смыкание крон. Например, в ельнике возрастом 84 года после удаления 20% деревьев исходная сомкнутость восстановилась через четыре года. В 53-летнем сосняке после изреживания на 37% величина сомкнутости составила 0,5 от исходной, а через три года увеличилась до 0,7 от исходной. В смешанном елово-лиственном древостое через четыре года после рубки интенсивностью 30% сомкнутость превысила исходную, при этом несколько изменился и состав древостоя—стала преобладать ель (Сеннов, 1977). Молодой древостой, находясь в периоде интенсивного роста, восстанавливает сомкнутость быстро и полностью. При сильном изреживании, особенно в поздних стадиях развития древостоя, полного восстановления не происходит, и характер сукцессии меняется.

Деструкция в виде разреживания (если не происходит быстрого восстановления полога древостоя) приводит к увеличению потока солнечной радиации и количества осадков, проникающих сквозь полог, уменьшению древесного опада. В результате автогенная сукцессия почвенного покрова проходит в несколько иных условиях. При большей освещенности, как правило, ускоряется биологический круговорот: быстрее разлагается подстилка, уменьшаются ее мощность, содержание гумуса, фосфора. Однако эти различия невелики и варьируют в зависимости от состава древостоя, от того, какие породы изымаются, и от условий экотопа. Соответствующим образом реагирует и почвенный покров. Так, по данным С. Н. Сеннова (1977), при разрежении на 20% сосново-елового древостоя с преобладанием сосны (70 лет) общее проективное покрытие и мохового, и травяно-кустарничкового яруса практически не изменилось. Иным стало соотношение мхов: *Pleurozium schreben*, который был доминантом, резко снизил обилие, а *Dicranum scoparium* стал доминантом (впрочем, неясно, в какой мере ответственно за это осветление). Здесь разрежение не оказало заметного влияния на почвенный покров. В ельнике (74 года) удаление 50% деревьев привело к увеличению проективного покрытия мхов вдвое, а травяно-кустарничкового яруса в три раза (с 20 до 60%) главным образом за счет быстрого разрастания *Vaccinium myrtillus* и *Lerchenfeldia flexuosa*. Причиной послужили большая освещенность и увеличение количества дождевой воды.

Пожары в лесах — обычное явление, горят все леса. У нас имеется несколько тысяч описаний прикопок и полных почвенных профилей в лесах Северо-Запада России, образованных сосной, елью, березой, осиной и смешанных в разных комбинациях. Практически во всех случаях обнаружены следы пожаров в виде обугленной органики. Наиболее подвержены пожарам, естественно, сухие леса, в частности сосняки и лиственничники с лишайниково-зеленомошным покровом. Почти все старые сосновые насаждения два-четыре раза оказываются пройденными, пожарами. По оценке И. С. Мелехова (1978), промежуток между пожарами в сухих борах в среднем составляет 40 лет. Особенно часты беглые низовые пожары, повреждающие и уничтожающие растения нижних ярусов леса. При низовых пожарах в сосняках и лиственничниках обгорает и погибает после

пожара подрост до 160 см высотой: сосны 80-100%, лиственницы 90-100%, березы 100% (Забелин, 1979). В лишайниково-зеленомошном сосняке после низового пожара все деревья высотой до 4 м оказались полностью обгоревшими или поврежденными до такой степени, что вскоре выпали из древостоя.

Напочвенный покров может выгорать неравномерно. "Проводниками" горения являются лишайники, опад, зеленые мхи, а при особо сильной засухе и сфагнум. Поддерживают горение брусника, багульник, голубика, задерживают горение толокнянка, лесное разнотравье, злаки, хвощи (Яковлев, 1979). Поэтому и время восстановления разных видов неодинаково. Если у брусники остаются почки возобновления, то они дают новые побеги на следующий год, быстро оправляются слегка опаленные злаки. На восстановление лишайникового и мохового ковра требуется 20-30 лет (Корчагин, 1954). Правда, срок релаксации может быть и меньшим. Нередко после пожара остаются анклавы зеленых мхов в виде небольших латок, обугленных с краев и более или менее сохранившихся внутри, и полуобгоревшие остатки лишайников, что ускоряет возобновление живого покрова.

Мы попытались оценить, насколько задержится и как изменится сукцессия в результате низового пожара после релаксации. Для анализа было использовано пять пробных площадей в сосняках зеленомошно-лишайниковых, различающихся возрастом древостоя, строением и плотностью. На трех пробных площадях возраст древостоя составлял 40 лет, высота сосен—2-8 м, плотность—15, 17, 20 тыс./га. Молодняки сформировались на лишайниковой вырубке. Напочвенный покров (проективное покрытие до 100%) до пожара в основном слагался лишайниками *Cladina rangiferina*, *C.arbuscula*, *C.stellansw* зелеными мхами *Pleurozium schreberin* *Dicranum polysetum*, причем покрытие *Pleurozium schreberina*, первых двух участка составило меньше трети обычного покрытия, на третьем—около половины, шла быстрая смена лишайников зелеными мхами. В травяно-кустарничковом ярусе согосподствовали *Vacanium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris* (индикатор предыдущих пожаров), отмечено присутствие *Empetrum nigrum*. Общее проективное покрытие этого яруса примерно 15%. Пожар уничтожил почти полностью напочвенный покров, лишь кое-где остались коврики зеленых мхов. Отпад деревьев после пожара составил 68, 54, 88%. Используя стандартные таблицы хода роста древостоев, была определена плотность древостоев через 30 лет после пожара (расчетное время релаксации напочвенного покрова) в предположении, что не было пожара. Расчитана плотность также исходя из числа деревьев, оставшихся живыми после пожара. Были подобраны участки в таком же экотопе, не затронутые пожаром с древостоем в возрасте 70 лет и плотностью древостоя, соответствующей первому и второму случаю. Напочвенный покров на этих участках, очевидно, таков, каким он был бы без пожара и также каким будет через 30 лет после пожара. При отсутствии низового пожара в исследуемых сообществах их развитие привело бы к формированию древостоя с максимальной для данного района плотностью. В этих сообществах наблюдается господство *Pleurozium schreberi* лишь кое-где с незначительным участием кладоний. В травяно-кустарничковом ярусе помимо *Vacanium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris* встречается *Vaccinium myrtillus*. На первом и втором участках через 30 лет после пожара можно ожидать развития сплошного лишайниково-зеленомошного покрова с равным соотношением лишайников и мхов. Травяно-кустарничковый ярус может иметь

значительное покрытие (до 40%) и состоять главным образом из *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*, возможно также присутствие *Empetrum nigrum* и *Vaccinium myrtillus*. На третьем участке, несмотря на более высокую плотность, погибло больше деревьев, и восстановление напочвенного покрова пойдет при более разреженном древостое; через 30 лет сформируется лишайниковый покров с отсутствием зеленых мхов. В травяно-кустарничковом ярусе будут представлены брусника и вереск с покрытием 10-15%.

На остальных двух других участках древостой представлен двумя поколениями сосны: 100 лет (высота 15-20м) и 20-30 лет (высота 1-3м), сомкнутость древостоя невелика — 0,5. До пожара напочвенный покров слагался в основном лишайниками. Весь подрост (10-25 тыс/га) погиб. Судя по подобранным аналогам, без пожара через тридцать лет при развитии второго поколения сосны лишайниковый покров сменился бы моховым. После пожара восстановление напочвенного покрова приведет к формированию лишайникового ковра с черникой и вереском в травяно-кустарничковом ярусе. Однако в ближайшие годы на этих участках можно ожидать появления нового подроста, что несколько ускорит появление зеленых мхов. Таким образом, частичная пожарная деструкция, приводя к изреживанию древостоя, продлевает в сукцессии лишайниковую фазу, в некоторых случаях прерывая смену лишайников зелеными мхами, как бы возвращает ее назад к лишайниковой стадии. Уничтожение пожаром подроста увеличивает продолжительность сукцессии до образования разновозрастного древостоя. На достаточно влажных и богатых почвах, где под пологом сосны появляется подрост ели, пожары, уничтожая его, препятствуют смене пород, и автогенная сукцессия, видимо, иногда на протяжении столетий не может достичь стадии с господством коренной породы (ели).

Восстановление травянистой растительности после пожаров обычно происходит в тот же год или на следующий, если пожар произошел осенью. При этом, если в травостое имелось много ветоши, то может образоваться больше фитомассы, чем до пожара. Характер покрова после пожара меняется. Вместе с отмершими частями растений уничтожается моховой покров. Сгорает много семян растений, поэтому уменьшается роль однолетников. Повреждаются почки возобновления, находящиеся над поверхностью почвы, и уменьшается участие в травостое растений с незащищенными почками. Не страдают виды, у которых почки возобновления находятся в земле или защищены слабогорючими остатками прошлогодних растений. К ним относятся корневищные и корнеотпрысковые растения, плотнодерновые злаки. Пожары вносят свои коррективы в сукцессии растительности.

Участие животных в автогенных сукцессиях. Естественный ход сукцессии в значительной мере обеспечивается деятельностью животных. Семенная продуктивность многих видов растений зависит от активности насекомых-опылителей. Распространяя зачатки растений, животные способствуют их расселению, захвату ими территории, внедрению в сообщества. Животные поедают значительную часть фитомассы, особенно в травянистых сообществах (табл.7.7). Стравливаются растения выборочно — растения одних видов охотно поедаются, другие остаются нетронутыми или слабо поврежденными. Неодинаково переносят виды и вытаптывание, например сильнее страдает разнотравье. При постоянном стравливании в растительном покрове поддерживается определенное соотношение видов разных жизненных форм. К примеру, в степных сообществах значительное

Уровень освоения надземной фитомассы растительными
млекопитающими в экосистемах открытых пространств
(по: Абатуров, 1984)

Местообитание	Млекопитающие	Надземная фитомасса, ц/га	Использование, %	Авторы
Степи Монголии	Полевка Брандта	12	25-75	Кучерук, 1963
Поля люцерны Болгария, Польша	Обыкновенная полевка	97-259	21-32	Страка, 1970; Ryszkowski et al., 1973
Полупустыня Северного Прикаспия	Малый суслик	5-29	10-25	Абатуров, Ракова, Середнева, 1980
Степь Украины	Степной сурок	12-20	1-6	Середнева, Абатуров, 1980
Полупустыня, Калмыкия	Сайгаки	7-14	18 45	Абатуров, 1980 б
Луга Австралии	Кролики	50	25-50	Myers, Poole, 1963
Саванна Африки (Уганда)	Водяной козел	-	10	Buchner, Golley, 1967
Полупустыня Северного Прикаспия	Суслики и домашние овцы	4	57	Абатуров, Ракова, Середнева, 1980
Степи Украины	Сельскохозяйственные копытные и сурки	8-20	11-48	Середнева, Абатуров, 1980
Кустарниковые заросли, Калифорния	Олени и домашние овцы	-	70	Цит. по Brown, 1954
Тропические луга Африки	Грызуны и дикие копытные	47-60	20-34	Sinklair, 1975
Саванна Африки	Ликие копытные	19	60-80	Wiegert, Evans, 1967; Hirst, 1975; McNaughton. 1979
Пустыни Средней Азии и Казахстана	Домашние овцы	2.0-3.5	50-70	Кедрова, 1969; Нечаева, 1980
Травянистые пастбища, штат Иллинойс, США	Сельскохозяйственные копытные	20-25	55-68	Voigt, 1959

участие дерновинных злаков (*Stipa capillata*, *St. lessingiana* и др.) поддерживается выпасом животных, разнообразие же разнотравья меньше, чем на заповедных участках (заповедник "Стрелецкая степь"). В естественных условиях не возникает избыточной нагрузки на растительный покров со стороны животных, которая приводила бы к его деградации и вызывала сукцессию. Поскольку значительная часть переработанной органической массы возвращается на почву в виде экскрементов, биологический круговорот не нарушается. По оценке Б.Д.Абатурова (1984), возвращается 30-40% белкового азота, около 30% органического вещества, более 35% зольных элементов, связанных в фитомассе, в доступной для питания

растений форме. Если учесть трупы животных (мелкие надо учитывать обязательно, так как они не удаляются), то возврат окажется значительнее. Остальное компенсируется абиотической средой. Отчуждение фитомассы не достигает критического для растительности уровня, поскольку численность популяции животных регулируется и, несмотря на колебания год от года, остается в определенных пределах. С уменьшением кормовых запасов до предельно возможного уровня (у разных животных он разный) животные либо откачываются, либо снижают свою численность. По-видимому, этот уровень является критическим и для растительности, при превышении его может начаться *дигрессия* растительности.

Вмешательство животных в сукцессии может происходить при выпасе в лесах копытных вследствие разрушения подстилки и стравливания травостоя, чем стимулируется семенное возобновление древесных пород (Декатов, 1959; Mills, Kinnaird, 1979). На аналогичный эффект в пустыне указывает Н.Т.Нечаева (1954). Умеренный выпас способствует заделке семян в почву на небольшую глубину (0,5-2,5 см), оптимальную для прорастания семян многих видов. Участие животных в автогенных сукцессиях обычно незаметно в силу постоянного их присутствия и обнаруживается лишь при исключении их из сообщества. Примером этому служит роль полосатого амброзиевого листоеда (*Lygogramma suturahs*) в демултации растительности на залежи (Лебедева, 1993). В Северной Америке, в частности в штатах Оклахома и Южная Каролина, при восстановлении растительности на залежи, заканчивающейся травянистыми сообществами прерий, нередко в первый год доминантом наряду с другими однолетниками является и амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisifolia*). На второй год она уступает свои позиции и часто почти полностью исчезает, в дальнейшем сукцессия идет без ее участия. Амброзия была занесена в Россию в 20 годах и быстро распространилась, образуя огромные очаги на юге Европейской части, на Украине, в Средней Азии, на Дальнем Востоке. В Ставропольском крае она стала обычным участником залежных сукцессии. Обладая огромной репродуктивной способностью и образуя плотные заросли высотой до 1,5-2,0 м, она часто захватывает территорию в первый же год при прекращении культурного использования земли и доминирует несколько лет, постепенно сменяясь многолетними бурьянами и злаками. У себя на родине амброзия имеет несколько специфических фитофагов, в частности двух амброзиевых листоедов, отсутствующих на территории ее нового поселения. О.В.Ковалев (1989) интродуцировал в Ставропольский край одного из них — полосатого амброзиевого листоеда. Внедрение этого фитофага, интенсивно поедающего амброзию, привело к резкому снижению репродукции ее семян и изживанию ее другими видами на первой же стадии сукцессии. По темпам и длительности отдельных этапов сукцессии на залежи с участием листоеда протекает аналогично нормальной сукцессии в Северной Америке (разумеется, сходство сукцессии проявляется в одинаковом наборе жизненных форм, видовой же состав отражает специфику флор).

Иные последствия имеют эпизодические сильные деструкции растительного покрова животными, изменяющие ход основной сукцессии. На северо-западе России лось в зимний период повреждает сосново-лиственничные молодняки, объедает верхушки сосенок и ломает их, объедает молодые осины. В меньшей мере страдают березы, которые и получают преимущество в развитии. Особенно массово это явление наблюдалось после запрета на отстрел лосей и увеличения их численности. В Якутии на значительных площадях зайцы обгрызают поросль березы, что приво-

дит к образованию березовых криволесий — древостоев из поврежденных и кривых стволов. Вспышки массового размножения фитофагов вызывают повреждение и гибель отдельных компонентов растительных сообществ. Иногда разрушения растительного покрова насекомыми охватывает обширные территории. Так, в середине 50 годов текущего столетия сибирский шелкопряд вызвал гибель древостоев на площади около 4 млн/га (Ильинский, Тропинин, 1965). На востоке Северной Америки периодически массово размножается еловая почковая листовертка, что приводит к гибели пихты бальзамической на миллионах гектаров (Casti, 1982).

Повреждение и уничтожение фотосинтезирующего аппарата, вызывающее гибель растений определенных видов, меняет состав растительного сообщества. Одновременно изменяются многие параметры среды. Уменьшается сомкнутость, возрастают тепловой поток и количество осадков, проникающих в почву. Меняется и биологический круговорот питательных веществ в связи с залповым сбросом в среду органической массы. Естественно, чем сильнее разрушение, тем значительно меняется фито-среда.

Изменение хода сукцессии также зависит от глубины деструкции. Повреждение насекомыми крон деревьев вызывает прежде всего гибель отстающих в росте растений. В результате конкуренции рано или поздно эти растения элиминируются из сообщества, нападение фитофагов ускоряет элиминацию. Например, Е. Н. Иерусалимов (1984) приводит данные о последствиях массового размножения дубовой хохлатки (*Notodonta anceps*), вредителя дуба в дубово-ясеневом с кленом и липой насаждении. Неповрежденными остались ясень, клен, липа. Часть дубов усохла, и участие их сократилось на 5-10%. Средний диаметр оставшихся живых деревьев оказался большим на 3-17%, что, несомненно, свидетельствует об элиминации угнетенных растений.

В лесах повреждение крон деревьев филофагами может ускорить смену пород в том случае, когда поражается господствующая древесная порода и имеются поколения другой породы, идущей на смену господствующей. Такой случай описан для осиновых лесов с подростом пихты в штате Миннесота, США (Duncan, Hodson, 1958). Повреждение осины коконопрядом (*Malacosoma distria*) сопровождается увеличением прироста пихты бальзамической (*Abies balsamea*), что ускоряет смену осины пихтой. Аналогичный процесс наблюдал В. А. Рыдкин (1964) в осиновом молодняке с подростом ели. В течение двух сезонов осина повреждалась осиновым листоедом (*Melasoma tremulae*). На третий год осина была частично без листьев и, по-видимому, начала отмирать. Годичный же прирост ели оба года был на 3-4 см больше, чем на неповрежденном участке. Очевидно, и здесь смена осины елью произойдет быстрее со всеми последствиями и для почвенного покрова. Существенно увеличивается скорость сукцессии и в случае, когда массовому нападению подвергаются перестойные насаждения, ослабленные из-за биологического старения деревьев.

Фитофаги могут и замедлить автогенную сукцессию. Такой случай описал Е. Н. Иерусалимов (1964). В одном из лесхозов Свердловской области в 1955-1957 гг. произошло повреждение пихты сибирским шелкопрядом (*Dendrolimus sibiricus*). Пихта образовывала второй ярус под пологом березы. Березовый ярус находился в состоянии распада. После гибели пихты и ели в результате осветления развился густой ярус малины и пихтового стланика — укоренившихся нижних ветвей пихты, которые, как правило, не образуют полноценных деревьев. Возобновление же хвойных пород было недостаточным (всего 2000 экз/га) для образования впослед-

ствии полноценного яруса. Смена пород здесь задерживается на несколько десятков лет.

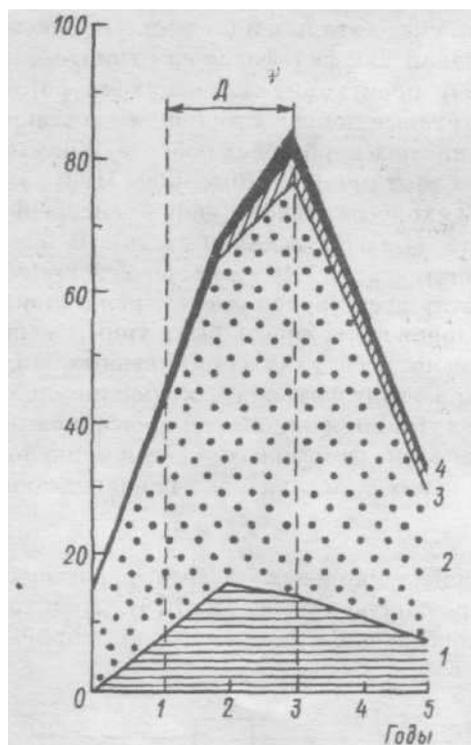


Рис. 7.24. Изменение проективного покрытия напочвенного покрова в дубовом насаждении, поврежденном дубовой хохлаткой, % (по: Иерусалимов, 1984).

Проективное покрытие: 1—подраста древесных пород, 2—эдикаторов покрова дубравы, 3 — растений полян и опушек, 4 — сорных растений. Д — период полной дефолиации.

Очевидно, что изменения фитосреды (главным образом освещение) вызывают и изменения напочвенного покрова, по крайней мере на период, пока сомкнутость полога не восстановилась. На дефолиацию напочвенный покров обычно отвечает увеличением фитомассы, и прежде всего светолюбивых видов. Примером может служить изменение напочвенного покрова в упомянутом случае поражения дуба дубовой хохлаткой. Усыхание части дубов и по этой причине увеличение потока освещенности нижних ярусов леса привело к увеличению общего проективного покрытия с 14 до 85% (рис.7.24). Сухой вес увеличился в 3,4 раза, появились сорные растения. Однако быстрое восстановление сомкнутости повлекло за собой возвращение напочвенного покрова в исходное состояние. В этом случае изменение напочвенного покрова имеет флуктуационный характер.

Следует отметить, что даже сильное повреждение фотосинтезирующего аппарата далеко не всегда имеет серьезные последствия. Растения обладают большими адаптационными возможностями. При повреждении листвы и хвои деревьев интенсифицируется фотосинтез. Например, у поврежденных листьев березы удельный фотосинтез может повыситься на 30% (Мокроносков, Рафес, 1975). У лиственницы на 97% повышается фо-

фотосинтез оставшейся хвои в первый год после поражения. Удельный фотосинтез вторичной хвои оказался на 137% выше, чем у неповрежденных растений (Плешанов и др., 1978). В кроне деревьев имеется большое число резервных почек, за счет которых идет восстановление листвы. Нередко уже в первый год нападения фитофагов при уничтожении даже более 50% фитомассы (если это происходит до окончания формирования побегов) развиваются олиственные побеги вторичной вегетации из пазушных почек поврежденных листьев первичных побегов. Уничтожение фитофагами листьев индуцирует этот процесс (Rose, 1958; ГТийр, 1966). Такое явление наблюдала М. Ю. Тиходеева (1993) в широколиственном лесу заповедника "Лес на Ворскле" (Белгородская область). В мае-июне массово развились гусеницы листовертки (*Archips podana*, *A. crataegana*, *Tortix rosane*), уничтожавшие листву всех ярусов леса. Кроны липы были повреждены на 80-90%, т.е. листовая поверхность была уничтожена почти полностью. Но уже в начале июня в пазухах уничтоженных листьев появились новые побеги, и в том же году фотосинтезирующий аппарат в значительной мере восстановился. На следующий год произошла полная компенсация, более того — образование вторичных побегов привело даже к некоторому загущению кроны, каких-либо длительных последствий не наблюдалось.

Обобщая имеющиеся сведения об автогенных сукцессиях, можно построить идеализированную схему (рис.7.25). Необходимо принимать во внимание, что автогенез представляет собой непрерывный ряд флуктуации.

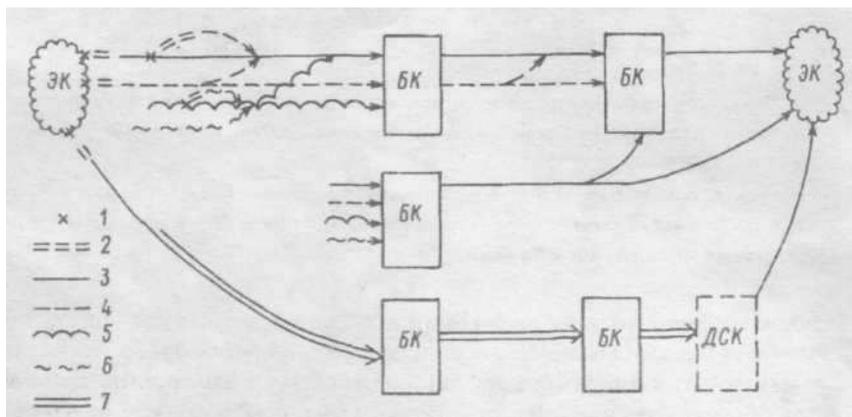


Рис. 7.25. Схема автогенных сукцессии.

1—деструкция, 2—релаксация, 3—нормальный демулационный ряд, 4—абберационно-демулационный ряд, 5—инициальный ряд, 6 - абберационно-инициальный ряд, 7—деструкционный ряд; ЭК — экопический климакс, БК—биотопический климакс, ДСК — деструкционный субклимакс.

В геоботанике накоплен обширный материал, свидетельствующий о том, что при относительно неизменном экотопе в сходных условиях в конечном счете формируется сходная растительность*. Этот факт нашел

*Относительная неизменность экотола не исключает колебаний некоторых значений его составляющих (количества осадков, солнечной радиации и т. и.) год от года. Однако эти колебания имеют флуктуационный характер, и в этом смысле экотоп в течение длительного времени может считаться постоянным.

свое отражение в понятиях коренного типа леса, коренной ассоциации как наиболее полно соответствующих условиям местообитания и завершающих развитие после нарушений, а в общем виде — в понятии *климакса*, основанном Г. Каулсом (Cowles, 1901) и развитым Ф. Клементсом (Clements, 1904, 1936, и др.). Многие в учении последнего оказались отвергнутыми, но главное — представление о климаксе как результате последовательных изменений растительности под влиянием самой растительности признается большинством геоботаников. Вместе с тем следует отметить, что, зная о механизмах направленных изменений в некоторых частных случаях (в основном в динамике лесов), убедительного и исчерпывающего обоснования этих процессов мы не имеем. По-видимому, в отношении отдельных особей сукцессии представляют собой случайный процесс, в котором на поведение растений, составляющих растительный покров, накладываются ограничения. Система ограничений и определяет детерминированность сукцессии, направленность и сходимость их к климаксу. Эти ограничения вызваны небольшим числом фундаментальных свойств растений. Прежде всего экологическая специфичность видов: каждый вид занимает в пространстве экологических факторов особое, отличное от других положение, и оптимальные для развития разных видов условия среды неодинаковы. По этой причине в определенном экотопе может произрастать ограниченный набор видов. Виды относительно специфичны и в трансформации среды обитания. Наряду со сходным интегральным воздействием на среду — продуцирование органического вещества как источника гумуса и материала для подстилки, создание в толще растительного покрова гидротермического режима, отличного от режима на открытом месте, — виды различаются качеством (состав и строение органического материала и т.п.) и количеством (силой) воздействия. Последнее зависит от размеров растений, плотности популяций и т. п. По эдификаторной мощи виды любой территории могут быть ранжированы, а по количеству видов, относимых к каждому рангу, они, видимо, образуют пирамиду, на вершине которой находится ограниченное число наиболее конкурентно мощных — климаксовых эдификаторов. Заняв позиции, они удерживают их и не могут быть вытеснены другими видами, пока не погибнут в силу биологического старения или в результате внешних воздействий. Эдификаторы трансформируют среду не только специфично, но и благоприятно для себя, что обеспечивает им относительную независимость и устойчивость. В пределах сообщества нередко наблюдается иерархия эдификаторов. Разумеется, могут существовать виды, близкие по экологическим оптимумам, — "экологические дубли" (Василевич, 1983), и сходным образом трансформирующие среду. Если они встречаются в одном сообществе, то выступают как соэдификаторы или коллективный эдификатор. Однако разнообразие соэдификаторов ограничивает конкуренция: особи видов с меньшей конкурентной силой элиминируются в первую очередь, а у видов с пересекающимися амплитудами конкурентной силы устанавливается определенное соотношение числа особей. (Конкурентная сила зависит и от размеров особи, в связи с этим и можно говорить об амплитуде конкурентной силы.)

Преобразованная среда—биотоп — отбирает из ограниченного (в результате экотопического отбора) числа видов наиболее приспособленные. Таким образом, в пределах определенного экотопа формируется последовательность детерминированного набора видов, а в сходных экотопах в силу одинаковой детерминированности — сходная климаксовая растительность.

Высказанные соображения объясняют формирование климакса при условии, что после деструкции растительного покрова среди зачатков, попавших на освободившуюся территорию, имеется совокупность видов, образующих климакс, и для развития наиболее мощных эдификаторов не требуется предварительной подготовки среды. В этом случае сукцессия определяется развитием эдификаторов (соэдификаторов). Существенную роль в механизмах сукцессии может играть ингибирование. В действительности же в одинаковых экотопах могут образовываться разные сообщества. Например, в одинаковых условиях на залеже первого-второго года могут быть обильны или полевица, или нивяник, или пырей и т. п. Еловая вырубка при одном и том же экотопе зарастает березой, осинкой или сосной. Подобные различия вызваны разной интенсивностью плодonoшения видов, конкретным окружением—близостью источников обсеменения, банком зачатков в почве, погодными условиями, дающими преимущество тому или иному виду в прорастании и укоренении. При таких обстоятельствах экотопом детерминировано существование не одинаковых сообществ, а определенного их набора. Концепция же климакса предполагает сходимость сукцессионных рядов к климаксу, несмотря на исходное различие сообществ. На первый взгляд, возникает противоречие: если в сходных экотопах в большом обилии появились разные доминирующие виды, формирующие различающиеся биотопы, то, казалось бы, последующий отбор видов должен препятствовать конвергенции рядов. Дело, видимо, в соотношении общего и специфичного в воздействии разных видов на среду предшествующих стадий развития и экологической специфичности (отношении к среде) видов последующих стадий. На первых этапах своего развития виды последующих стадий требуют для своего произрастания подготовленной предшествующими видами среды. Но при этом требования относятся прежде всего к тем свойствам среды, которые изменяются разными видами одинаково (влажность воздуха, верхнего слоя почвы, наличие органики и т.п.). Различия в трансформации среды вполне укладываются в экологическую амплитуду сменяющихся видов. Иерархия эдификаторной и конкурентной силы приводит к последовательной смене видов. Конечно, не существует абсолютно детерминированной последовательности состояний в сходящихся сукцессионных рядах. Ряды могут быть разной длины и последовательности в зависимости от времени и очередности поступления зачатков. Например, при восстановлении еловых лесов очень редко имеется стадия сероольшаников. Но все же серая ольха может опередить березу, и развитие ели под пологом серой ольхи затягивается по непонятной пока причине на длительный срок. Отдельные этапы развития могут выпадать, если зачатки эдификатора, занимающего верхний этаж иерархической пирамиды, поступают раньше других видов.

Итак, для всех и каждого экотопа в принципе можно сконструировать единую абстрактную систему динамических рядов, объединенных климаксом. Прежде всего рассмотрим ряд используемых терминов и понятий.

Состояние — то, что представляет собой участок растительного покрова в момент описания. Состояние характеризуется описанием по избранным признакам.

Стадия— совокупность сходных в основных существенных чертах состояний в ряду изменений. К одной стадии относятся состояния, сходные по составу и соотношению основных видов, по возрастной стадии развития эдификаторов, их жизненности, по сложению в пространстве. Априор-

но перечень признаков и их выраженность установить нельзя. Это можно сделать только после изучения конкретных объектов. Стадии могут быть сезонными, флуктуационными, возрастными (в связи с развитием эдификаторов) и т.п. Как уже говорилось, все динамические изменения реализуются через сезонные состояния и флуктуации. Поэтому флуктуации нельзя считать отклонениями от нормы. Сезонные стадии образуют *сезонные циклы*. Флуктуационные стадии образуют *флуктуационные циклы*.

Деструкция—разрушение растительного покрова, его полное или частичное уничтожение. В результате деструкции нарушается равновесие между растительностью и средой, пространство (частично или целиком) оказывается не заполненным растениями.

Релаксация—этап заполнения пространства после деструкции. Заполнение может происходить за счет увеличения в размерах сохранившихся растений (например, восстановление сомкнутости древостоя после частичного удаления деревьев) либо появления и разрастания новых популяций (например, после уничтожения огнем напочвенного покрова в лесу).

Экотопический климаксюжет рассматривается как совокупность состояний, в которых реализованы все возможности флоры данного региона в данном экотопе при условии относительной стабильности последнего. Это состояние максимального соответствия растительности среде. Экотопический климакс нестатичен в силу сезонных, флуктуационных изменений и изменений в связи со сменой поколений эдификаторов (создификаторов), с их возрастным развитием. По этой причине его можно рассматривать как совокупность соответствующих стадий, как *климаксовый цикл*. В результате периодических деструкции далеко не на каждом участке формируется климакс. Но надо иметь в виду, что некоторые факторы деструкции, наверное, следует рассматривать как компонент экотопа. Деструкции могут быть постоянными, например сенокошение на лугах, постоянное стравливание травостоя животными. В этом случае развитие задерживается на срок действия постоянных деструкции, и такое относительно стабильное состояние можно назвать *деструкционным субклимаксом*. С.М.Разумовский (1981) его назвал рецидивным субклимаксом, а А.Г.Тенсли (Tansly, 1956) биотическим или антропогенным субклимаксом.

Демутационные ряды объединяют последовательные стадии восстановления растительного покрова после деструкции от стадии релаксации до климакса. Следует различать *нормальные демутационные ряды* и *абerrационно-демутационные ряды*. В нормальном демутационном ряду на всех стадиях плотность ярусов максимальная для данного экотопа, т.е. его возможности полностью реализуются. Отметим, что при "перезагущении" конкуренция приводит к элиминации угнетенных особей, благодаря этому поддерживается ценотически оптимальная густота. В лесоводстве такие состояния древостоя называются нормальными насаждениями. В абerrационном ряду восстановление идет при изреженном по сравнению с нормой растительном покрове, прежде всего с разреженным эдификаторным ярусом. Абerrации могут возникать в результате недостаточного поступления зачатков или как результат деструкции на любой стадии демутационного ряда либо в климаксовых циклах. Четкие примеры абerrационных рядов можно найти среди лесных сообществ, когда они развиваются при изреженном древостое. Абerrационный ряд может переходить в нормальный демутационный, в частности потому, что при изначально изреженном по сравнению с нормой древостое конкуренция менее напряжена, элиминируется меньшее число особей, чем в плотных древостоях, и при увеличении размеров деревьев плотность древостоя в конце

концов оказывается соответствующей норме. Например, после умеренно-выборочных рубок сомкнутость древостоев восстанавливается. Развитие сообществ в абберрационном ряду может привести непосредственно к экотопическому климаксовому циклу без перехода в нормальный демутационный ряд. Такой вариант возможен, когда в древостое имеется несколько разреженных поколений и появляются новые, более плотные, способные взять на себя эдификаторные функции. По-видимому, нельзя исключить и такую ситуацию, при которой по мере развития насаждения разновозрастной древостой даже при малой плотности каждого из его поколений в какой-то момент даст суммарный эдификаторный эффект, равный эффекту одного предельно плотного поколения. Такие сообщества будут развиваться по климаксовому циклу сразу же после абберрационного ряда. Для демутационных рядов характерна преемственность флористических элементов и ценоэлементов от предшествующих деструкции состояний. По этому признаку сукцессии первые стадии на залежах к демутационным рядам относить не следует. Они принадлежат к *инициальным* рядам. Эти ряды не получают "наследства" от предыдущих состояний, собственно, они не имеют предыдущих состояний. Формируются инициальные ряды на оголенных территориях. Они же имеют место при создании лесных культур и, конечно, при освоении растительностью открытых грунтов, например промышленных отвалов. Аналогично демутационным рядам инициальные ряды могут быть *нормальными* и *абберрационно-инициальными*. Инициальный ряд на определенных этапах переходит в демутационный. Видимо, этот переход наблюдается при утрате видов, свойственных открытому грунту.

В тех случаях, когда развитие идет при регулярных, постоянных деструкциях (например, при сенокосении, выпасе скота, при каких-либо видах ухода за ценозами и т.п.), формируются *деструкционные* ряды. Они могут быть как демутационными, так и инициальными и конвергируют к деструкционному субклимаксу. При снятии деструкционного пресса сукцессии дойдут до экотопического климакса. Впрочем, в сукцессии растительности под влиянием сенокосения или выпаса трудно отчленить эндодинамические процессы от экзодинамических. Поскольку первопричиной является внешнее воздействие, такие изменения логично отнести к аллогенным сукцессиям.

Последовательность изменения растительного покрова в динамических рядах включает в себя смену эдификаторов (создификаторов). В связи с этим возникает необходимость ввести еще одно понятие - *биотопический климакс*. Это состояния растительного покрова с полным развитием эдификатора (создификаторов), когда полностью реализованы его возможности трансформации среды и развития подчиненной ему совокупности видов-ассектаторов. Биотопический климакс ясно выражен при смене пород в лесу. Развитый березняк, в котором среда в полной мере трансформирована березой и имеется адекватный ей напочвенный покров, а сменяющая березу ель отсутствует или не проявила свои эдификаторные свойства, представляет собой биотопический климакс. Экотопический климакс является одновременно и биотопическим климаксом. В упрощенной схеме динамических рядов (рис.7.25) не представлены сезонные и флуктуационные циклы, через которые реализуется непрерывная цепь изменений. На любом этапе развития после деструкции в зависимости от наличия или отсутствия источников обсеменения теми или иными видами возможна дивергенция рядов с последующей конвергенцией. Система динамических рядов по существу является сетью.

АЛЛОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ

Причины смен фитоценозов при аллогенных сукцессиях находятся вне растительного покрова. В зависимости от характера воздействия на растительность причины можно разделить на две группы: изменение экотопа (климата, гидрологического режима, уровня индустриального загрязнения среды) и регулярные деструкции растительного покрова (сенокосшение, выпас). *Аллогенные сукцессии* в чистом виде не происходят. Они всегда реализуются через изменение хода автогенной сукцессии. Действительно, если изменяется экотоп, то изменяются и условия, при которых протекает автогенная сукцессия. В новых условиях сдвигаются ограничения, накладываемые экотопом на биотоп, по-иному складываются взаимоотношения растений, являющиеся движущей силой автогенной сукцессии.

Сукцессии, вызванные изменением экотопа, назовем *экоотопическими*, а регулярными деструкциями— *деструкционными*.

Экоотопические сукцессии. Они связаны с изменением климата и могут быть выявлены при сравнении растительности на одних и тех же участках через очень большие промежутки времени. Климат характеризуется средними значениями погодных условий за длительный период. Очевидно, можно считать изменения растительности связанными с климатом, если они выходят за рамки флуктуации и необратимы. По-видимому, минимальный период выявления климатической аллогенной сукцессии даже при быстром изменении климата должен составлять сотни лет. Более или менее надежно установленных примеров таких сукцессии немного. В течение столь долгого времени не велись непосредственные наблюдения за изменением растительности на конкретных участках, сопоставимых с размерами фитоценозов. Некоторую информацию о флористическом составе растительности дает пыльцевой анализ в сочетании с определением возраста растительных остатков радиоуглеродным методом. Таким способом приблизительно установлено чередование древесных и кустарниковых пород, преобладающих в растительном покрове в последнем периоде. Однако эти сведения отражают изменения растительного покрова целых климатических зон, а не сукцессию фитоценозов в конкретном месте. И все же для одного из типов растительности, а именно растительности торфяных болот, имеется возможность восстановить сукцессию фитоценозов в течение нескольких тысячелетий (время развития болота). В торфе консервируются неполностью разложившиеся остатки растений, включая споры и пыльцу. Родовая, а часто и видовая принадлежность остатков растений многих видов достаточно надежно устанавливается специалистами. Последовательный анализ образцов торфяного разреза, начиная от дна болота, позволяет реконструировать последовательность смен основных, преобладающих в торфе видов. Остатки разных видов разлагаются неодинаково: одни более полно, другие в меньшей степени, поэтому реконструированный состав растительных сообществ не точно отражает их реальное состояние. Тем не менее такой анализ позволяет в общих чертах реконструировать сукцессию фитоценозов. Например, характеристика почвенного разреза на одном из болот побережья Онежского озера отражает автогенную и аллогенную сукцессии (рис.7.26). Установлены изменения соотношения остатков видов, сохранившихся в торфе, индекса влажности и уровня грунтовых вод. Для определения индекса влажности использована десятибалльная шкала влажности основных видов-торфообразователей (Елина, Юрковская, 1992). Индекс влажности вычислялся как средняя взвешенная величина,

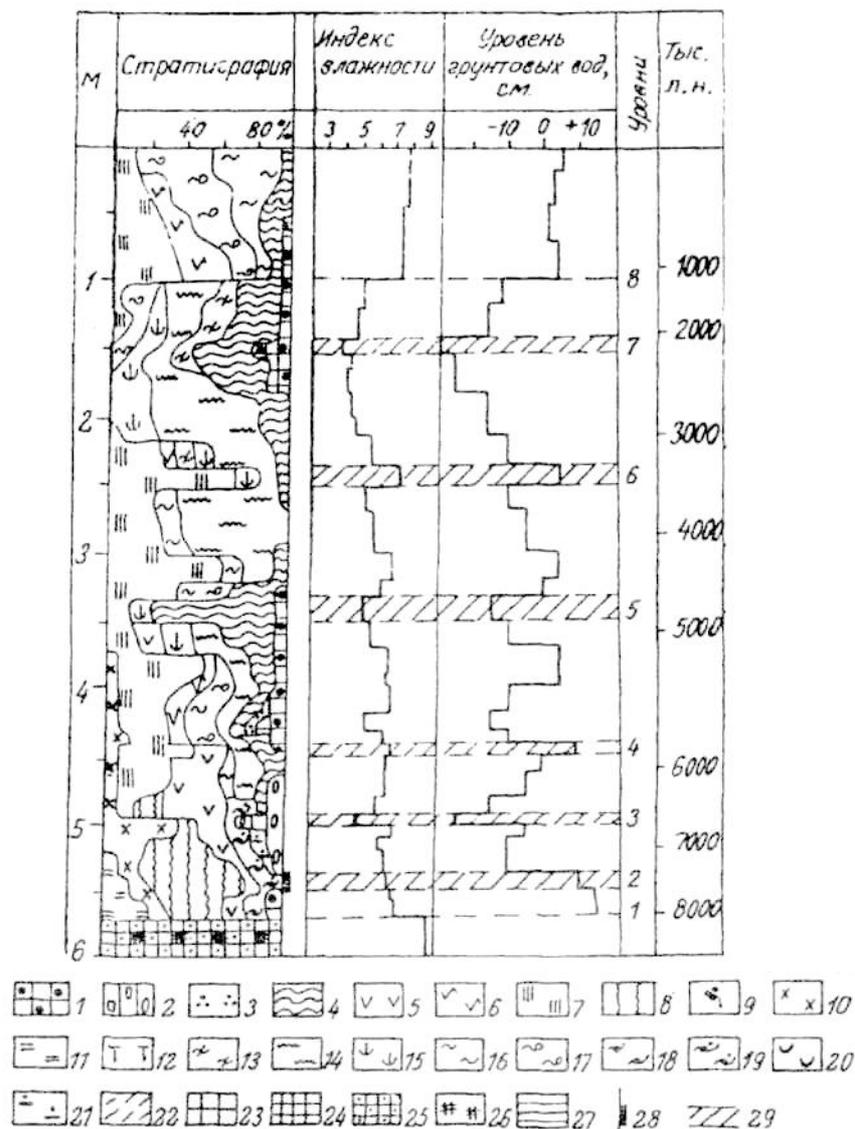


Рис. 7.26. Характеристика разреза на болоте восточного побережья Онежского озера (по: Елина, Антипин, 1992):

1-22—растительные остатки (цифра в скобках соответствует индексу влажности): 1 — *Pinus sylvestris* (1), 2—*Betula pubescens* (1), 3—кустарнички, 4 — *Eriophorum vaginatum* (4), 5—*Carex lasiocarpa* (*Crostrata*) (6), 6 — *Carex limosa* (*C.chordorrhiza*) (7), 7—*Scheuchzeria palustris* (8), 8—*Phragmites australis* (9), 9—*Menyanthes trifoliata* (8), 10—*Equisetum fluviatile* (9), 11 — *Nuphar lutea* (10), 12—*Scirpus lacustris* (*Typha* sp.) (10), 13—*Sphagnum juscv.rn* (3), 14 — *S.magellanicum* (4), 15—*S.angitstifolium* (5), 16—*S.balticum* (7), 17—*S.majus* (9), 18— *S.siibsecundum* (8), 19—*S.teres* (7), 20 — *S.warnstorffii* (6), 21—смесь сфагновых мхов, 22—*Bryales* (*Drepanocladus* sp., *Scorpidium scorpioides*, *Calliergon stramineum*, 23 — сапропелевидный торф, 24 — сапропель, 25—заиленный сапропель, 26—остатки водных и водно-болотных растений в торфе и сапропеле, 27—глина, 28 — место отбора образцов на радиоуглеродный анализ, 29—контактные уровни.

при этом весом служил процент участия вида в торфе. Для оценки уровня грунтовых вод использован принцип актуализма: принималось, что прошлые растительные сообщества существовали в тех же гидрологических условиях, что и современные. Автогенные сукцессии не вызывают сомнения. Для такого утверждения даже не надо искать подтверждения в стратиграфии разреза. Можно сказать, что автогенные сукцессии являются формой существования растительных сообществ. И в данном случае наблюдаются признаки автогенных сукцессии. Уменьшение индекса влажности в отдельные периоды, отражающие изменение видового состава и соотношения видов, могли быть вызваны накоплением торфа и тем самым повышением поверхности болота, т. е. процессом, определяемым растительностью. Впрочем, это могло быть и следствием понижения уровня грунтовых вод, вызванного изменением климата. Известно, что в голоцене климат менялся: холодные и теплые, сухие и влажные периоды неоднократно сменяли друг друга. Уровень Онежского озера понижался и повышался. В связи с этим изменялся гидрологический режим данного болота. Если уменьшение индекса влажности растительности может быть обусловлено как эндогенетическими, так и экзогенетическими процессами, то увеличение индекса влажности не может быть следствием первых. Повышать уровень грунтовых вод, увеличивать обводненность субстрата растительность не может. Появление, исчезновение и вновь появление *Pinus sylvestris*, появление и последующее увеличение обилия *Eriophorum vaginatum*, резкое сокращение и вновь увеличение ее участия в сообществе, а также сходное поведение других видов противоречат логике автогенных сукцессии на болоте. Все эти признаки отражают аллогенную сукцессию. Г. А. Елина и В.К. Антипин (1992) по перепадам уровня грунтовых вод, которым соответствуют и резкие изменения состава торфа, определили контактные уровни. Они считают, что эти уровни соответствуют значительным и относительно быстрым сдвигам в природной среде (температурного и гидрологического режима), приводившим к быстрым автогенным сукцессиям растительности. Рассматривая течение аллогенной климатической сукцессии за 8000 лет, легко обнаружить, что оно волнообразно.

Естественные аллогенные сукцессии, вызванные отложением наилка, приносимого паводковыми водами, и изменением гидрологических условий, постоянно идут в поймах рек. Аллювиальный процесс (накопление наилка) приводит к постепенному подъему поймы над рекой. По мере подъема поймы уменьшаются время затопления паводковыми водами и их высота. С аллювием поступают в почву питательные вещества. Уменьшение емкости приводит к изменению водного режима почв, они становятся в целом суше, сокращается и поступление питательных веществ извне. Толстый слой наилка препятствует развитию кустовых злаков, и преимущество получают длиннокорневищные злаки, способные осваивать новые слои наилка. При уменьшении толщины наилка этот фактор отбора видов ослабевает и в конце концов исчезает, когда уровень почвы поднимается до предельного уровня паводковых вод. Таким образом, постепенно изменяются условия существования растений, меняется экотоп, а соответственно и видовой состав, соотношение жизненных форм и экологических групп. В определенной мере отражает последовательность смены растительных сообществ экологический ряд от низкого уровня поймы к высокому вплоть до превышающего верхнюю границу паводков (Шенников, 1941). В таежной зоне на низком уровне поймы с большим наилком, длительно задерживающейся водой, на переувлажненных

почвах преобладают мезогидрофиты и гидромезофиты, преимущественно корневищные виды, среди них *Equisetum fluviatile*, *Carex gracilis*, *C. vesicaria*, *Phalaroides arundinacea*. При повышении уровня их сменяют мезофиты: корневищные *Bromus inermis*, *Agrostis alba*, *Elytrigia repens*, *Poa pratensis*, *Alopecurus pratensis* и рыхлокустовые, например *Phleum pratense*. В травостое принимают участие и разнотравье, и бобовые (*Trifolium pratense*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*). На высоком уровне появляются более сухолюбивые и менее требовательные к почвенному плодородию виды, в частности *Festuca rubra*, *Agrostis vulgans*, *Anthoxanthum odoratum*, *Antennaria dioica*. Увеличивается роль рыхлокустовых и плотнокустовых злаков, например *Festuca ovina*. В разных частях зоны автогенная сукцессия, вызванная развитием поймы, протекает неодинаково. В приматериковой зоне на низком уровне, на заболоченных участках представлены плотнокустовые растения (например, *Carex cespitosa*) наряду с короткокорневищными (*Carex vesicaria*, *Glyceria aquatica*). Длиннокорневищные же появляются на высоких уровнях. Естественно, и об этом уже говорилось, одновременно идут и эндогенетические процессы, вызванные распределением наилка растительностью.

Автогенные сукцессии возникают при изменении гидрологического режима (снижения или повышения уровня грунтовых вод), вызванного хозяйственной деятельностью человека. Так, А. П. Шенников отмечал, что в пойме реки Волхов, очень болотистой и до постройки Волховской ГЭС, после постройки плотины и подъема воды произошла гидрофилизация лугов: в осочниках стало больше хвоща (*Equisetum limosum*) и болотного разнотравья (*Sium latifolium*, *Menyanthes trifoliata* и др.), в лисохвостниках увеличилась примесь болотного мятлика (*Poa palustris*), уменьшилась замоховелость, почти исчезли сфагновые мхи. Создание водохранилищ обычно приводит к подъему грунтовых вод и заболачиванию прибрежных низинных территорий. Иногда наряду с заболачиванием наблюдаются и иные, парадоксальные на первый взгляд изменения растительности. С образованием Чебоксарского водохранилища произошло затопление пойменных ландшафтов и заболачивание низинных участков. Трансформация растительности прослеживается в пойме до 250 м от уреза воды. В этой полосе оказались и возвышенные суходольные участки с сухими и свежими сосновыми борами. В них наблюдалась ксерофилизация напочвенного покрова; в два-три раза снизилось обилие мезофитов — купены лекарственной (*Polygonatum odoratum*), ландыша майского (*Convallaria majalis*), земляники (*Fragaria vesca*). Вместе с тем в три раза увеличилось обилие мезоксерофитов: вероники колосистой (*Veronica spicata*), астрагала песчаного (*Astragalus arenarius*), тонконога сизого (*Koeleria glauca*). И, наконец, в большом обилии развились псаммофиты — овсяница полесская (*Festuca polesica*), мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), наголоватка васильковая (*Jurinea cyanoides*). Эта сукцессия обусловлена изменением ветровой обстановки в прибрежной зоне: увеличением скорости ветра над открытой водной поверхностью, что приводит к большому испарению воды (физическому и транспирации) и засыпанию песком прибрежной растительности (Краснов, 1991).

Большие масштабы приобрели за последние десятилетия аллогенные сукцессии, вызванные осушением территорий, снижением уровня грунтовых вод. Заболоченные территории осушаются с целью введения в сельскохозяйственный оборот новых земель. В этих случаях естественной сукцессии растительного покрова не наблюдается, земли идут под сельскохозяйственные культуры, создаются культурные пастбища и сенокосы.

На больших площадях (например, в Карелии) болота осушают, чтобы создать благоприятные условия для естественного формирования продуктивных лесов. Изменение растительности в этом случае может рассматриваться как аллогенная сукцессия. Часто снижение уровня грунтовых вод является следствием иной хозяйственной деятельности, не направленной непосредственно на осушение. Строительство карьеров для добычи полезных ископаемых, забор воды на орошение приводят к опусканию грунтовых вод и тем самым к сукцессиям растительности на обширных территориях.

Понижение уровня грунтовых вод не только уменьшает ресурсы воды для растений, но и вызывает изменения комплекса иных экологических факторов. Например, на болотах интенсифицируется разложение растительных остатков (торфа), снижается кислотность, в результате создаются благоприятные условия для новых видов растений — более требовательных к почвенному питанию. В аридном климате на суглинистых и глинистых почвах, где испарение превышает осадки, миграция воды в верхний горизонт почвы часто приводит к его засолению и, как следствие, к ограничению возможности существовать в этих жестких условиях большинству ранее произраставших растений.

Рассмотрим изменения растительности за 13 лет после осушения верхового болота (табл.7.8). До осушения экотоп был резко дифференцирован по уровню увлажнения: на мочажины (полностью покрытые водой), ковры (уровень грунтовых вод у поверхности) и кочки. После осушения во всех элементах снизился уровень грунтовых вод. Появились признаки разложения верхнего торфяного горизонта. Зольность в слое до 10 см увеличилась с 10,9 до 14,6%, а кислотность рН снизилась с 3,8 до 4,2. На глубине 30-40 см эти показатели не изменились. Несомненно, что содержание доступных для питания растений азота и минеральных элементов питания в корнеобитаемом слое увеличилось. В мочажинах гидрофильные *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes triflorata*, *Comarum palustre* в первые пять лет снизили жизненность и обилие. Через 13 лет первые два вида перестали вообще играть заметную роль в сообществах, отмерли болотные растения. Образовались сообщества из мезотрофного разнотравья. Доминирующим видом стал *Calamagrostis neglecta*, требующий меньше влаги. Менее радикально перестроилась растительность кочек, поскольку режим влажности здесь изменился несущественно, но все же отреагировали сфагновые мхи: *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium* в первые же годы снизили свою жизненность. Кустарнички же, приспособленные к колебаниям увлажнения, улучшили свой рост. По окрайкам кочек повысилось участие *Calamagrostis neglecta*. На бывших мочажинах и коврах начал формироваться древостой: на месте редкой тонкоствольной березы возникает смешанный древостой. Появилась сосна обыкновенная (15 000 экз/га с годичным приростом 13-49 см) и ель сибирская (900 экз/га, годичный прирост 17 см). Достаточно высокий прирост хвойных обеспечивает в дальнейшем формирование нормального древостоя. Обычно при осушении верховых болот с участием сосны ее жизненность ухудшается и сосна, не сформировав древостоя, отмирает. Это объясняется тем, что на верховых болотах отбираются особые формы сосны, адаптированные к избытку влаги и не способные в достаточной мере изменить метаболизм при смене водного режима. Быстрое изменение экотопа при осушении болота вызывает скоротечную аллогенную сукцессию.

После постройки плотин обсыхание земель ниже по течению реки, а также отбор воды на орошение в аридной зоне вызывают радикальную

Таблица 7.8

Изменения растительного покрова верхового болотл
под влиянием осушения (по: Грабовик, 1989)

Фитоценозы и их фрагменты	Микро-рельеф	До осушения		После осушения			
		УГВ, см	Пло-щадь, %	через 5 лет		через 13 лет	
				УГВ, см	Пло-щадь, %	УГВ, см	Пло-щадь, %
<i>Carex lasiocarpa</i> — <i>Menyanthes trifoliata</i> .	Моча-жина	+2-+5	55	-	-	-	-
<i>Carex lasiocarpa</i> — <i>Sphagnum subsecundum</i>	Ковер	0-1	15	-	-	-	-
<i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Calamagrostis neglecta</i> — <i>Menyanthes trifoliata</i>	-	-	-	2-22	58	-	-
<i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Calamagrostis neglecta</i> — <i>Salix myrtilloides</i>	-	-	-	2-19	18	-	-
<i>Carex lasiocarpa</i> + <i>Calamagrostis neglecta</i> — <i>Galium palustre</i>	-	-	-	2-19	14	-	-
<i>Calamagrostis neglecta</i> — <i>Comarum palustre</i>	-	-	-	-	-	14-24	27
<i>Calamagrostis neglecta</i> — <i>Salix myrtilloides</i>	-	-	-	-	-	15-30	54
<i>Calamagrostis neglecta</i> — <i>Galium palustre</i>	-	-	-	-	-	10-25	6
<i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Andromeda polifolia</i> — <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. magellanicum</i>	-	13-25	30	-	-	-	-
<i>Chamaedaphne calyculata</i> + <i>Andromeda polifolia</i> — <i>Sphagnum magellanicum</i>	Кочки	-	-	17-44	19	20-45	8
<i>Betula pubescens</i> — <i>Chamaedaphne calyculata</i> — <i>Sphagnum magellanicum</i>	Прист-вольные кочки	-	-	17-50	1	-	-
<i>Betula pubescens</i> — <i>Chamaedaphne calyculata</i>	Прист-вольные кочки	-	-	-	-	25-50	5

Примечание. Знаком "+" отмечен уровень грунтовых вод (УГВ) выше поверхности сфагнового покрова.

и быструю перестройку растительности. С начала 60-х годов изъятие колоссальных объемов воды для орошения земель привело к изменению экосистем долины Амударьи на территории около 19 тыс. км² (Кабулов, 1981). Зарегулирование стока Сырдарьи вызвало обсыхание и опустынивание гидроморфных почв на площади более 9 млн га (Плисак, 1981). До 1976 г. р. Или, впадающая в оз. Балхаш, оставалась последней в Средней Азии рекой с незарегулированным стоком. В дельте Или с мая по сентябрь происходили половодья, их уровень колебался в зависимости от режима таяния снега и ледников. Преобладали гидроморфные почвы, формирующиеся в условиях неглубокого залегания грунтовых вод с капиллярным поднятием влаги. Регулярное промывание почв паводко-

выми водами препятствовало засолению верхних горизонтов почвы даже несмотря на заметную минерализацию грунтовых вод. Конечно, были и засоленные почвы. После строительства Капчагайской ГЭС летние паводки сменились ранневесенними искусственными спусками воды из водохранилища. Площадь затопляемой зоны стала непостоянной, пополнение грунтовых вод резко сократилось. На значительных территориях уровень грунтовых вод постоянно снижался. Растения всё в большей мере обеспечивались водой только за счет осадков (а их здесь немного— 130-150 мм) и конденсационной влаги. Прекратилось промывание почв. Миграция влаги осадков и конденсата к поверхности почвы приводила к засолению почв на больших территориях. Значительно увеличилось содержание солей в грунтовых водах. Такое изменение экотопа послужило причиной аллогенных сукцессии растительности, ее опустынивания. Мезофильные и гидрофильные виды стремительно замещались все более ксерофильными и менее требовательными к почвенному плодородию видами, вплоть до типичных пустынных видов. При засолении почв стали преобладать солевыносливые виды и типичные галофиты. Приведем схему сукцессии в разных элементах рельефа и на почвах разного механического состава (табл.7.9). Схема наглядна и не требует подробных объяснений. Отметим только, что во всех (кроме одного) динамических рядах за 70 лет произошла полная ксерофитизация растительности. Лишь на прирусловых отмелях, на песчаном аллювии изменения не зашли столь далеко и образовались сообщества мезофитов. Это объясняется тем, что уровень грунтовых вод здесь понизился не столь сильно, как в других элементах рельефа, и паводковые воды, по-видимому, пополняют запасы влаги для растений.

Деструкционные сукцессии. Причиной рассмотренных аллогенных сукцессии является изменение экотопа, при этом непосредственного разрушения растительного покрова не происходит. Меняются условия среды, в связи с чем меняют обилие и исчезают одни виды и появляются другие. Иные механизмы сукцессии при постоянных, регулярных деструкциях растительного покрова. Мы рассмотрим аллогенные сукцессии, возникающие при сенокосении и выпасе человеком скота.

Сенокосение является фактором прямого отбора растений. Виды, размножающиеся семенами и имеющие поздние по сравнению с сенокосом сроки плодоношения, если и попадают в сообщества со стороны, не имеют шансов удержаться в нем. Прежде всего это однолетники и двулетники. Сокращаются, естественно, возможности возобновления и у многолетних видов с поздним семеношением. При раннем сенокосении, например, изреживаются и исчезают частично или полностью из травостоя погребки (*p.Rhinanihus*), лютики (*p.Ranunculus*), таволга вязолистная (*Spiraea ulmifolia*), некоторые зонтичные. Преимущество приобретают злаки, способные к кущению и размножающиеся вегетативным путем. Внутри популяций луговых растений идет отбор форм, раннецветущих и плодоносящих до сенокосения. Срезание основной массы фотосинтезирующего аппарата (находящегося выше уровня срезания), особенно у высокорослых растений, приводит к их истощению и снижению обилия. Видимо, это еще одна причина, приводящая к сокращению численности зонтичных и таволги. Сенокосение, особенно раннее, задерживает развитие корневых систем, поскольку сокращается приток к ним веществ, синтезируемых в надземных органах. В результате снижается продуцирование фитомассы. По-видимому, этим можно объяснить результаты опыта, проведенного Т. А.Работновым (табл.7.10). На двух участках в течение девяти

лет производилось сенокошение: на одном в ранние сроки — 20 июня, на втором — 20 июля. После этого травостой был скошен на обоих участках в один и тот же срок — 3 июля. Оказалось, что урожай, а значит и жизнеспособность большинства видов, был выше в 1,5 раза при поздних сроках сенокошения. Более высокий урожай после ранних сроков сенокошения у *Lysimachia nummularia*, *Galium rubioides*, *Achillea millefolium* объясняется низкорослостью этих видов, развитию которых способствует удаление высоких растений.

Таблица 7.10

Фитомасса (г/4м²) после
девятилетнего сенокошения на участках
с разными сроками скашивания
(по: Работнов, 1966)

Виды	Сроки скашивания	
	20.06	20.07
<i>Agropyron repens</i>	95	120
<i>Agrosiis gigantea</i>	48	56
<i>Alopecurus pratensis</i>	48	56
<i>Brom-us inermis</i>	3	25
<i>Fistuca. pratensis</i>	32	65
<i>F. rub ma</i>	13	8
<i>Phleum prattnst</i>	9	15
<i>Poa palustris</i>	13	18
<i>P.pratensis</i>	52	49
<i>P.trivialis</i>	5	12
Всего злаков и осок	465	603
<i>Trifolium hybridum</i>	22	36
<i>Tr.pratense</i>	44	123
<i>Lathymys pratensis</i>	7	106
<i>Vicia cracca</i>	47	53
Всего бобовых	120	318
<i>Achillea millefolium</i>	71	36
<i>Asperula aparine</i>	2	19
<i>Carum carvi</i>	1	7
<i>Cirsi%an setosum</i>	25	15
<i>Filipenduia ulmaria</i>	-	3
<i>Galiv.m rubioides</i>	115	36
<i>Geranium pratense</i>	113	276
<i>Gleckoma kederacea</i>	3	1
<i>Inula britannica</i>	-	-
<i>Libanotis intermedia</i>	18	13
<i>Lysimachia nummularia</i>	11	3
<i>Ranunculus acer</i>	1	5
<i>R.auricomus</i>	9	22
<i>Rumex cov.jertus</i>	4	60
<i>Stellaria graminea</i>	14	14
<i>Taraxacum officinale</i>	20	17
<i>Tkalictrum angusiifolium</i>	5	55
<i>Veronica longifolia</i>	15	30
Всего разнотравья	429	615
Всех растений	1014	1536

Примечание. Приведены виды, имеющие урожай более 3г на 4 м .

Если бы дело ограничивалось только отбором видов, то сукцессия наблюдалась бы непродолжительное время после перевода травяного со-

общества в режим сенокосения. В дальнейшем сенокосение можно было бы рассматривать как постоянно действующий экотопический фактор, который после стабилизации сообщества не вызывает изменений растительности. Однако с удалением фитомассы из круговорота исключаются азот, фосфор, калий, кальций и другие элементы питания, извлеченные из почвы и содержащиеся в органическом веществе. Это приводит к истощению почвы. В результате преимущество получают менее требовательные к почвенному богатству виды, а количество производимой фитомассы уменьшается. По этой, в частности, причине для получения высоких и устойчивых урожаев на лугах необходимо периодически возвращать в почву элементы питания в виде удобрений. Итак, для аллогенных сукцессий, вызванных сенокосением, характерно исчезновение однолетних и двулетних растений, сокращение участия в травостое позднецветущих видов, увеличение доли злаков, в некоторых случаях и бобовых, сокращение обилия и исчезновение высокорослых растений, снижение продуктивности сообществ.

Как уже говорилось ранее, умеренный выпас диких и домашних животных, хотя и является фактором деструкции растительности, он не только не приводит к деградации, но и способствует стабильному и нормальному существованию растительных сообществ. В частности, еще в начале века И. К. Пачоский (1908, 1917) впервые показал, что в устойчивом состоянии типично степные сообщества могут поддерживаться только при выпасе животных, в отсутствие же его разрастаются корневищные и бурьянистые виды. В песчаных пустынях разрушение поверхностной плотной корки и ковра *Tortula dtserorum* копытцами овец способствует существованию пустынных видов: песчаной осоки (*Carex arenaria*), джужгунов (*p. CaUigonum*), и поддерживает их продуктивность вдвое (и более) выше, чем без выпаса. Чрезмерный же выпас вызывает существенные изменения растительности, в конечном счете ее деградацию. Такая сукцессия называется *пастбищной дигрессией*. Непосредственное влияние выпаса на растения выражается в стравливании (отчуждении) части надземных побегов, поломке растений, вытаптывании их. Выпас влияет на растения через изменения почвы. На переувлажненных почвах формируется микрорельеф из западин и кочек. Часто основой кочек служат растения, образующие плотные дернины, слаборазрушаемые и плохо поедаемые животными, например *Deschampsia cespitosa*. Одновременно почва уплотняется и может происходить заболачивание. Разрушается структура верхнего горизонта, тем самым изменяются физические свойства почвы: скважность, водопроницаемость, аэрация, водный и воздушный режимы; она становится менее благоприятной для развития большинства видов. Возрастание капиллярности почвы способствует подъему воды из нижних горизонтов к поверхности, увеличивается испарение, и в сухую погоду корнеобитаемые слои пересыхают. В почвах, склонных к засолению, происходит засоление верхних горизонтов. Все эти процессы усиливаются с увеличением пастбищной нагрузки. Но и без увеличения выпаса, при постоянной, но значительной нагрузке последствия год от года могут проявляться в большей мере в результате кумулятивного эффекта — к изменениям среды и деструкциям растительности добавляются новые. Непосредственные деструкции растительности и среды влекут за собой изменение растительности — сукцессию растительных сообществ. Пастбищные дигрессии проявляются в изменении состава и соотношения обилия видов, в снижении проективного покрытия и продуктивности, и обычно (в отсутствие заболачивания) к некоторой ксерофитизации растительности.

Растения разных видов обладают разной устойчивостью к выпасу. Представители крупного разнотравья (зонтичные, герани, некоторые сложноцветные, из лютиковых — василистники и др.), имеющие хрупкий стебель, ломаются и вытаптываются в первую очередь. Подвержены затаптыванию верховые злаки—timoфеевка луговая (*Phleum pratense*), коостер безостый (*Bromopsis inermis*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), бекмания (*Beckmannia eruciformis*), в меньшей степени лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*). Более выносливы низовые злаки: овсяница красная (*Festuca rubra*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), полевица тонкая (*Agrostis tenuis*); из бобовых клевер ползучий (*Trifolium repens*). У крупных растений, фотосинтезирующий аппарат которых вынесен относительно высоко над поверхностью почвы, при стравливании прекращается снабжение пластическими веществами их репродуктивных органов, поэтому возможности отрастания ограничиваются. У низовых злаков значительная часть листового аппарата сохраняется, чем обеспечивается возможность восстановления растений (появление отавы—осеннее отрастание). Существенное значение для восстановления низовых пастбищных злаков имеют почки возобновления, оставшиеся нетронутыми и появившиеся вновь. Если у животных есть выбор, то преимущественно стравливаются растения, более привлекательные для скота по вкусовым качествам. Если они к тому же менее стойки к вытаптыванию (что часто совпадает), то являются первыми кандидатами на исчезновение из сообщества. Мало привлекательны для скота как многолетние (одуванчик— *Taraxacum officinale*, лютики, кульбаба осенняя—*Leontodon autumnalis*, лапчатка гусиная— *Potentilla anserina*, татарники—*p.Cirsium*, чертополохи—*p.Carduus* и др.), так и однолетники (гречишка птичья—*Polygonum aviculare*, пастушья сумка— *Capsella bursa-pastoris* др.). В соответствии с устойчивостью видов к выпасу и происходит смена сообществ при пастбищной дигрессии. Первым выпадает крупное разнотравье, вместе с ним и вслед за ним крупные злаки, и начинают преобладать устойчивые к выпасу низовые злаки. Одновременно начинают внедряться многолетние сорняки. При разрушении дернины и поверхности почвы с изреживанием травостоя появляются однолетние сорняки, которые при очень сильном сбое могут стать преобладающими на пастбище.

Конкретный ход пастбищной дигрессии своеобразен в зависимости от климата, почвы и типа растительности.

В Забайкальских степях А.А.Горшкова (1977) проследила отношение к пастбищному режиму 77 распространенных видов. При выпасе скота сокращается обилие 26 из них. Это мезофильные виды с ломким стеблем (*Hemerocallis minor*, *Gahnm verum*, *Thalictrum foetidum*, *Th.petalotdeum*, *Poligonatum officinale*, *Clematis hexapetala*, *Poligonum angustifolium*), а также виды, хотя и обладающие повышенной активностью, но хорошо поедаемые (*Trigonella ruthenica*, *Stipa baicalensis*, *Helictotrichon schellianum* и др.). Много оказалось видов (33), индифферентных к выпасу. В основном это плохо поедаемые растения, преимущественно розеточной и полурозеточной формы роста, устойчивые по этой причине к стаптыванию, а главное, по-видимому, единично встречающиеся (*Oxytropis mynophylla*, *O.caespitosa*, *O.xihformis*, *Androsace incana*, *Bupleurum scorzonifolium*, *Crepis tenuifolia*, *Cymbaria daurica* и др.). Третья, также достаточно многочисленная группа (21 вид) включает в себя виды, увеличивающие свое обилие при выпасе. К ней относятся непоедаемые, большей частью опушенные виды (*Leontopodium leontopodioides*, *Veronica incana*, *Thymus serpyllum*, *Caragana microphylla*, *Stellera chamaejasme*, *Potentilla acaulis* и др.). Часть видов хотя

хорошо поедается животными, все же сохраняет свои позиции на пастбище благодаря вегетативному размножению и образованию укороченных побегов [*Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*). При сильном сбое появляются и разрастаются рудеральные многолетники (*Urtica dwica*, *Polygonum aviculare*, *Chamaerhodos erecta*) и однолетние сорняки. В сукцессии возрастает роль эуксерофитов. На четырех стадиях дигрессии, выделенных А.А.Горшковой, процент участия ксерофитов увеличивается и соответственно составляет 18, 54, 60 и 91%.

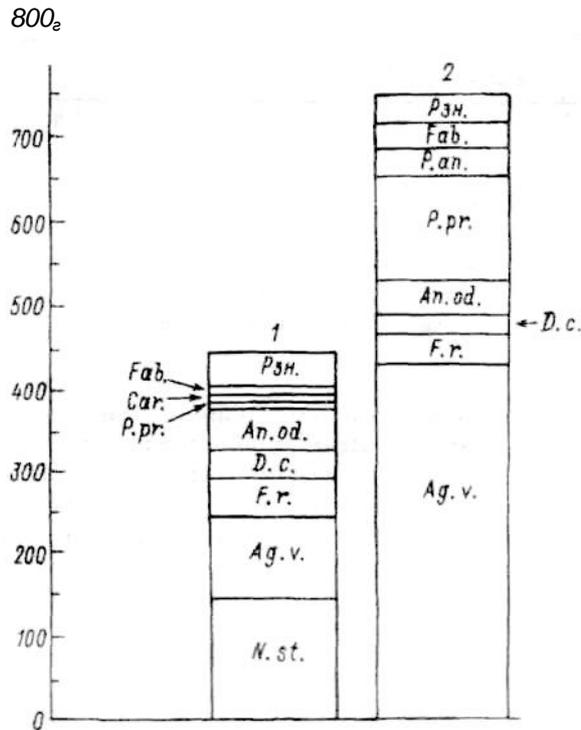


Рис. 7.27. Влияние пастьбы скота на белоусовый луг (по: Шенников, 1941).

1 — луг без пастьбы, 2 — пастбище.

N.st. — *Nardus stricta*, Ag.v. — *Agrostis vulgaris*, F.r. — *Fesiuca rubra*, D.c. — *Descampsia caes-pitosa*, An.od. — *Anthoxanimum odoratum*, Car. — *Carex*, P.pr. — *Poa pratensis*, Fab. — бобовые, Pзн. — разнотравье, P.an. — *Poa annua*. По оси ординат — среднее число побегов на 400см².

Обычно ксерофилизацию объясняют снижением запасов влаги в почве, в результате увеличения испарения воды из разбитой почвы. Мы думаем, что это только одна из причин. Ксерофиты, как правило, обладают более упругими стеблями, более устойчивыми к вытаптыванию. А при уменьшении участия сравнительно "нежных" мезофитных растений, естественно, доля ксероморфных увеличивается. На бедном лугу в окрестностях Вологды при интенсивном выпасе в несколько раз увеличилась численность *Agrostis vulgaris* (рис.7.27) вида, выдерживающего вытаптывание и хорошо отрастающего после сраживания. Бобовые увеличились за счет разрастания *Trifolium repens*. На первый взгляд удивляет исчезновение белоуса (*Nardus stricta*) — плотнодерновинного и плохо поедаемого животными. А. А. Шенников объясняет это тем, что белоус не выдерживает вытаптывания, кроме того, скот, захватывая жесткий белоус вместе с другими ра-

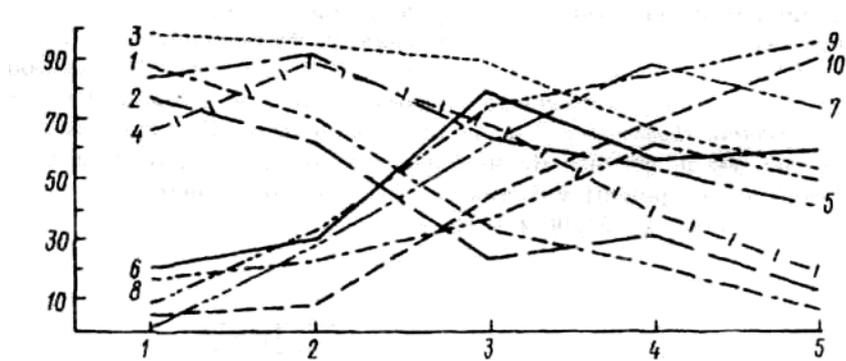


Рис. 7.28. Влияние выпаса на постоянство видов травяного яруса березняков (по: Федоров, 1988).

1—*Aconitum napellus*, 2—*Pleurospermum walense*, 3—*Lathyrus vernus*, 4—*Melica nutans*, 5—*Maianthemum bifolium*, 6—*Alchemilla* sp., 7—*Prunella vulgaris*, 8—*Origanum vulgare*, 9—*Trifolium repens*, 10—*Festuca pratensis*. По оси абсцисс — градации фактора выпаса, по оси ординат — постоянство видов, %.

стениями, выдергивает его с корнем. Примесь разнотравья состоит из невысоких *Leontodon autumnalis*, *Achillea millefolium*, *Brunella vulgaris*, *Plantago media*, *Alchimilla* и др. Ксерофилизации растительности здесь не наблюдается, поскольку заметное уплотнение и оголение почвы еще не произошло, а снабжение водой за счет грунтовых вод и осадков в условиях умеренного климата оказывается вполне достаточным для мезофитов. Общие для пастбищных дигрессий черты наблюдаются и при выпасе скота в лесах. Например, в сосняках и березняках сокращается обилие крупного разнотравья, участие хорошо поедаемых видов и возрастает роль приземистых, имеющих прикорневые листовые розетки, быстро восстанавливающих вегетативные побеги и плохо поедаемых видов, внедряются рудеральные виды (рис. 7.28).

В последние десятилетия все чаще наблюдается начало аллогенных сукцессии, вызываемых промышленным загрязнением воздуха. Например, в лесах Венгрии под влиянием загазованности сернистым газом, окисью азота, хлором и другими соединениями происходит усыхание дуба скального и дуба черешчатого, ольхи черной, бука (Jacucs, 1987). Кислотные дожди нередко приводят к увеличению роли в сообществах ацидофильных видов (Wittiy и др., 1987).

В заключение необходимо 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, поскольку лежащие в их основе эндогенетические и экзогенетические процессы неотделимы друг от друга. Флуктуации, автогенные и аллогенные сукцессии есть составляющие непрерывного изменения растительности. Различаем же мы их по степени обратимости изменений (флуктуации) и по преобладающим причинам, заключенным либо в сообществах (автогенные сукцессии), либо вне их (аллогенные сукцессии). При флуктуации полной обратимости не может быть, поскольку не прекращается автогенная сукцессия; так же как в ходе аллогенных сукцессии наблюдаются эндогенетические процессы.

ГЛАВА 8. О КЛАССИФИКАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ

Разнообразие растительного покрова отражается в классификации фитоценозов. Существует много подходов к классификации растительности, различающихся как признаками, используемыми при отнесении растительных сообществ к тем или иным классификационным единицам (классификационные единицы обычно называют *синтаксонами*), так и самой процедурой классификации. По принципам, положенным в основу классификаций, их можно условно разделить на четыре группы: 1) морфолого-флористические, 2) флористические, 3) топологические, 4) эколого-динамические.

В нашей стране наиболее широко применяются *морфолого-флористические* принципы. Основными синтаксонами в таких классификациях являются ассоциация, группа ассоциаций, формация, класс формаций, тип растительности. Для объединения в один синтаксон используются видовой состав с учетом обилия видов, преобладающие жизненные формы. Так, к низшей классификационной единице могут быть отнесены фитоценозы с доминированием одинаковых видов (или группы видов) во всех основных ярусах. Иногда принимается во внимание и наличие в фитоценозах одной и той же экологической группы видов, являющейся индикатором условий местообитания. С повышением синтаксономического ранга набор признаков уменьшается. Например, к одной формации могут относиться фитоценозы с доминированием одного и того же вида, (группы видов) в одном, господствующем ярусе. Например, формация лисохвоста (*Alopecurus pratensis*), формация осинников (*Populus tremula*). На уровне класса формаций, типа растительности признаков не только меньше, но они имеют и более общий характер. Например, в один класс формаций включаются все леса, в древостое которых господствуют мелколиственные породы (*Populus tremula*, *p. Betula*, *Alnus glutinosa* и т.д.), или все темнохвойные леса (*p. Ргсеа*, *p. Abies* и т.д.). Тип растительности объединяет фитоценозы с господством еще большего набора видов, но сходных тем, что они относятся к одной жизненной форме (в широком ее понимании). Например, степной и луговой типы растительности различаются тем, что в фитоценозах первого существенную роль играют ксерофитные злаки, а луга образованы преимущественно многолетними мезофитными травами.

Во *флористических* классификациях базой служит список видов, обнаруженных в фитоценозе. Обилие видов может приниматься во внимание на определенных этапах классификации, но обязательного значения не имеет. Наиболее распространены принципы классификации, разработанные И. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Система синтаксонов включает в себя ассоциацию, союз, порядок, класс. Основной единицей считается ассоциация. Однако используются единицы и более низких рангов, чем ассоциация— субассоциация, вариант, фация. Процесс классификации включает в себя два этапа. На первом в массиве описаний выявляются группы дифференциальных видов, с помощью которых он разделяется на классификационные единицы неопределенных рангов. На втором этапе устанавливаются характерные виды для таксонов определенного ранга. Для выявления дифференциальных видов исключаются из рассмотрения виды, имеющие высокое и низкое постоянство. Пороги отбрасывания устанавливаются исследователем (например, 65-70% и 5-10%). Далее описания сортируются таким образом, чтобы в одной классификационной единице оказались описания, содержащие одну и ту же группу видов, совместно встречающихся с относительно высоким постоянством (например, выше

50%). Такие виды и считаются дифференциальными. По существу, это группы сопряженных видов. Естественно, в отдельных описаниях одной классификационной единицы могут быть представлены не все, а только часть дифференциальных видов. При определении характерных для данного синтаксона видов используется весь видовой список. Характерными для синтаксона считаются виды, преимущественно встречающиеся в фитоценозах данного таксона, а также те, которые хотя и встречаются в других синтаксонах, но оптимально развиваются в том, для которого они признаны характерными. Строгих критериев для выделения характерных видов не устанавливается. Могут приниматься во внимание, кроме постоянства и обилия видов, их экологические особенности. Следует отметить, что ранг синтаксона может меняться при увеличении числа описаний, включаемых в анализ. Ограничения на выделения характерных видов не устанавливаются, поэтому результаты классификации у разных авторов могут оказаться неодинаковыми. Существует много модификаций метода Браун-Бланке.

В основе *топологических* классификаций лежит распределение фитоценозов (описаний) в координатной сетке, осями которой являются факторы среды: обычно влажность и почвенное богатство. Система координат может быть и многомерной (например, добавляется проточность увлажнения). Примером наиболее разработанной топологической классификации служит классификация лесов украинской школы лесотипологов (Алексеев, 1915, 1928; Воробьев, 1953). Представители этой школы используют три единицы: тип древостоя, тип леса и тип лесного участка. Существенную роль играет использование понятий "коренной тип древостоя" (образовавшийся в природных условиях без внешнего вмешательства, климатовый) и "производный тип древостоя" (возникающий в результате пожаров, рубок и восстанавливающийся в коренной). К одному типу лесного участка относятся все участки, занимающие одинаковое положение в системе координат "влажность — богатство почвы". По влажности выделено пять градаций (групп), по богатству почвы — четыре. Всего имеется 20 типов лесного участка. Древостой одинаковых типов лесного участка в разных климатических условиях может быть образован разными древесными породами, поэтому в рамках лесного участка выделяются типы леса по коренной породе. В пределах одного типа леса выделяются типы древостоев по преобладающей древесной породе. Таким образом, в один тип леса включаются коренной и производные древостой. В классификации используются не только древесные породы, но и виды других жизненных форм в качестве индикаторов условий местообитания.

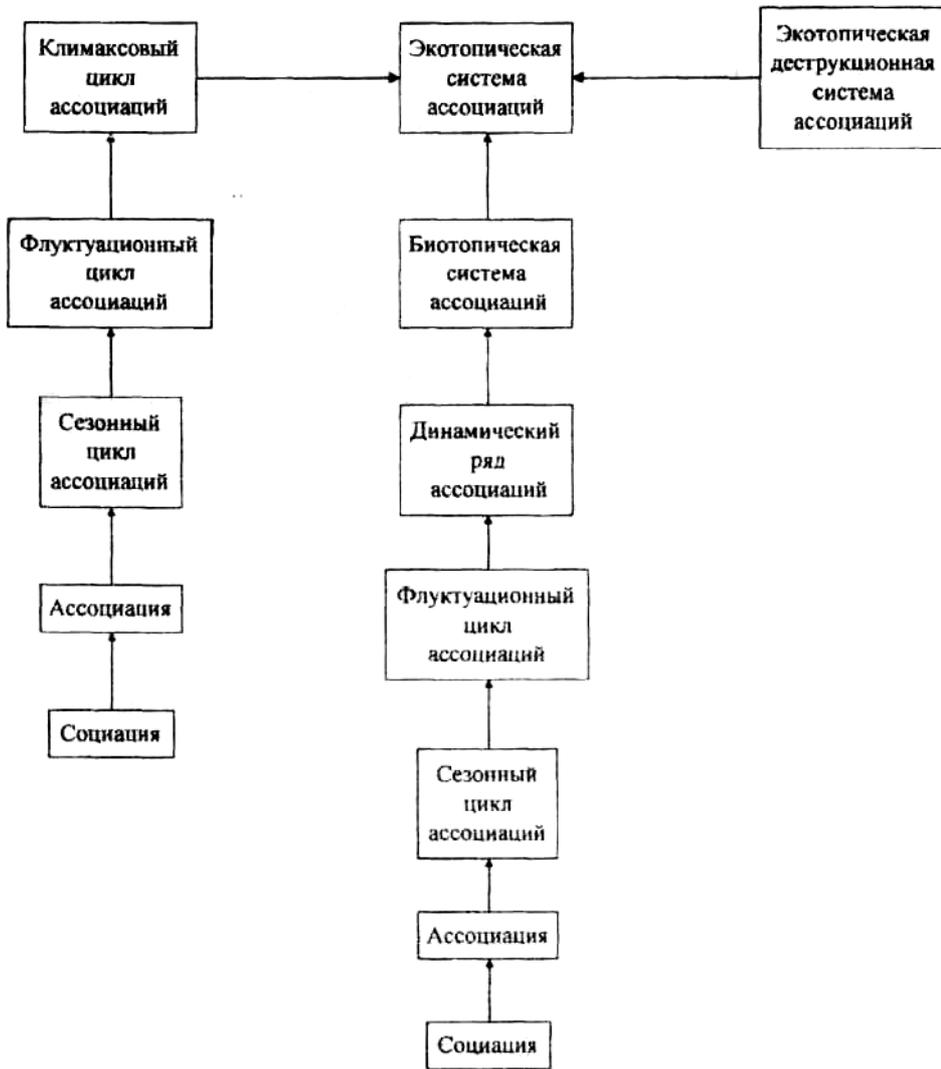
Топологическую классификацию описаний растительности использовал Л. Г. Раменский (1935) при выделении и характеристике природно-хозяйственных типов земельных участков. По экологическим шкалам определяется положение каждого описания в системе экологических координат, т. е. устанавливается его оценка по шкалам увлажнения, богатства почвы, засоления и т.д. Описания участков, получивших близкие экологические оценки по шкалам, группируются по сходству состава растительности. Такие группы описаний участков, сходные экологически и по составу растительности, считаются одной ассоциацией. Ассоциации могут объединяться в более крупные единицы—группы ассоциаций, прежде всего по признакам почвы и местоположения, а также по близости ботанического состава усредненных списков видов ассоциаций. Наряду с ассоциациями Л. Г. Раменский выделял "природно-производственные обобщенные единицы" — тип земель (и группы типов). При их выделении и

характеристике принимались во внимание не только состав растительности и его экологические характеристики, но прежде всего хозяйственные признаки — урожайность, потребность в удобрениях и определенных приемах агротехники и т. п.

Эколого-динамическая классификация отличается от других тем, что отражает смены сообществ во времени. Элементы динамической классификации наиболее ясно выражены в лесной типологии. В современной трактовке типа леса принимаются во внимание по крайней мере два момента: к одному типу леса относятся лесные сообщества, во-первых, находящиеся в одинаковых условиях местообитания, и, во-вторых, имеющие сходную динамику (Рысин, 1983). Очевидно, что тип леса может включать в себя лесные сообщества (насаждения), образованные разными древесными породами, в тех случаях, когда в процессе развития происходит смена пород. Отсюда возникает необходимость использования типологической единицы более низкого ранга—типа насаждения, объединяющего лесные участки со сходными условиями местообитания и одним и тем же эдификатором (одной или несколькими древесными породами). Такой подход осуществляется рядом ученых. С.Я.Соколов (1929) предлагал объединить лесные сообщества, сменяющие друг друга в результате смены пород, в динамические ряды, которые можно рассматривать как классификационные единицы. В. П. Колесников (1956), развивая идеи С.Я.Соколова и Б. А. Ивашкевича (1933), обосновал понятие тип леса как динамической единицы, включающей в себя разные стадии развития леса, объединенные коренным сообществом. Признаки динамической классификации имеются в упоминавшейся ранее топологической классификации лесов украинской школы лесотипологов. Однако в полной мере динамический принцип в лесной типологии не реализован. Не нашли отражения в классификационных единицах сезонная и флуктуационная изменчивость, изменения сообществ в связи с возрастными состояниями эдификаторов в рамках типа насаждения, состояния сообществ после деструкции. Нами (Ипатов, 1990) сделана попытка составления такой иерархической системы классификационных единиц на основе схемы автогенных сукцессии (табл.).

Разнообразие классификаций далеко не исчерпывается приведенными примерами. Более того, даже нередко у авторов, опирающихся на одинаковые принципы, наблюдается различие в их реализации. Подробное изложение различных способов классификации и полный их сравнительный анализ выходят за рамки, определенные для данного учебника. Более детально ознакомиться с ними можно, обратясь к работам Д. В. Воробьева (1953), В.Д.Александровой (1969), Б.М.Миркина (1989), И. Х. Блюментала (1990). В них содержится и библиография по проблеме классификации растительных сообществ. Без классификации фитоценозов геоботанику не обойтись, когда он имеет дело с большим количеством описаний. Процесс классификации представляет собой сравнительный анализ описаний, а конечный результат его, т.е. собственно классификация, дает представление о разнообразии растительных сообществ. При характеристике растительности какой-либо территории или совокупности различных фитоценозов (например, с господством одной жизненной формы, сходных экологически и т.п.) классификация является необходимым этапом. Конечно, далеко не в каждом исследовании более или менее развернутая классификация нужна или даже возможна. Но практически всегда исследователь имеет дело с неодинаковыми объектами. При их характеристике возникает потребность "свернуть" информацию в компактную форму. В этом случае оказывается полезным определить, к

Динамическая система классификационных единиц



какой элементарной (низшей) классификационной единице относятся объекты исследования. Такой универсальной элементарной единицей может быть *ассоциация*, если она объединяет фитоценозы, сходные по составу эдификаторов (создификаторов), субэдификаторов, по жизненности эдификаторов. Могут быть приняты во внимание виды-индикаторы, отражающие состояние биотопа, а также характер горизонтального сложения. Такого рода элементарная единица выделяется при классификациях, даже если они основываются на разных принципах. Только она имеет разные названия: ассоциация, социация (Du Rietz, 1930; Алехин, 1935), фация (Braun-Blanquet, 1964). Эта единица удобна тем, что объединяет фитоценозы сходные и флористически, и морфологически, и динамически (занимают близкое положение в динамических рядах). Дальнейшие операции с ней, организация в синтаксоны более высокого ранга возможны при использовании любых подходов (принципов) к классификации.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л., 1969. 257 с.
- Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л., 1975. 225 с.
- Блюменталь И. Х.* Очерки по систематике фитоценозов. Л., 1990. 224 с.
- Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 228 с.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара. М., 1968. Т.1. 551 с; 1974. Т.2. 423 с; 1975. Т.3. 428 с.
- Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с
- Василевич В. И.* Количественные методы изучения структуры растительности/ Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ. 1972. Т.1. С.7-83.
- Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с
- Воробьев Д. В.* Типы лесов европейской части СССР. Киев, 1953. 452 с.
- Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М., 1967. 359 с
- Грюммер Г.* Взаимовлияние высших растений — аллелопатия. М., 1957. 262 с.
- Дохман Г. И.* История геоботаники в России. М., 1973. 286 с.
- Дылис И. В.* Основы биогеоценологии. М., 1978. 151 с.
- Иванов В. П.* Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М., 1973. 294 с.
- Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 335 с
- Куркин К. А.* Системные исследования динамики луга. М., 1976. 284 с.
- Лархер В.* Экология растений. М., 1978. 384 с.
- Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971. 255 с
- Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.
- Миркин Б. М.* Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке/ Итоги науки и техники. Ботаника. М., ВИНТИ. 1989. Т.9. 128 с
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С, Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. М., Л., 1928. 368 с
- Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования: Сущность, свойства и методы выделения. Л., 1971. 184 с.
- Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.
- Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. 574 с.
- Полевая геоботаника. М., Л., 1959. Т.1. 444 с; 1960. Т.2. 500 с; 1964. Т.3. 530 с; 1972. Т.4. 336 с; 1976. Т.5. 320 с
- Работнов Т. А.* Фитоценология. М., 1983. 296 с; М., 1992. 352 с.
- Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 232 с
- Райс Э.* Аллелопатия. М., 1978. 392 с.
- Раменский Л. Г.* Избранные работы: Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 334 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот азота и зольных элементов в основных типах растительности земного шара. М., 1965. 253 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды Л., 1972. Т.1. 417с; 1973. Т.2. 352с; 1975. Т.3. 543 с.

Трасс Х. Х. Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л., 1976. 252с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Ярошенко П. Л. Геоботаника: (Основные понятия, направления и методы). М., 1961. 200 с

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиотическая среда *см.* Среда
Автохтонные виды *см.* Виды
Агрегация 163
Адвентивные виды *см.* Виды
Аллелопатия 85
Альbedo 46
Амплитуда экологическая 20, 23
Антибиотики 86
Ассектатор 95, 144
Ассектатор-эдификатор 144
Ассоциация 306
Аутэкология 11
Аутэкологический оптимум *см.* Оптимум
Ацидофилы 21
- Базифилы 21
Банк семян 5
Биогеосинусия 163
Биогеоценоз 13
Биогеоценотический горизонт 197
Биогруппа 163
Биота 13
Биотическая среда ел*. Среда
Биотоп 18, 93
 — общий 94
 — текущий 94
Биоцен 18
- Взаимодействия (взаимоотношения) 102
 — благоприятствование-комфорт 129
 — благоприятствование-комфорт-частичное изживание 129
 — благоприятствование-ограничение 130
 — взаимоограничение 105, 111
 — изживание 124, 131
 — изживание-ограничение 105, 131
 — изживание-элиминация 105, 131
 — индивидуальные 105, 106
 — информационно-биологические 105, 109
 — коллективные 105, 107
 — конкурентные 105, 111
 — механические 105, 108
 — недопущение 105, 134
 — непосредственные 105, ПО
 — ограничение 124
 — приспособительные (адаптационные) 105, 123
 — само благоприятствование 105, 138
 — самоограничение 105, 138
 — ситуационные 105, ПО
 — топические (опосредованные) 105, 110
 — трофические 105, 110
 — физические 105, 108

—химические (аллелопатия) 105, 109
—ценотические 105, 109
—экологические 105, 108
Видовая насыщенность 158
Виды ценотически родственные 168
—автохтонные 88
—адвентивные (пришлые) 88, 256
Виолент (силовик) 144
Возрастные группы особей 161
—зачатки 161
—генеративные 161
—сенильные 161
—ювенильные 161
Встречаемость 22

Галофит 22
Гемикриптофиты 159
Гемиксерофиты 20
Геоботаника 10
Гетеротрофы 75
Гигрофиты 21
Гидрофиты 21
Гиперсинузия 172
Гликофиты 22
Грегация 163

Гумус 78

Декумбация ярусов 191
Лемутации 89, 261
Демутационные ряды 289
Деструкторы 13
Деструкция 278, 286, 289
Деструкционные ряды 290
Детрит 7, 13
Дефицит влажности воздуха 73
Дигрессия 283
Дискретность растительного покрова 222
Дистрофные виды 22
Доминанты (доминирующие виды) 54, 96, 162

Жизненная форма 159

Ингибиторы 86
Инициальные ряды 290
Инкумбация ярусов 191
Интерференция 111
Инфраценоз 215, 219
Инфраценоэлементы 165

Квазифитоценоз 211
Квантованность растительного покрова 222
Классификация растительности 303
— морфолого-флористическая 303

- топологическая 304
- флористическая 303
- эколого-динамическая 305
- Климакс 261, 287
 - биотопический 286, 290
 - экотопический 286, 289
- Ко лины 86
- Комбинационная необязательность (независимость) 170
- Конгрегация 163
- Конкурентная выносливость 122
- Конкурентная сила 122
- Коном 175
- Консорция 103, 185
- Консументы 13
- Континуум растительного покрова 222
- Конфасция 103, 164
- Криофиты 21
- Криптофиты 159
- Ксерофиты 20

- Маразмины 86

- Мезотрофы (мезотрофные) 22
- Мезофиты 21

- Микроассоциация 163
- Микрогруппировка 163
- Микроценоз 163

- Миксгрегация 163

- Модер 79

- Мор 79
- Морфоэлемент 156, 186
- Муль 79

- Непрерывность растительного покрова 222

- Обилие 22, 162
- Олиготрофы (олиготрофные) 22
- Опад 79
- Оптimum аутэкологический 23, 25
 - потенциальный 25
 - реальный 25
 - синэкологический 25
 - физиологический 25
 - фитоценотический 25
 - экологический 25
 - эколого-фитоценотический 25
- Отбор биотопический 148
 - экотопический 148

- Парцелла 163

- Пациенты (выносливцы) 144
- Подземная ярусность 189
- Подстилка 79
- Пойкилоксерофиты 20

Полог 194
 Популяция 160, 185
 Порог чувствительности вида 38, 42
 Продуценты 13
 Проективное покрытие 48, 162
 Пространственное исключение 137
 Псаммофиты 22
 Психрофиты 22
 Пятна доминирования 163, 206

Радиаль 163
 Размещение особей по территории 194
 —клинальное 194
 —контагиозное 193
 —регулярное 193
 —случайное 193
 Разногодичная изменчивость 243
 Растекание жизни 3
 Растительная группировка 8
 Растительное сообщество 9
 —монодоминантное 162
 —олиго доминантное 162
 —полидоминантное 162
 Растительный покров (растительность) 6, 10
 Реактивность вида 38
 Редуценты 13
 Релаксация 286, 289

Самоизреживание 115
 Сезонная изменчивость 233
 Симбиоз 102
 Сином 175
 Синстрат 163
 Синтаксон 303
 Синузия 267
 Синэкология 11
 Синэкологический оптимум см. Оптимум
 Сквозистость 48
 Слой 192
 Сомкнутость 47
 Состав жизненных форм 159
 —популяционный 160
 —растительных сообществ 157
 —флористический 157
 —экологический 160
 Социальные группы растений 118
 —господствующие 118
 —индетерминантные 118
 —угнетенные 118
 Социета 163
 Создификатор 97, 144
 Специфичность видов (по воздействию на среду) 94
 Среда 17

- абиотическая 13, 18
- биотическая 18
- Стенотопы 37
- Стратегия жизни растений 146
- Стратосинузия 163
- Структура растительного покрова 156
 - пространственная 157
 - функциональная 157
- Ступени 192
- Субклимакс биотический (антропогенный) 289
 - деструкционный 289
 - рецидивный 289
- Субфитоценоз 163
- Субэдификатор 96
- Сукцессии 233
 - автогенные 255
 - аллогенные 291
 - гологенетические 254
 - деструкционные 291, 297
 - Инициальные (первичные) 255
 - сингенетические 254
 - эндоэкогенетические 254
 - экзоэкогенетические 254
 - экотопические 291

- Терофиты 152, 159

- Типы ценопопуляций 161
 - инвазионная 161
 - нормальная 161
 - регрессивная 161
- Топозлемент 156, 214

- Ультрамикроруппировка 163
- Ультраценоэлементы 165, 175

- Факторы биотические 18
 - биоценоотические 18
 - фитоценоотические 18
 - ценоотические 18
 - экологические 18
- Фанерофиты 159
- Фенологический спектр 236
- Фитогенное поле 96
- Фитогеохора 221
- Фитонциды 86
- Фитосоциология 11
- Фитосреда 46
- Фитоценогоризонт 192
- Фитоценоз 9, 207
 - гомогенный 209
 - гомотонный 209
 - клинальный 209
- Фитоценология 10

Фитоценомер 217
Фитоценоотипы 144
Фитоценохора 209
Фитоценохорология 10
Флора 10
Флористика 10
Флуктуации 233, 243
Фрагмент (ассоциации, фитоценоза) 163

Хамефиты 159

Ценом 175
Ценопопуляция 160, 185
Ценоотическая автономность 169
Ценоэлемент 156, 163
Ценоячейка 165

Эвритопы (эвритопные виды) 37
Эдификатор 94, 144, 162
Экзогенез 233
Экологическая амплитуда см. Амплитуда
Экологическая ниша 100
Экологическая специфичность (индивидуальность) видов 223
Экологический оптимум см. Оптимум
Экологический ряд фитоценозов 221
Экологический фактор см. Фактор
Экологические группы видов 20, 160
Экологические шкалы 34
Экология растений 10
Эколого-фитоценоотические амплитуды см. Амплитуда
Экосистема 11, 13
Экотоп 18, 93
Экотопический климакс см. Климакс
Экотопический комплекс фитоценозов 215
Эксплерент (выполняющие) 147
Элементарная группа 163
Эндогенез 233
Эуксерофиты 20
Эутрофы (эутрофные виды) 22

Ярус 187

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (основные понятия фитоценологии)	3
Глава 1. МЕСТО РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОСИСТЕМЕ	13
Глава 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВИДОВ	20
Экологические группы видов	—
Форма и теснота связи видов с экологическими факторами.	22
Экологические шкалы	34
Индикационные возможности видов	37
Глава 3. СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ РАСТЕНИЙ	46
Влияние растений на экологические факторы	—
СВЕТОВОЙ РЕЖИМ	54
ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ	61
ВОЗДУШНЫЙ РЕЖИМ	65
ВОДНЫЙ РЕЖИМ	73
ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО	81
КРУГОВОРОТ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ	85
ВЫДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЯМИ ИНГИБИТОРОВ	90
РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И РЕЛЬЕФ	93
Экотоп и биотоп	93
Специфичность видов по воздействию на среду.	
Эдификаторы .	94
Фитогенные поля	96
Понятие об экологической нише	100
Глава 4 ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ В РАСТИ	
ТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ	102
Классификация взаимоотношений растений	—
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО СУБЪЕКТАМ	106
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО СПОСОБАМ ВОЗДЕЙ	
СТВИЯ	108
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО УЧАСТИЮ СРЕДЫ В	
НИХ	110
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО РОЛИ СРЕДЫ В ПИТА	
НИИ РАСТЕНИЙ	—
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ПО ИХ ПОСЛЕДСТВИЯМ	
ДЛЯ РАСТЕНИЙ	111
Фитоценологии	144
Глава 5 МЕХАНИЗМЫ ИНТЕГРАЦИИ В РАСТИТЕЛЬ	
НОМ СООБЩЕСТВЕ	147

Глава 6. ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА . . .	156
Состав, структура и строение	—
СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ	157
ЦЕНОЭЛЕМЕНТЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ	163
СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА	186
Фитоценоз.....	207
Топозлементы.....	214
Континуум и квантованность растительного покрова.....	222
Глава 7. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ	233
Сезонная изменчивость.....	—
Флуктуации.....	243
Сукцессии.....	254
АВТОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ.....	255
АЛЛОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ.....	291
Глава 8. О КЛАССИФИКАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ.....	303
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	307
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ.....	309

Схема смен растительности в современной дельте р. Или (по: Плисак, 1981)

Таблица 7.9

Прирусловая отмель	Прирусловые вали		Межрусловые пространства				
	Вершины	Склоны	Понижения		Склоны понижений	Плоские возвышения	
Несформировавшиеся почвы	Аллювиально-луговые, тугайные, аллювиально-луговые	Болотно-луговые	Болотные	Лугово-болотные	Болотно-луговые	Аллювиально-луговые незаселенные	Аллювиально-луговые засоленные
Песчаный аллювий	Супесчаный аллювий	Супесчано-суглинистый аллювий	Суглинисто-глинистый аллювий	Суглинисто-глинистый аллювий	Суглинистый аллювий	Суглинисто-супесчаный аллювий	Суглинисто-супесчаный аллювий
Несформировавшиеся гидрофитно-разнотравные группировки (<i>Phragmites australis</i> , <i>Typha angustifolia</i> , <i>Bindes tripartite</i>). 30 см; 0,2-0,7 г/л; I	Вейниковые и вейнико-тростниковые сообщества. 2-2,5 м; 0,2-0,35 г/л; I						
↓	↓						
Вейниковые и вейнико-тростниковые (<i>Ph. australis</i> , <i>Calamagrostis pseudophragmites</i>) группировки на болотно-луговых почвах и рогозовые, тростниковые и клубнекамышивые на лугово-болотных почвах 90-100 см, 0,2-0,7 г/л; II	Ивовый тугай (<i>Salix alba</i> , <i>S. songarica</i>). Гл. гр. вод — 2,6-3 м; мин.— 0,6-1,1 г/л Лоховой тугай (<i>Elaeagnus oxycarpa</i>) 2 - 3,2 м; 0,3-0,6 г/л; II	Вейниково-тростниковые, тростниковые 2,4-3 м; 1,8-3,8 г/л; II	Рогозовые, тростниковые, тростниково-клубнекамышивые 0-1,5 м, 1-3 г/л, II	Тростниковые, вейниково-тростниковые. 0,5-3 м; 1,5-3,2 г/л; II	Вейниково-тростниковые, разнотравно-злаковые (<i>C. epigeios</i> , <i>Inula britannica</i> , <i>Atriplex tatarica</i>). 1,5-2,9 м; 1,5-2,9 г/л, II	Злаковые (пырейные, вейниковые, пырейно-вейниковые, тростниковые, тростниково-пырейно-вейниковые). 2,3-3 м; 0,3-0,5 г/л; II	Тростниковые, горько-тростниковые, сведово-тростниковые, ажреково-тростниковые на луговых солончаках 2-4,5 м; 8,7-24,4 г/л; II
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Мезофитизация травостоя по понижениям и формирование производных сообществ-сорняков по повышению рельефа. 80-260 см, 0,3-0,8 г/л; III	Терескеново-лоховый, лохово-терескеновый. 3,4-5,1 м; 0,3-0,8 г/л; III	Однолетнесолянково-сорнотравно-тростниковые (<i>Ph. australis</i> , <i>Goeberia alopecuroides</i> , <i>Sudeda acuminata</i>). 3,1-3,9 м; 0,6-1,14 г/л; III	Тростниково-сорнотравные, сорнотравные. 3-4 м; 3,2-6,6 г/л; III	Сорнотравные (<i>K. capsica</i>). 3-3,5 м; 1,9-3 г/л; III	Солянково-сорнотравно-тростниковые. 3,4-3,9 м; 1,4-2,7 г/л; III	Сорнотравные, солянково-сорнотравные. 2,7-3,7 м; 0,5-1 г/л, III	Карабарковые, селитрянковые, гребенщико-карабарковые, сведовые на солончаках. 2,8-5,2 м; 6-50,1 г/л, III
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Терескеновые сообщества (<i>Ceratoides papposa</i>). 4,2-6,3 м; 0,4-1,7 г/л; IV	Терескеновые сообщества (<i>Ceratoides papposa</i>). 4,2-6,3 м; 0,4-1,7 г/л; IV	Сорнотравные, терескеново-сорнотравные (<i>Karelinia caspica</i> , <i>C. papposa</i>). 4-4,7 м; 0,4-0,5 г/л; IV	Жантактовые биоргуном 4,1-4,5 м, 1-7,8 г/л; IV	Парнолистниково-жантактовые с биоргуном. 3,7-4,1 м, 2-3,5 г/л; IV	Терескеново-сорнотравные. 4,1-4,9 м; 0,5-4 г/л; IV	Терескеновые. 4,4-6,4 м; 0,4-1,7 г/л; IV	Солянковые, кустарниковые (<i>Nitraria sibirica</i>) на солончаках. 5,3-6,3 м; 12,2-89,6 г/л; IV
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Терескеновые с саксаулом (<i>C. papposa</i> , <i>Haloxylon aphyllum</i>), черно-саксауловые. 4,9-7,3 м; 0,3-7,9 г/л; V	Терескеновые с саксаулом (<i>C. papposa</i> , <i>Haloxylon aphyllum</i>), черно-саксауловые. 4,9-7,3 м; 0,3-7,9 г/л; V	Терескеново-черносаксауловые, черносаксауловые 4,1-4,9 м; 0,6-1,2 г/л, V	Изреженный биоргуном на отакирывающихся почвах 4,5-4,7 м, 5,6-6,7 г/л, V	Жантаково-биоргуновые. 3,8-4,3 м; 5,6-6,7 г/л, V	Терескеновые, гребенщико-терескеновые, гребенщико-черносаксауловые, черносаксауловые. 5,7 м, 0,6-3,7 г/л; V	Черносаксауловые. 9-10 м; 0,2-1,7 г/л, V	Солянковые: солянково-черносаксауловые на отакирывающихся солончаковых почвах 9,4-9,5 м; 78,8-112,9 г/л; V
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
Кейреуковые (<i>Salsola rigidz</i>), белоземельнополюнные. 4,6-6,9 м, 1,5-6,7 г/л; VI	Кейреуковые (<i>Salsola rigidz</i>), белоземельнополюнные. 4,6-6,9 м, 1,5-6,7 г/л; VI	Кейреуковые (<i>Salsola rigidz</i>), белоземельнополюнные. 5-7,5 м, 1,5-6,7 г/л; VI	Биоргуновые 4,4-4,7 м; 22,2-29,5 г/л, VI	Биоргуновые 4,4-4,6 м; 25,1-29,5 г/л, VI	Белоземельнополюнные и керейкувые. 8-10 м; 0,3-1,2 г/л; VI	Белоземельнополюнные и керейкувые. 9-10 м; 0,1-1,5 г/л; VI	Биоргуновые, кейреуковые на такыровидных солончаковых. 9-10 м, 60-100 г/л, VI

Примечание. Указаны: глубина (м) и минерализация (г/л) фунтовых вод; почвы: I—несформировавшиеся гидроморфные, II—гидроморфные; III—обсыхающие, IV—обсохшие и опустынивающиеся, V—опустыненные, VI—такыровидные.

Упомянутые виды: терескен—*Ceratoides papposa*, полынь белоземельная—*Artemisia terrae albae*, жантак—*Alhagi pseudoalhagi*, биоргуном—*Anabasis salsa*, парнолистник—*Lygophyllum fabago*, гребенщик—*Tamarix ramosissima*, горкуша—*Saussurea salsa*, ажрек—*Aelorus litoralis*, карабарак—*Halostachys Belangeriana*, кейрук—*Salsola rigida*.