

Миркин Б.М.

Что такое растительные сообщества



Москва

Наука

1986

Лес, луг, болото, поле пшеницы или яблоневый сад - все это растительные сообщества, окружающие нас. О том, как они организованы и как развивалась изучающая их наука - фитоценология, рассказано в этой книге. Фитоценология - основа современной экологически обоснованной системы использования растительности и ее охраны. Читатель узнает много нового и интересного о поведении растений в сообществах, о причинах того, почему в одном случае вместе растут десятки видов, а в другом - не могут ужиться даже несколько.

- "Служанка-госпожа" современной экологии (Вместо предисловия)
- Глава 1. О том как кролик оказался уткой (Краткий очерк истории фитоценологии)
- Глава 2. Львы, верблюды и шакалы (Учение о жизненных стратегиях)
- Глава 3. Как в переполненном автобусе (Взаимоотношения растений)
- Глава 4. В тесноте, да не в обиде (Экологические ниши)
- Глава 5. Почему растет кермек? (Типы местообитаний)
- Глава 6. Какие сообщества выгоднее природе? (Видовое разнообразие)
- Глава 7. Слоеный торт, бисквит и калейдоскоп (Структура растительных сообществ)
- Глава 8. Сообщества-хамелеоны (Циклическая динамика)
- Глава 9. Кристаллы жизни (Консорции)
- Глава 10. Солнечные комбинаты и химические перпетуум-мобиле (Функция растительных сообществ)
- Глава 11. Быть или не быть? (Классификация растительных сообществ)
- Глава 12. "Агрессоры" из Монпелье и их сподвижники (Направление Браун-Бланке)
- Глава 13. Тернистым путем (Метод Браун-Бланке в СССР)
- Глава 14. Архитектор - климат (Физиономические системы)
- Глава 15. Зеленые поэмы (Ценохоры)
- Глава 16. Можно ли верить растениям? (Индикационная геоботаника)
- Глава 17. Динамический бум в фитоценологии (Динамика растительности)
- Глава 18. Два столетия экологических ошибок, которые пора исправить (Фитоценология и земледелие)
- Заключение. Стоило ли городить огород?

"Служанка-госпожа" современной экологии (Вместо предисловия)

Источником жизни на Земле является солнце, энергия которого аккумулируется зелеными растениями. Они дают нам пищу, одежду, жилище и сотни других вещей, без которых жизнь человека невысказима. Но растения не растут порознь, а формируют сочетания разной степени сложности, которые называются сообществами. Лес, луг, болото, поле, огород, парк - это в конечном итоге растительные сообщества, каждое из которых имеет свои особенности организации, помогающие им фиксировать солнечную энергию, которой потом пользуются все те организмы, которые лишены хлорофилла. Знание законов организации растительных сообществ - основа научно обоснованной системы их использования, повышения продуктивности и охраны. Какого бы вопроса мы ни коснулись, будь то восстановление леса на вырубке, изменение состава трав на осушенном сенокосе, организация эффективных методов борьбы с сорняками на поле при минимальных затратах энергии и без загрязнения среды или создание продуктивных лесных посадок и посевов трав, нам не обойтись без знания законов жизни растительного сообщества, которые изучает специальная наука - фитоценология (от *φίτον* - растение, *χλίνοσ* - сообщество, *logos* - изучаю). Недоучет фитоценологического знания всегда оборачивается дополнительными расходами: создают посадки леса там, где он может сам восстановиться, поля с сеянными травами приходится из-за засорения непоедаемыми и малоценными травами перепаживать через три-четыре года, хотя они могут давать отличный корм все десять. Гербициды в посевах однолетних культур применяют и там, где в этом вовсе нет необходимости и можно лишь помочь культурному растению самому расправиться с нежелательными пришельцами.

Роль фитоценологии особенно повысилась в последние годы, когда, с одной стороны, встретились с большими трудностями интенсивные способы ведения хозяйства, предполагающие чрезмерно высокие дозы удобрений и пестицидов, а с другой - численность населения земного шара увеличилась настолько, что проблемы охраны среды стали одной из основных сфер международного сотрудничества.

Однако фитоценоз, как совокупность популяций автотрофных растений, связанных сходным отношением к условиям среды, сам по себе существовать не может. Он лишь часть более общего природного единства живого и неживого, которое включает животных, грибы и микроорганизмы, и называется экосистемой. Поэтому может показаться, что фитоценология всего лишь часть науки об экосистемах - экологии.

Такая постановка вопроса имеет право на жизнь, но может быть и легко оспорена. С одной стороны, растительные сообщества и вся их совокупность, называемая растительностью, достаточно сложны для изучения, сложны настолько, чтобы иметь собственных специалистов. Универсального эколога, который может разом охватить все элементы экосистемы - сосудистые растения, водоросли, микроорганизмы, грибы, животные и т. д., быть не может. С другой стороны, фитоценоз, кроме того, еще и достаточно автономная часть экосистемы, так как только зеленые растения способны аккумулировать солнечную энергию и синтезировать органическое вещество, передавая затем энергию всем прочим компонентам экосистемы. Именно поэтому фитоценологию традиционно считают самостоятельной наукой, но на правах подсобницы экологии, ее служанки, но не простой, а "служанки-госпожи".

Растительное сообщество не только снабжает все прочие организмы экосистемы энергией, но является еще и наиболее надежным и дешевым информатором об условиях абиогенной среды,

которые поставляют экосистеме ресурсы тепла, влаги и элементов минерального питания. Таким образом, именно по составу популяций растений, слагающих сообщество (они, по крайней мере, прикреплены корнями к поверхности почвы, не бегают и не прячутся от исследователя, как животные), наиболее легко прогнозировать общий состав экосистемы, т. е. предположить, какие животные, грибы или микроорганизмы ее населяют. Часто проще и дешевле по составу растительности оценивать и многие характеристики почвы (увлажнение, засоление и т. д.).

Цель книги - рассказать об основных законах организации растительных сообществ и о тех возможностях, которые дает их использование в практике. Для того чтобы пояснить особенности современного этапа развития фитоценологии, в книге отражены и некоторые моменты ее истории. В работе над книгой мне очень помогли замечания, высказанные академиком А. М. Гродзинским, профессорами Т. А. Работновым и В. В. Мазингом и доктором географических наук Ю. Г. Пузаченко.

Глава 1. О том как кролик оказался уткой (Краткий очерк истории фитоценологии)

Новые науки самым разным образом отпочковывались от материнских наук, формировались за счет переплетения ветвей других наук или рождались из обобщений их наиболее общих законов. Однако, наверное, можно говорить о существовании неких первичных наук, которые, что называется, возникали на пустом месте для того, чтобы ответить на самые первые и насущные вопросы человека и облегчить его бытие. Такие "пранауки" самые древние и некоторые из них зарождались одновременно с появлением человека. Во всяком случае, профессор А. А. Уранов считал, что зачатки "систематики" растений существовали до появления человека, так как способностью к распознаванию разных видов растений обладают и обезьяны, причем, естественно, в ходе естественного отбора преимущество получали те особи, которые лучше владели искусством распознавания и могли пользоваться съедобными плодами, листьями и корнями большего числа видов. Экзаменатором правильности усвоения систематики была суровая природа, и "провалившийся" мог погибнуть от голода или от ядовитого растения, которое было спутано со съедобным.

Наука о растительных сообществах, или фитоценозах, - фитоценология, о которой пойдет речь в этой книге, видимо, также должна по своему происхождению рассматриваться как первичная, так как некоторые сведения о сочетаемости видов растений были известны первобытному человеку, который интуитивно улавливал какие-то "комплекты" видов и на основе встречи одного из них, бросающегося в глаза, но не имеющего пищевого значения, мог предполагать наличие другого, менее заметного, но служащего пищей (искал ягоды в лесу, съедобные клубни земляной груши - на лугу, а мучнистые корневища рогоза - на берегу озера). И опять те семьи, члены которых лучше могли устанавливать такие ассоциативные связи, получали преимущества при поиске пищи, что было особенно важно во время ее дефицита при наступлении неблагоприятных условий. Такой "первобытный фитоценолог" кое-что знал уже и об эколого-топографических закономерностях распределения растений (какое из них нужно искать в сухом месте, а какое - на болоте). Наконец, почти 20 тысяч лет назад человек расковырял палкой землю, бросил в нее семена и стал выращивать растения. У него возникли многочисленные вопросы, ответы на которые послужили причиной формирования агрофитоценологии, науки дочерней по отношению к фитоценологии естественной растительности.

Однако, как бы глубоко ни уходили в прошлое корни науки, ее зрелость может наступить очень нескоро. Для этого наука должна обрести ряд черт, позволяющих говорить о ее выходе из

младенческого состояния: необходимо, чтобы возник костяк идей, который может объединить разрозненных ученых в единое научное сообщество. Когда это произойдет, то говорят о формировании парадигмы (от греческого *παράδειγμα* - пример, образец) науки. Понятие парадигмы использовал уже Аристотель, однако в современную науку оно повторно пришло благодаря оригинальной работе американского историографа науки Т. Куна, книга которого "Структура научных революций" в 1975 г. вышла в нашей стране на русском языке и была с большим интересом (хотя и при неоднозначной оценке) встречена советской научной общественностью.

На парадигмальном периоде развития науки научное сообщество оказывается организованным общими идеями, что резко повышает эффективность поиска истины. Начинается период развития науки, который Кун называет "нормальным". Ученые, работающие в русле парадигмы, обогащают ее, решая задачи более частного характера, которые называют головоломками. Тем не менее, поскольку познание не может остановиться на каком-то этапе и абсолютная истина недостижима, постепенно ученые начинают обнаруживать факты и явления, которые не соответствуют представлениям парадигмы. Такие факты называются аномалиями, поскольку существующая парадигма объяснить их не может.

Парадигма отличается консервативностью и старается подавлять эти аномалии, однако со временем количество аномалий увеличивается и наука вступает в некое кризисное экстраординарное состояние, вслед за которым происходит научная революция и формируется новая парадигма.

Новая парадигма обладает способностью к лучшему объяснению явлений. У многих ученых, которые до этого момента отмахивались от новой парадигмы, вдруг как бы "заглушки вылетают из ушей", "наступает прозрение", "пелена спадает с глаз". Иногда новое видение оказывается столь отличным от старого, что Т. Кун с юмором пишет: "Что до революции казалось кроликом, после революции оказалось уткой". А далее все повторяется в той же последовательности. "Экстраординарные ученые" выступавшие против старой парадигмы, постепенно переходят на положение представителей нормальной науки, и в недрах этой нормальной науки вновь копят аномалии и рано или поздно появляется новая генерация экстраординарных ученых, которые формируют новую парадигму. Процесс этот может идти очень медленно, и научная революция не всегда носит характер выраженного взрыва представлений, так как старая парадигма неизбежно впитывает в себя все ценное, что накопила ее предшественница.

Ряд разделов биологии своей историей хорошо иллюстрирует концепцию научных революций Томаса Куна. Научной революцией была замена линнеевского представления о виде как о постоянном собрании сходных особей дарвиновским видом как эволюционирующей системой с выраженной внутривидовой изменчивостью, делающей в ряде случаев разделение видов условным. Американский ученый Д. Симберлов рассматривает эту смену как переход от идеализма и метафизики к материализму и вероятностному подходу. После открытия Менделем законов передачи наследственности дарвиновская теория окончательно оформилась в парадигму, которую принято называть синтетической теорией эволюции. Эта теория, которая объясняет развитие органического мира за счет случайных мутаций и направленного действия естественного отбора, получила, казалось бы, всеобщее признание. Однако в последние годы одна за другой появляются статьи, которые считают синтетическую теорию эволюции недостаточной для объяснения всего разнообразия живого, которое есть на планете. По мнению авторов этих статей, за счет случайных мутаций прогресс может идти слишком медленно и существуют какие-то еще не познанные законы, определяющие направленные изменения организмов. В работах так называемых неклассических биологов (из советских исследователей - А. Л. Любищев, В. С. Соколов, С. В. Мейен, Ю. А. Урманцев и др.), которые по отношению к

дарвиновской парадигме заняли положение "экстраординарных ученых", еще нет принципов новой парадигмы, однако высказываемые контраргументы столь серьезны, что можно говорить о начале кризисного состояния и грядущей научной революции и в теории эволюции.

Когда же возникла парадигма в фитоценологии, в чем ее суть, менялась ли она в ходе истории и можно ли ожидать в ближайшем будущем очередной смены парадигм - на эти вопросы я постараюсь в самом общем плане ответить в этой главе. Следует с самого начала предупредить читателя, что несмотря на то, что периоды смены парадигм всегда более короткие, чем разделяющие эти революции периоды "нормальной науки", точное определение границы, разделяющей периоды разных парадигм, очень трудное дело. Ситуация, при которой ученые ложатся спать при одной парадигме, а встают при другой, невозможна, и потому условную границу целесообразно провести по какому-то заметному событию в истории науки.

Итак, истоки фитоценологии теряются во временах самой глубокой древности. Тем не менее о фитоценологии как о самостоятельной науке стали говорить лишь в конце прошлого столетия, хотя, как указывает видный историограф фитоценологии эстонский профессор Х. Х. Трасс (1976), о фитоценозах знал уже Карл Линней. В допарадигмальный период элементы фитоценологии зарождались в разных странах. Много сделали для фитоценологии наши соотечественники Ф. Рупрехт, И. Г. Борцов, С. И. Коржинский, А. И. Краснов. Из числа ученых Западной Европы упомянем А. Гумбольдта, Ж. Поста, А. Кернера, Р. Хульта, А. Гризебаха, Р. Сернандера. Границу между допарадигмальным и парадигмальным периодами развития фитоценологии удобно проводить по 1910 г., когда в Брюсселе состоялся III Международный ботанический конгресс, на котором проблемы фитоценологии обсуждались особенно активно и было решено узаконить основную классификационную единицу - растительную ассоциацию, которую рассматривали как аналог линнеевского вида. Эта первая парадигма фитоценологии может быть названа организмистской, потому что в ее основе лежала идея сходства между растительным сообществом и организмом,

Растительное сообщество организмисты (так мы дальше будем называть сторонников первой парадигмы) рассматривали как результат коэволюции (т. е. эволюции посредством взаимоприспособления видов, явно или неявно уподобляя виды взаимосвязанным частям организма), фитоценозы представлялись им более или менее четко отграниченными друг от друга в пространстве. Их, по мнению фитоценологов этого периода, можно было также объективно пересчитать, как, скажем, растения нивяника на луговой полянке.

Основным фактором организации сообщества считались преобладающие по массе виды, которые лидер русских организмистов В. Н. Сукачев назвал эдификаторами. Эти виды, по мнению организмистов, подбирали себе спутников, определяли функциональные особенности сообщества - тип его обмена веществом и энергией с абиотической средой. Все типы растительности, одевшие зеленым ковром планету, - леса, луга, степи, саванны, тундры, пустыни и т. д. - также рассматривались как результат коэволюции видов, причем формирование новых типов растительности понималось как результат "гибридизации" нескольких типов, которые назывались вкладчиками. Так, к примеру, по мнению организмистов, луговой тип растительности возник в результате "гибридизации" более древних типов растительности - степей, субальпийских высокоотравий и травяного яруса широколиственных лесов.

Во многих книгах - монографиях и учебниках по фитоценологии - приводились многочисленные графические схемы, где стрелками были показаны эволюционные связи разных типов растительности, взаимодействующих как целые единицы.

Надо заметить, что парадигма организмистов, как и любая научная парадигма, отличалась логической стройностью и потому до поры до времени служила хорошей основой для

организации "научного сообщества" геоботаников всего мира. В СССР в этот период были достигнуты значительные успехи в изучении растительности, под руководством академиков Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы сформировалась картографическая школа и были созданы карты растительности для всей территории страны и ее отдельных районов. В начале 40-х годов академиком В. Н. Сукачевым было создано биогеоценологическое направление, которое в значительной мере продвинуло наши знания о функции растительного сообщества как части всего природного единства живого и неживого, которое В. Н. Сукачев назвал биогеоценозом*.

** (Нередко, особенно за рубежом, эти единства называют экосистемами, однако понятия биогеоценоза Сукачева и экосистемы различны. Биогеоценоз - это экосистема определенного ранга, границы которой определяются тем фитоценозом, который изучают фитоценологи. Экосистема, как принято говорить, - это безранговое понятие, экосистемой являются и муравейник, и целый остров, и вся биосфера в целом. Как экосистему рассматривают и кабину космического корабля с космонавтами.)*

И тем не менее аномалии и пытавшиеся объяснить их с других позиций экстраординарные ученые появились уже в 1910 г., который мы выбрали для того, чтобы отделить допарадигмальный и парадигмальный периоды развития фитоценологии. В тот же год, когда организмысты собрались в Брюсселе, на другом собрании ученых, правда не международного, а российского масштаба, на съезде естествоиспытателей и врачей, совсем молодой двадцатилетний ученый Леонтий Григорьевич Раменский сделал доклад "О принципе непрерывности растительного покрова", где сформулировал представления иной парадигмы, позволяющей понять природу растительности несравненно глубже и объективнее. В тот же год в США аналогичные воззрения высказывает Г. Глизон, а спустя несколько лет во Франции - Ф. Ленобл, в Италии - Г. Негри. Исследователи приходили к одному и тому же выводу независимо, в чем просматривается историческая аналогия с открытием Г. Менделя, которое, прежде чем стало основой новой парадигмы в генетике и теории эволюции, независимо переоткрыли Де-Фриз, Корренс и Чемрак. Во всех странах эффект выступлений экстраординарных ученых был примерно одинаковым: их попросту игнорировали (принцип "заглушек в ушах"), так как консервативность парадигмы - это ее непеременимое качество, которое, кстати, вовсе нельзя считать проявлением каких-либо отрицательных качеств участников "научного сообщества". Спротивление, с одной стороны, приносит пользу открытию, так как стимулирует его, заставляя подбирать новые дополнительные аргументы, а с другой - если представить себе, как после каждого открытия (или ошибки, которую сгоряча приняли за открытие, что в науке, увы, тоже не редкость) все научное сообщество начало бы перестраивать свою деятельность, то паука превратилась бы в анархическое и неуправляемое социальное явление, где члены научного сообщества оказались бы подобны стаду баранов, бегущих сначала в одном направлении, а потом шарахающихся в противоположную сторону. Чтобы изменить направление приложения сил научного сообщества, что возможно при смене парадигм, новые идеи должны выдержать конкуренцию со старыми и утвердить за собой репутацию верных и более соответствующих природе, чем старые. Новая парадигма не может быть распространена путем какого-либо указания сверху, если такое и имеет место, то, как правило, со временем научное сообщество сбрасывает с себя эту псевдопарадигму и продолжает развиваться по своим внутренним законам (как, к примеру, было с учением Т. Лысенко).

Московский профессор-гидробиолог В. Д. Федоров в одной из своих статей о парадигмах образно назвал носителей экстраординарных идей "золушками", а сторонников господствующей парадигмы - "маменькиными дочками". (Золушка грязна, худа, плохо одета, по именно ей в пору хрустальный башмачок истины. Маменькины дочери, напротив, хороши собой, имеют привлекательные формы, надушены и прекрасно одеты, но хрустальный башмачок им не

подходит.) В. Д. Федоров идет дальше и даже делает попытку обобщения особенностей "ординарных" и "экстраординарных" ученых и не без юмора указывает, что одной из главных особенностей ординарного ученого (т. е. представляющего утвердившуюся парадигму) является стремление к замещению большого количества должностей. Кроме основной работы (а часто и совместительства), ординарный ученый обычно возглавляет значительное количество комиссий, обществ, редколлегий и т. д.). У экстраординарного ученого общее число нагрузок не превышает трех.

Л. Г. Раменский, - бесспорно, самый крупный отечественный фитоценолог XX столетия - был истинным "золушкой". Первое академическое издание его трудов увидело свет лишь в 1971 г., т. е. почти двадцать лет спустя после смерти ученого (он скончался в 1953 г.). Ему так и не нашлось места в академических учреждениях, и большую часть своей жизни Раменский возглавлял отдел геоботаники во Всесоюзном научно-исследовательском институте кормов (ст. Луговая Московской области). На этом посту он необычайно много сделал для организации паспортизации сенокосов и пастбищ нашей страны. В то же время его деятельность как теоретика при этом была, по существу, хобби и носила подчиненный характер, хотя уровень написанных им теоретических работ настолько опередил время, что они и сегодня воспринимаются как вышедшие из-под пера нашего современника.

Л. Г. Раменский и Г. Глизон выступили против основного кредо организмистов - дискретности растительных сообществ, обязанной исторической коадаптации видов друг к другу. Все виды, считал Л. Г. Раменский, - это "не рота солдат, шагающих в ногу". Каждый из них индивидуально распределен в пространстве и по-своему приходит и уходит из сообщества при его изменении. Таким образом, растительность - это не совокупность отличимых друг от друга и организованных коадаптациями сообществ, а непрерывное явление, которое называют континуумом (от лат. *continuum* - непрерывное). Растительные сообщества постепенно переходят друг в друга, и границы между ними условны и зависят от того, в каком масштабе мы разобьем континуум на условно однородные части. Со временем было установлено, что наблюдаемое в некоторых случаях более или менее четкое различие фитоценозов скорее исключение, чем правило.

Таким образом, основное отличие взглядов Раменского и Глизона от воззрений господствовавших в это время организмистов было в том, что они считали разделение континуума на сообщества более или менее субъективным, хотя и неизбежным процессом, так как иначе нельзя инвентаризировать растительность - оценивать площади разных типов сообществ, их продуктивность, качество накапливаемой фитомассы, прогнозировать последствия влияния человека и т. д. Организмисты же считали, что, выделяя сообщества, они вскрывают заложенные в природе отдельности, которые подобны отдельным растениям.

Читателю может показаться, что эти различия носят чисто методологический характер, но это не так. Новое видение (т. е. утка, которую раньше принимали за кролика) изменило представление практически о всех сторонах структуры и функции сообщества, способствовало развитию ряда новых подходов, которые были нацелены на выявление своеобразия слагающих растительное сообщество популяций. Эта книга как раз содержит изложение основ учения о растительном сообществе, которое сформировалось в контексте новой парадигмы, основы которой заложили Л. Г. Раменский и Г. Глизон.

Любая смена представлений - процесс сложный и противоречивый, а поскольку он проявляется через смену лидеров в науке (а лидеры остаются людьми со всеми их человеческими слабостями), то может быть и болезненным. Чаще всего каждый истинный ученый остается верен одной парадигме, и потому смена парадигм - это смена поколений в науке. Т. Кун по этому поводу весьма кстати цитирует выдающегося физика М. Планка: "Новая научная истина

прокладывает путь к триумфу не посредством убеждения оппонентов и принуждения их видеть мир в новом свете, но скорее потому, что ее оппоненты рано или поздно умирают и вырастает поколение, которое привыкло к ней". К этим словам он добавляет: "Пожизненное сопротивление тех, чьи творческие биографии связаны с долгом перед традицией старой нормальной науки, не составляет нарушения научных стандартов, но является характерной чертой научного исследования самого по себе".

Справедливость этих слов полностью подтверждает и история фитоценологии, где смена парадигм произошла в период 50-60-х годов, когда в фитоценологию пришли новые ученые, составившие ее гордость в 70-80-х годах. В США в начале 50-х годов вспыхивает ярчайшая звезда - Р. Уиттекер, который вплоть до года кончины (1981), по существу, возглавляет не только фитоценологическую мысль США, но и оказывает колоссальное влияние на развитие всей мировой фитоценологии. Книга Р. Уиттекера "Растительные сообщества и экосистемы", вышедшая в русском переводе несколько месяцев спустя после смерти ее автора (1982), - едва ли не лучшее изложение фитоценологии и экологии. Если Л. Г. Раменский и Г. Глизон сформулировали краеугольное положение новой парадигмы об экологической индивидуальности всех слагающих растительное сообщество видов и потому в силу постепенности изменения условий - о непрерывном характере растительности, то Р. Уиттекеру, больше чем кому-либо другому, новая парадигма обязана свои и утверждением. Его работы по изучению растительности горных систем США, как и работы по изучению растительности штата Висконсин, которые выполнила группа ученых под руководством Дж. Кертиса (из этой школы, кстати, вышел Р. Макинтош, после смерти Р. Уиттекера самый крупный фитоценолог США), явились превосходной иллюстрацией перспективности нового понимания растительности.

После смерти Л. Г. Раменского его подходы продолжали пропагандировать ученики И. А. Цаценкин и Л. Н. Соболев. Однако их интересовали больше прикладные аспекты учения Раменского, и его теоретическими концепциями вновь заинтересовались лишь в 60-х годах ленинградские фитоценологи новой генерации В. И. Василевич и В. С. Ипатов, эстонские ученые Т. Фрей, Х. Трасс и В. В. Мазинг, а также представители несколько более старшего поколения, но хорошо чувствовавшие дух подходов Л. Г. Раменского - А. А. Ниценко и особенно В. Д. Александрова, опубликовавшая в эти годы ряд проблемных статей и монографий. Из числа московских фитоценологов в эти годы особую роль играл (и продолжает играть ее по сей день!) Т. А. Работнов, который пропагандировал работы Р. Уиттекера и Дж. Кертиса и в личной переписке информировал Р. Уиттекера о достижениях русской пауки в исследовании континуума (Уиттекер до переписки с Работновым о работах Раменского не знал). Т. А. Работнов создал в нашей стране ценопопуляционное направление (изучение особенностей популяций видов в пределах разных сообществ), что является одним из важных элементов новой парадигмы с ее отходом от понимания сообщества как исторически обусловленного единства. В эти же годы В. Н. Голубев сформулировал свои положения об индивидуальности биологии каждого вида.

Новая парадигма окончательно утвердилась в 70-х годах, но еще в середине 60-х годов фитоценологический мир представлялся расколотым на два противоборствующих лагеря, соответствовавших уходящей и приходящей парадигме. Один из биологических журналов США - "The Botanical Review" в середине 60-х годов организовал международную дискуссию по статье Р. Макинтоша "Концепция континуума" (от СССР в дискуссии принял участие В. И. Василевич). После ожесточенной полемики в серии статей, опубликованных журналом, Р. Макинтош подвел итоги дискуссии и назвал противоборствующие стороны "геоботаническими Монтеки и Капулетти", примирение которых всего лишь "бумажные мечты". И тем не менее спустя всего 10 лет примирение было уже полным и в Западной Европе, бывшей в начале 60-х

годов еще истинной "цитаделью организмизма", появились новые ученые, которые не разделяли воззрений своих учителей. В частности, убежденным континуалистом является и один из лидеров современной западноевропейской фитоценологии - Е. ван дер Марель.

В нашей стране в становлении новой парадигмы большую роль сыграла статья А. А. Ниценко "О некоторых спорных вопросах теории фитоценологии", которую он опубликовал в 1962 г. в "Ботаническом журнале". Статья не содержала последовательного изложения принципов новой парадигмы, но зато хорошо отразила противоречия, которые накопились в недрах старой. По статье в отделе геоботаники Ботанического института АН СССР состоялась острая двухдневная дискуссия. Дискуссия вскрыла существование новой генерации фитоценологов, группировавшихся вокруг А. А. Ниценко и В. И. Василевича. Как и во время дискуссии в "The Botanical Review", сторонникам континуума не удалось тогда в Ботаническом институте одержать победу (тем более что их противниками были такие крупные ученые, как Е. М. Лавренко, Б. А. Тихомиров и выступавшая в этой дискуссии вместе с ними В. Д. Александрова), однако и поражения сторонники Ниценко не потерпели. Для победы новой парадигмы еще не настало время, и лишь спустя десять лет постепенно идеи континуума вошли в сознание советских геоботаников как нечто само собою разумеющееся.

Итак, сегодня парадигма континуума находится и апогее своего развития и, как в период расцвета парадигмы организмизма, вновь начался процесс накопления аномалий, хотя на сегодняшний день их не так уж много и говорить о том, что грядет новый период экстраординарной пауки, преждевременно. Тем не менее сегодня уже немало данных о том, что концепция популяционной природы растительности и принципа независимого распределения популяций в пространстве и их изменения во времени - это не всеобщий закон, и в природе имеют место, хотя, быть может, и не заходящие далеко, процессы взаимоотбора ценопопуляций за счет их внутреннего генетического разнообразия, и элементы сигнальных взаимоотношений ценопопуляции, и даже некая "нуклеация" (от лат. nucleus - ядро), т. е. устойчивая, ценологически обусловленная ассоциированность видов. Эти данные пока еще не могут противостоять гигантскому арсеналу аргументов континуалистов, однако было бы большой ошибкой отмахиваться от них и считать несущественными только на том основании, что они не укладываются в прокрустово ложе существующей парадигмы. Ничто так не вредит развитию науки, как неуважение к своему оппоненту во время научной дискуссии.

Глава 2. Львы, верблюды и шакалы (Учение о жизненных стратегиях)

Новая парадигма, которую мы назовем континуальной, имеет еще и синоним: популяционная - во всяком случае, так называл свои представления о природе растительности Р. Уиттекер. Популяция в современном понимании - это объединение генетически сходных организмов одного вида, обмен генами между которыми более вероятен, чем между ними и организмами другой совокупности, также представляющей популяцию.

Популяция формируется под влиянием сложных генетических механизмов, причем важную роль играют два основных фактора - поток генов и отбор. Поток генов осуществляется через процессы, связанные с размножением,- при переносе пыльцы и семян. Несмотря на то, что пыльца обладает неплохими аэродинамическими характеристиками и, казалось бы, должна транспортироваться токами воздушных масс на большие расстояния, радиус опыления в природе ограничен. В. Грант в монографии "Видообразование у растений" (1984) приводит данные о том, что сосновая пыльца в основной своей массе летит всего на 3-10 м и лишь

отдельные пыльцевые зерна-рекордсмены преодолели расстояние в 100 м. С. Г. Спур и Б. В. Баррет в "Лесной экологии" также подчеркивают, что радиус опыления у деревьев обычно ограничен 50 м, так как если пыльца и полетит до более удаленного дерева, то за это время его цветки (или семяпочки у хвойных) будут уже опылены или даже, если этого не произошло, потеряют способность к оплодотворению.

Так, В. Грант указывает, что многочисленные эксперименты с установлением радиуса опыления у насекомоопыляемых растений дали примерно те же результаты. Пчелы при опылении хлопчатника летали на расстояние не свыше 25 м, шмели, опыляющие люцерну, также предпочитали ограниченные маршруты порядка 25-50 м (или даже меньше), хотя отдельные путешественники успевали опылять растения на расстоянии до 1,5 км. Так что в целом, видимо, радиус опыления у насекомоопыляемых растений больше, чем у ветроопыляемых.

Кроме размножения семенным путем, у растений широко распространено вегетативное размножение, когда воспроизводимые из почек растения являются генетическими копиями. Такие собрания копий носят названия клонов, размеры их могут быть очень велики; так, у овсяницы красной диаметр клона может достигать 120 м. Обычно вегетативное и семенное размножение сочетаются, и потому в одной популяции может быть несколько клонов различного размера и возраста.

Гены распространяются на меньшие расстояния, чем мигрирующие особи, поэтому даже в однородной среде обитания могут возникнуть генетически различающиеся популяции, которые называют локальными расами.

Различие таких рас в природе - дело очень сложное и трудоемкое, и потому фитоценологи пользуются рабочим понятием "ценопопуляция" для обозначения части популяции (а иногда и нескольких популяций) в пределах одного сообщества. Поскольку границы сообщества нечеткие и одно постепенно переходит в другое, ценопопуляции различаются условно и образуют свой ценопопуляционный континуум. Понятие ценопопуляция вошло в литературу в основном благодаря Т. А. Работнову, хотя сам термин был предложен В. Б. Петровским.

В нашей стране благодаря Т. А. Работнову ценопопуляционный аспект исследований получил самое широкое распространение. Недавно в авторитетном зарубежном журнале "Eхерта botanica" Т. А. Работнов опубликовал библиографию советских работ о ценопопуляциях; общее число процитированных источников превышает тысячу. Идеи Работнова были подхвачены и развиты А. А. Урановым, который создал в Московском государственном педагогическом институте им. В. И. Ленина специальную проблемную лабораторию для изучения ценопопуляций. Она и после смерти ее создателя (1975) продолжает успешно функционировать - проводит всесоюзные совещания, издает коллективные монографии и т. д. Идеи А. А. Уранова развивают О. А. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, И. М. Ермакова, Н. М. Григорьева и другие сотрудники этого коллектива. Ряд интересных работ о ценопопуляциях растений опубликовали Ю. А. Злобин, В. Н. Голубев, казанские фитоценологи Е. Л. Любарский, М. Вит. Марков и др.

Ценопопуляционные исследования советских ученых и личный вклад в них Т. А. Работнова получили международное признание. Том III авторитетного многотомного международного издания "Руководство по изучению растительности", в котором освещаются принципы, методы и результаты ценопопуляционного анализа растительности, был посвящен 80-летнему юбилею Т. А. Работнова, и в книгу было включено шесть больших глав-статей, написанных советскими учеными.

В зарубежной литературе понятие "ценопопуляция" не используется. В следующей главе мы рассмотрим взгляды Р. Уиттекера на экологическую нишу и местообитание. Первое понятие как

раз точно соответствует характеристике условий существования ценопопуляции в сообществе, а второе - положению популяции в условиях ландшафта как широкой географической категории.

В советской литературе очень большое внимание уделяется изучению возрастного состава ценопопуляции. Действительно, если ценопопуляция устойчива (а это особенно важно установить для редких и исчезающих видов или для видов, имеющих важное значение как ресурс для медицинской, пищевой промышленности или для украшения ландшафта), то в ее составе должны быть юные, взрослые и стареющие особи, т. е. должен проходить нормальный процесс смены поколений. Если ценопопуляция ослаблена и у нее уже мало шансов сохраниться в сообществе, то преобладают будут старые особи: отсутствие здорового возобновления - показатель близкого краха ценопопуляции. Наконец, если ценопопуляция представлена только молодыми растениями, то можно предположить, что она внедряется в сообщество. Если это растение малоценное, то нужно искать пути тому, как воспрепятствовать данному процессу. Эти три типа возрастной структуры ценопопуляции Т. Л. Работнов назвал нормальным, регрессивным и инвазионным. Однако ими все возможное разнообразие возрастных спектров ценопопуляций не исчерпывается и картину могут осложнять так называемые банки семян и вегетативных зачатков - корневищ, луковиц и других подземных органов вегетативного размножения. В этом случае, дождавшись удобного момента, ценопопуляция дает вспышку численности и можно сгоряча принять ее за инвазионную, внедряющуюся в сообщество, хотя на самом деле она присутствовала в сообществе в виде покоящихся особей и только дала вспышку вследствие влияния какого-то фактора (скажем, в лесу дают вспышку многие нелесные растения, если уничтожить древесный ярус и нарушить почвенный покров). Такие ценопопуляции Т. А. Работнов называет ложноинвазионными.

Кроме различий по возрастному спектру, популяции могут различаться по продуцируемой фитомассе (самые обильные называются доминантами), по степени равномерности распределения по площади сообщества. Могут быть и более существенные различия ценопопуляций одной популяции. Так, польский фитоценолог И. Фалинский, анализируя соотношение мужских и женских экземпляров у двудомных растений ивы и тополей, показал, что в более трудных условиях преобладают мужские экземпляры, а в более благоприятных - соотношение мужских и женских особей либо примерно равное, либо женские преобладают. Это весьма любопытный вывод, так как в целом доказано, что мужские особи отличаются большей пластичностью и повышением их долевого участия популяции многих животных (и даже человека!) реагируют на кризисные ситуации. У некоторых видов хвощей, которые размножаются спорами, в этом отношении вообще своеобразный "рекорд мудрости": из одной и той же споры в зависимости от условий могут развиваться либо мужские, либо женские заростки, причем последние развиваются только тогда, когда условия для развития оптимальны.

Известно, что в пределах популяции в разных ценопопуляциях может быть разной генетическая гетерогенность. Так, Е. И. Курченко, исследуя популяции полевицы белой, обнаружила, что генетическое разнообразие выше в условиях нарушенных местообитаний с ослабленной конкуренцией, но в стабильных сообществах генетическая вариация ценопопуляции снижена.

И тем не менее есть некая интегральная оценка поведения ценопопуляции в сообществе, которая называется типом стратегии. И именно об этих типах стратегии в основном и пойдет речь в этой главе.

Само по себе понятие "тип стратегии" достаточно новое (за рубежом оно появилось в начале 60-х годов), из советских исследователей первым его употребил Т. А. Работнов, много сделавший для разработки этого сложного вопроса.

Однако то, что сегодня понимается под типом стратегии вида, было под названием

"ценобиотический тип" описано Л. Г. Раменским еще в 30-х годах. Вообще спустя 30 лет после того, как этот выдающийся человек ушел из жизни, и спустя три четверти века после того, как он сформулировал основные положения своей теоретической концепции, можно только поражаться, насколько высказываемые им положения опережали свое время. Неудивительно, что его не понимали современники и ему пришлось нести тяжелый (но исторически почетный) жребий "белой вороны" и "золушки".

Итак, Л. Г. Раменский с присущим ему остроумием писал о трех типах растений, которые назвал виолентами, пациентами и эксплерентами и уподобил львам, верблюдам и шакалам. Виоленты - это растения, "которые отличаются высокой конкурентной способностью, энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды". "Пациенты в борьбе за существование берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным". Наконец, эксплеренты "имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато способны очень быстро захватывать освобождающуюся территорию, заполняя промежутки между более сильными растениями, так же легко они вытесняются последними".

Эти цитаты выбраны из работы, опубликованной Л. Г. Раменским в 1938 г. ("Введение в комплексное почвенно-геоботаническое обследование земель"), - наиболее крупной монографии ученого, в которой он слил воедино самую глубокую теорию и конкретные рекомендации по инвентаризации естественных кормовых угодий на экологической основе. Спустя сорок лет в Англии выходит монография Дж. Грайма "Стратегии растений и процессы в растительности", в которой автор, не зная о работах Л. Г. Раменского, заново описывает те же три типа стратегий под названием конкурентов, стресс-толерантов и рудералов, хотя, естественно, вопрос разрабатывается Граймом на высоком теоретическом уровне и с использованием богатейшего материала из литературы и оригинальных исследований.

Примечательно, что, как и в случае с концепцией континуума, вновь большую роль сыграл Т. А. Работнов, который в личной переписке сообщил Грайму о работах Л. Г. Раменского и переслал ему их копии. Таким образом, три типа стратегии, о которых речь пойдет ниже, сегодня следует именовать типами Л. Г. Раменского - Дж. Грайма.

Для понимания принципов выделения стратегических типов много сделал американский герпетолог и специалист по общей экологии Э. Пианка, который подчеркнул роль учета доли энергии, используемой организмом на размножение, от общих годовых затрат энергии на жизнедеятельность и разработал концепцию двух полярных типов - К и г. В первом случае основная энергия затрачивается на поддержание вегетативной активности, т. е. на рост организмов и их содержание во взрослом состоянии. Такие организмы обычно живут много лет, и их вклад в каждый акт размножения ограничен. Во втором случае, напротив, организмы живут недолго, эффективно размножаются и вид поддерживает свою стабильность за счет большого энергетического вклада в производство потомства, которое выбрасывается "на авось" и вследствие огромного числа особей где-то выживает.

Говоря о половой структуре ценопопуляций, я упоминал хвощи, у которых одна и та же спора может в зависимости от условий превращаться в мужской или женский заросток. Здесь мы также возьмем пример из области изучения спорных растений (еще в начале столетия за интимный и трудноуловимый характер размножения их, противопоставляя цветковым растениям, называли тайнобрачными). У таких плаунов, как селлагинелла или папоротники сальвиния и марсилия, не продуцируется то гигантское количество спор, которое могут дать хвощи, бросающие свое потомство на ветер в прямом и переносном смысле. У этих растений формируется сравнительно немного крупных спор (макроспор) с объемом в десятки раз

большим, чем у равноспоровых хрящей. По этой причине развивающийся на их основе женский заросток обходится родительскому организму энергетически дорого, но это окупается высокой вероятностью его выживания за счет данных ему впрок запасов и потому известной автономности от среды.

Наряду с макроспорами, которые имеют необходимый запас питательных веществ на первые периоды жизни нового организма, у этих споровых (их называют разноспоровыми) образуются мужские споры (микроспоры), функция которых лишь чисто генетическая, и потому они лишены запасов и остаются мелкими. Таким образом, у равноспоровых растепий при продуцировании спор и у разноспоровых - микроспор проявляется стратегия типа г, а у разноспоровых при продуцировании макроспор - стратегия типа К.

Мы условимся различать пять типов стратегий.

К - виоленты. Этот тип стратегий может проявиться только в условиях, когда среда достаточно стабильна и не подвергается нарушениям и в то же время благоприятна. Типичные примеры группы К - бук, дуб, ель. Для этих видов характерна морфологическая реакция на ухудшение условий или на их улучшение, т. е. растения растут лучше или хуже, но не проявляют каких-либо особых физиологических или биохимических механизмов для обитания в условиях стресса. Численность их регулируется механизмом обратной связи в зависимости смертности от плотности. В дубовом лесу появляется столько новых взрослых особей, сколько отмирает деревьев, претенденты же на попадание в древесный ярус пребывают в состоянии всходов, невысокого подроста (так называемый банк проростков) и если им не удастся дождаться своего места под солнцем, то они отмирают. Виоленты, как правило, не обладают банком семян в почве, так как у них в этом нет необходимости. Это растения, "уверенные в своем завтрашнем дне", и чаще их семена распространяются животными. В то же время виоленты не приспособлены к условиям нарушений, так как их семенная продукция сравнительно невелика и они не могут конкурировать с полчищами бродяг, которые при ослабленной конкуренции уже не страдают от основного изъяна своей стратегии - неумения ужиться с прочими видами в едином сообществе - и получают полное преимущество.

S - экотопические пациенты - как правило, многолетние виды, приспособленные к перенесению стресса, вызываемого условиями внешней среды, - растения тундр, высокогорий, пустынь, злостных солончаков, затененных мест и т. д. Это растения-подпольщики, характерная особенность которых - особый тип "скаредной" экономии и умение решать свои жизненные проблемы за счет самых ограниченных количеств ресурсов. Виды сухих местообитаний разрабатывают целые бастионы средств защиты от иссушения. В этих бастионах - и толстая оболочка - кутикула, и восковой налет, и опушение, и, наконец, совершенно потрясающий по остроумию и эффективности вариант фотосинтеза, развивающийся у кактусов, - кислый метаболизм. Об этой хитрости патентов стоит особо сказать несколько слов.

Как известно, для фотосинтеза необходим углекислый газ, чтобы заполучить его, необходимо приоткрыть устьица - вентиляционные окошечки в оболочке листа. Однако если открыть устьица в период солнцепека, когда поступает солнечная энергия, необходимая для фотосинтеза, то одновременно с приобретением углекислого газа происходит потеря воды через испарение (транспирацию). По этой причине растение попадает в весьма затруднительное положение, которое эволюция решила следующим образом: некоторые пустынные растения принаровились открывать устьица ночью, когда сравнительно прохладно и плата за углекислый газ потерей воды на транспирацию сравнительно невелика. Захваченный углекислый газ запасается - связывается в углекислоту, и днем, когда появляется необходимая для фотосинтеза солнечная энергия, растение продуцирует органические вещества за счет этих запасов углекислоты. Устьица остаются закрытыми.

Не менее любопытны приспособления к стрессу холода и бедности питательными веществами у растений тундр - их листья многолетние, зимующие под снегом, а перед их опадением питательные вещества отсасываются в стебель.

Весьма любопытна экологическая группа растений - пациенты теневых местообитаний. Обычно в расщелинах скал растут папоротники. Мне припомнился любопытный случай встречи с теневыми пациентами, о которых самое время рассказать на этой странице книги.

Однажды В. Н. Голубев, не только блестящий знаток флоры и растительности Крыма и оригинальный биоморфолог, но не менее компетентный специалист в вопросах истории архитектуры и живописи, предложил мне посмотреть старинные развалины пещерного города Эски-Кэрман, находящиеся в Крыму недалеко от Бахчисарая. Пещерный город был создан еще в V-VI вв. нашей эры и в настоящее время его надземные постройки превратились в груды камней, а подземные представляют разного рода гроты, пиши и погребя с круглыми, как отверстия канализационных колодцев, входами. Когда мы подошли к одному из таких колодцев, Виталий Николаевич спросил: "Хотите посмотреть мою личную оранжерею папоротника листовника саламандрового?"

Папоротник этот - довольно редкое растение расщелин скал - отличается крупными листьями с цельными краями, за что его называют еще тещиным языком, и, естественно, я не отказался от возможности посмотреть его в природе, да еще в "персональной оранжерее" профессора Голубева.

Я сунул голову в один из колодцев и вначале ничего не увидел, так как после яркого солнца, которое испепеляло территорию бывшего города, ныне заросшую кизильником, пламенеющим спелыми ягодами, глаза не сразу привыкли к темноте. А затем я разглядел мощные растения листовника, которые действительно занимали всю поверхность пола каменного мешка глубиной 2,5-3 м. Света папоротник получал не более чем 2% от того, что перепадал кизильнику, и тем не менее его скарденная экономика позволяла ему чувствовать себя прекрасно, тем более что конкурентов на такие "жалкие харчи" у него не было!

Грайм подчеркнул интересную особенность видов группы S. Они плохо поедаются животными, и с трудом накопленное органическое вещество эти растения охраняют также и от фитофагов.

S_к - фитоценотические пациенты. Это виды-специалисты. Они обладают способностью к произрастанию в коллективе, но способны произрастать при сильном затенении. Как и у истинных "подпольщиков", у них имеются особые физиологические и биохимические приспособления для организации "скарденной экономики". К числу фитоценотических пациентов, к примеру, относятся вересковые кустарнички сфагновых болот. Сфагнум формирует торф, который, как растительный субстрат, отличается крайней неблагоприятностью для жизни растений - на глубине 10 см в самый жаркий день за счет изоляционных свойств сфагнума температура приближается к нулевой, а прослойка льда даже на сфагновых болотах Ильменского заповедника (Южный Урал), которые представляют этот оригинальный ландшафт у самой южной границы своего ареала, сохраняется вплоть до августа. Содержание зольных элементов в таком торфе - всего несколько процентов (часто не свыше 5%), и, наконец, этот "букет" условий дополняет крайне кислая реакция почвенного раствора.

Вересковые кустарнички - клюква, багульник, болотный мирт, подбел - приспособлены жить в этих крайне сложных условиях и умудряются довольствоваться питательными веществами в разжиженном холодном и кислом почвенном растворе. У них также многолетние листья и те же "экономные привычки", что и у растений тундры. Есть специальные приспособления для переживания условий стресса недостатка света и у тенелюбивых растений травяного яруса

наших лесов. В табл. 1 показаны различия теневых и световых листьев. Она составлена по данным крупного западногерманского эколога растений В. Лархера, книга которого "Экология растений" в 1982 г. издана издательством "Мир" и является одним из лучших руководств по экологии растений.

Таблица 1. Основные признаки патентности теневыносливых растений (сравнение теневых и световых листьев см. по: [Лархер, 1982])

Признак	Световые листья	Теневые листья
Площадь листовой пластинки	+	++
Толщина листа	++	+
Густота жилкования	++	+
Густота расположения устьиц	++	+
Хлорофилл на сухой вес	+	++
Содержание воды на сырой вес	+	++
Содержание белка на сырой вес	+	++
Транспирация	++	+
Фотосинтетическая способность	++	+
Дыхание	++	+

R - истинные эксплеренты - шакалы и бродяги. Эти растения отличаются высокой семенной (часто усиливаемой еще и вегетативной, за счет корневищ) энергией размножения, лишены способности к коллективизму. Как правило, семена этих растений распространяются ветром или "на всякий случай" начинают почву "банками семян", которые бурно реагируют прорастанием на нарушения. Это растения обочин дорог, лесных гарей, сорные виды полей.

Наиболее внушительно выглядят банки семян сорных растений. Известный норвежский исследователь Э. Корсмо указывает, что на 1 га средней по засоренности пашни общее количество семян сорных растений составляет около 350 млн штук (в составе банка 18 видов). Это в 100 раз больше, чем самая высокая норма высева семян пшеницы. Из такого банка семян благодаря свойству неодновременности прорастания и длительного сохранения всхожести "выплата" может продолжаться долгие годы. Для большинства сорных видов всхожесть сохраняется в течение 10-15 лет, но известны случаи, когда семена из археологических коллекций дали всходы после сотен лет захоронения.

И. И. Либерштейн в интересной и увлекательно написанной брошюре "Зеленый пожар", выпущенной издательством "Колос" в 1981 г., приводит множество поистине сенсационных сведений о выраженности R-стратегии у сорных видов. В частности, он указывает, что многие сорные виды продуцируют сотни тысяч и даже миллионы семян, причем чемпионом является полынь обыкновенная (чернобыльник), одно растение которой может дать до 10 млн семян. Немного уступает этому рекордсмену плодовитости и дескурайния Софии, которая, если бы все ее семена прорастали и давали потомство, в течение трех вегетационных сезонов была бы способна захватить площадь, в 20 раз превышающую площадь суши земного шара. Остается только радоваться, что бурный прогресс свойства R у сорных растений не сопровождается накоплением достаточного количества свойств K и S. В противном случае земля уже давно бы превратилась в сплошные заросли рудералов. И тем не менее вследствие интенсивных нарушений площадь рудеральных сообществ повсеместно увеличивается, причем при повторяющихся нарушениях они могут быть даже по-своему стабильными. Все это породило

целое направление фитоценологии, представители которого изучают рудеральные сообщества - классифицируют их, анализируют динамику, изучают биологию и экологию рудеральных растений. Наиболее интенсивно эти исследования проводятся в ЧССР, Польше и ГДР.

Как ни парадоксально, но именно к этой группе близки культурные растения, речь о которых более подробно пойдет в последней главе. Долгие годы селекции и постоянного "оберегания" культурных растений превратили их в капризных неженков, лишенных способности конкурировать и потому нормально растущих только тогда, когда человек постоянно охраняет их от конкурентов-сорняков.

Сорняки полей также по своей природе экеплеренты, однако несравненно более вооруженные, чем культурные растения, и потому занимающие переходное положение между этим типом и следующим за ним типом ложных экеплерентов. Более беспомощных и неспособных к конкуренции растений, чем пшеница или кукуруза, отыскать трудно - мало того, что в них нет свойства "коллективизма" (т. е. способности к дифференциации ниш), культурные растения еще отбирались не на число семян, а на их массу, что невыгодно для природы. Кроме того, культурные растения в большинстве своем нацело утратили такое полезное для поддержания стабильности популяций свойство рудералов, как банк семян и одновременное их прорастание. В последней главе мы обсудим, какие неприятные последствия вызвала эта селекция и те шаги, которые сегодня предпринимает человек, чтобы исправить допущенные ошибки.

Некоторые культурные растения все еще "не забыли" своего "дикого прошлого" и охотно возвращаются к нему, что известно для конопли, проса и подсолнечника. Характерно, что выход из-под контроля человека для этих видов сопровождается восстановлением свойства одновременности прорастания и формирования банка семян в почве. По этой причине бороться с сорно-полевым подсолнечником или одичавшей коноплей не легче, чем с истинными сорняками. Эта возможность одичания культурных растений учитывается селекционерами, и они нередко предпочитают пользоваться исходным материалом (если он представляет "дикую флору") иноземного происхождения, дабы легче было контролировать поведение созданных гибридов.

R_к - ложные или фитоценологические экеплеренты - виды, которые в отличие от истинных экеплерентов-бродяг постоянно присутствуют в сообществах, но часто пребывают в покоящемся состоянии и дают вспышку развития лишь тогда, когда внезапно ослабевают фитоценологические отношения. Пример такого рода видов - весенние подснежники-эфемероиды наших лесов. Они успевают отцвести до того, как распустится листва на деревьях и ее полог перехватит основную часть ресурса света. К этому типу относятся растения-однолетники пустынь, которые сохраняются в почве в стадии семян, но дают вспышки численности после осадков. В отличие от лесов в условиях пустыни ткань фитоценологических отношений всегда разорвана, и потому в данном случае фактором, определяющим развитие видов группы, является только наличие ресурсов влаги.

Р. Уиттекер пишет, что в пустыне Сопора имеется не менее сорока видов однолетников-подпольщиков, собранных в группы, каждая из которых адаптирована к дождям разного времени года. Таким образом, чтобы целиком выявить список видов сообществ этой пустыни, необходимо наблюдать ее в разное время года, так как во время весенних дождей появляются одни "подпольщики", во время летних - другие и во время осенних - третьи.

Группы R и R_к во многом различны, и, как уже говорилось, у Р. Уиттекера было достаточно оснований, чтобы поместить их в разные стратегические типы "бродяг" и "подпольщиков". И

тем не менее есть в этих группах и существенная общность, которая заставила Грайма отнести их к одному типу - R. В обоих случаях это, во-первых, типичные виды с высокими вложениями в репродукционную сферу, т. е. затрачивающие очень много энергии на размножение и имеющие высокую семейную продуктивность.

Во-вторых, у всех эксплерентов существует особый, "оппортунистический", тип реакции на загущение: их численность не зависит от плотности. Растения реагируют за счет пластичности - "миниатюризации", т. е. растение может стать в сотни раз меньше, чем в условиях оптимума, но все же сможет продуцировать хотя бы несколько семян и тем самым продолжить свой род. Конечно, мир, как пишет Э. Пианка, "не окрашен в черное и белое" и между отмеченным у K-видов способом регуляции численности зависимостью от плотности и такой пластичностью растений есть множество переходов. Естественно, что и пластичность не беспредельна и при регуляции численности плотностью также есть какая-то вариация уровня развития растений в зависимости от плотности, тем не менее у большинства эксплерентов пластичность, позволяющая им выносить почти любое перенаселение, выражена очень ярко.

Грайм выделил три типа стратегий (два из которых мы разделили еще пополам) и назвал эти типы первичными, подчеркнув, что они скорее абстракция и исключение, чем правило, и что в природе чаще отмечаются вторичные типы стратегии, составляющие переход между двумя или даже сразу тремя типами. Он даже построил треугольник, в углах которого поместил три первичных типа, а в поле - четыре вторичных, назвав их соответственно KR, KS и KRS. В этом случае все луговые травы, к примеру такие, как овсяница луговая или кровохлебка лекарственная, попадают именно в группу KRS, так как обладают и определенными способностями к конкуренции, и устойчивостью к засухе, и способностью переживать ее, сбрасывая листья или даже ликвидируя всю надземную часть, и высокой продукцией семян, позволяющей им селиться в местах нарушений. При необходимости можно подобрать пример и для других случаев. О. В. Смирнова, изучая растения травяного яруса широколиственных лесов, установила, что среди них есть виды, обладающие свойствами K (сныть, осока волосистая, ландыш), S (копытень, купена лекарственная) и R (которые в таком сообществе как бы постоянно "ремонтируют" возникающие нарушения в травяном ярусе - живучка ползучая, бор развесистый и т. д.).

Ясные в теоретическом рассмотрении типы стратегий при попытке установить их в природе часто становятся головоломкой. Кроме существования вторичных типов, любой вид обладает достаточно широкой нормой реакции на изменения условий, и потому одна и та же популяция может по-разному проявляться в разных ценопопуляциях. Это распространяется на очень многие ее признаки, в том числе и на типы стратегий.

Украинский фитоценолог Ю. Р. Шеляг-Сосонко, изучая дубовые леса, установил, что в разных частях своего ареала дуб ведет себя по-разному. Если говорить о стратегиях, то они также оказываются совершенно разными в разных частях, и только что высказанное положение о том, что дуб - это типичный вид K, правомерно только для оптимальных условий произрастания; его можно оспорить, если посмотреть, как ведет себя дуб не в условиях, где ему особенно хорошо, а у границ своего экологического и особенно географического ареала. Оказывается, там дуб формирует кустарниковую форму и становится видом группы KS и даже S.

Еще более поразительна наша сосна лесная. В благоприятных условиях она безусловный вид K, но на сфагновом болоте вместе с вересковыми кустарничками может иметь форму с короткими хвоинками и высотой стволика, стелющегося вдоль кочек, 30-40 см. Такую сосну называют формой *rumila*. Ясно, что в этом случае мы имеем дело с типичным пациентом S.

Гигантские заросли тростника в дельте Волги (помню, что пробиваясь через них вместе с В. Б.

Голубом, мы за несколько часов потеряли много сил и даже порядком пооборвались) представляют его позицию как виолента. Он захватывает много ресурсов, затеняет прочие растения, которые встречаются лишь в единичной примеси. Однако в той же дельте на наиболее высоких элементах рельефа, где сформировались луговые солончаки, тот же вид представлен иной формой - стебель становится тонким и угловатым, стелющимся вдоль поверхности земли. Это уже опять пациент, и, стало быть, от четырехметрового тростника на плавнях до этих "чахоточных" растений можно подобрать все члены совершенно непрерывного ряда K-S.

Очень удобным объектом для изучения поведения растений являются искусственные сообщества. В этом случае если несколько видов высеяно в разных сочетаниях, то вид во всех вариантах опыта - это популяция, а в каждом конкретном - ценопопуляция. Несколько лет назад вместе с сотрудниками автор проводил опыты по подбору наиболее оптимальных вариантов травосмесей для разных районов Башкирии.

В этих опытах была вскрыта любопытная закономерность: при отсутствии полива клевер луговой подавлял овсяницу луговую, что было нетрудно установить, сопоставляя экземпляры обоих видов трав, которые параллельно выращивались и в чистом посеве. Для овсяницы луговой более крупные растения были в чистом посеве, для клевера - в травосмеси. Это давало основание сделать вывод, что клевер вызывал фитоценотический стресс овсяницы, и, таким образом, как бы был более виолентен, чем она. Положение в корне менялось, когда использовался полив, дававший преимущества овсянице, и в чистом посеве более крупными уже были растения клевера, а в смеси - овсяницы. Если бы менять нормы полива, то можно было бы достичь ситуации, когда оба растения заняли бы некоторое равновесное положение и условия травосмеси сравнялись бы для обоих видов с условиями в чистом посеве и, таким образом, внутривидовая и межвидовая конкуренции были бы уравненными.

Т. А. Работнов подчеркивает, что виолентность, пациентность и эксплерентность - это свойства, присущие всем популяциям и ценопопуляциям, но в разной мере. В любом сообществе виды можно ранжировать по каждому из этих стратегических параметров (Дж. Грайм пытается это делать даже сразу для трехмерного пространства). Однако определение конкретного места ценопопуляции в естественных многовидовых сообществах - крайне сложная и подчас практически неразрешимая задача.

В экспериментах с травосмесями это сделать много легче, но получаемый ряд, например виолентности, будет справедлив только для сортов данных видов, для данного района, для данных условий (норма удобрения, полив, климатические условия года) и, наконец, для данного года жизни искусственного сообщества, так как разные виды развиваются с разной скоростью и потому достигают наибольшей виолентности в разные годы.

Учет виолентности (и закономерностей ее изменения с возрастом) - очень важный момент при подборе компонентов травосмеси, где необходимо заранее рассчитать, как она будет меняться с годами, чтобы поддерживать устойчивость, не допускать проникновения сорняков и давать достаточно высокие урожаи по возможности более долгий период. Таким образом, можно удвоить и даже утроить сроки службы травосмеси, а стало быть, намного удешевить получаемый корм для животных за счет экономии расходов на семена и на энергию при перепашке дернины.

И последний вопрос, ответив на который мы можем завершить эту главу: достаточно ли знание ценопопуляций для понимания сообщества? Безусловно, это так, если сообщество находится в экстремальных условиях и растения разомкнуты, и не так, если между растениями возникают взаимные отношения.

Для организмов была характерна переоценка роли фактора взаимоотношений, которые в

любом случае ставились во главу угла, и даже в условиях самых суровых пустынь фитоценологи умудрялись выделять эдификаторы, т. е. виды, обладающие сильным средообразующим влиянием (!). Континуалисты более осмотрительны и в первую очередь учитывают комплекс абиотических факторов среды и генетические потенции популяций, объединенных в сообщество. И тем не менее, если сообщество достаточно сомкнутое и объединяет не только виды группы S, но и виды K или R, то отрицать роль взаимоотношений нельзя.

Глава 3. Как в переполненном автобусе (Взаимоотношения растений)

Сделав акцент на анализе свойств ценопопуляций, континуалисты в то же время не пытаются представить себе сообщество как их механическую сумму. Ценопопуляции связаны достаточно сложными и "многоканальными" непосредственными и опосредствованными взаимоотношениями, в результате которых они дифференцируют ниши (гл. 4) и местообитания (гл. 5). Изучение взаимоотношений - дело необычно сложное. И если еще как-то можно изучить их в искусственных сообществах многолетних трав или лесных посадках, где поочередно комбинируют популяции друг с другом (но и в этом случае отношения двух популяций в присутствии третьей, четвертой и т. д. могут оказаться совсем не теми, что при их сообитании в изоляции от прочих!), то в естественных сообществах, где сообитает много видов, установление их влияния друг на друга - задача практически неразрешимая.

В статье В. И. Василевича, с которой он выступил во время дискуссии о проблеме континуума в журнале "The Botanical Review", было удачно отмечено, что одной из причин существования непрерывности является неспецифический характер влияния видов друг на друга.

Каковы же основные каналы взаимовлияния растений в сообществе? Во-первых, это, конечно, конкуренция, хотя применительно к отношениям растений по вопросу о конкуренции есть две диаметрально противоположные точки зрения. Большинство фитоценологов и экологов, включая Р. Уиттекера и Т. П. Работнова, считают конкуренцию основным каналом взаимоотношений между популяциями в сообществе. В то же время видные авторитеты как в СССР (А. М. Гродзинский), так и за рубежом (Дж. Харпер) категорически возражают против использования понятия "конкуренция" для этой ситуации. Гродзинский даже считает, что это просто ширма для сокрытия нашего незнания характера отношений между популяциями растений в сообществе. Какую же точку зрения принять нам?

Безусловно, для видов, где совершенно очевидно в триаде преобладает свойство K или S, конкуренция как способ общения между растениями роли не играет. Для силовиков просто нет подходящего партнера, с которым бы они могли помериться силами, а для высокоспециализированных к стрессу выносливцев условия столь скудные, что вряд ли кто посягнет на них. Но, если в "триаде" может быть значительная примесь свойства R, конкуренция будет играть важную роль. Она предполагает всегда более или менее симметричные отношения, т. е. когда конкурирующие виды соревнуются и сдерживают рост друг друга. Однако, кроме конкуренции, возможны еще по крайней мере три способа отношений растений.

1. **Одностороннее средообразование** - влияние виолента-дерева на пациенты-травы, когда дерево перехватывает большую часть света и создает условия неполного и отфильтрованного по спектральному составу освещения над пологом леса. Травы, понятно, никакого "симметричного" влияния на дерево оказать не могут.
2. **Прямые отношения типа механических** (крайне редкие случаи охлестывания одним видом

кроны другого при ветре, взаимного давления, прободения корневищами подземных органов другого - вспомним картофель и пырей) и биохимических. Отношения второго рода представлены паразитизмом и полупаразитизмом.

Паразитизм у растений - явление довольно редкое, хотя виды заразики и повилики иногда причиняют немалые неприятности в сельском и даже в лесном хозяйстве. Представители заразиковых, к примеру, нередко губят саксаулы в пустыне Гоби. Работая в этом районе, как мои коллеги, так и я с удивлением смотрели на достигающие двух килограммов сочные с неприятным запахом соцветия пустынной заразики цистанхе, которые буквально "разъелись" на корнях честного труженика-пациента саксаула, причем самого почтенного возраста 100-150 лет.

Полупаразитизм в умеренных широтах распространен достаточно широко. Полупаразитами являются многие представители семейства норичниковых (погремок, марьянники, мытники, очанки и т. д.), причем если у каждого растения-паразита свой хозяин, то у полупаразитов их десятки, так как они, получая питательные вещества от хозяина, не теряют способности к нормальному фотосинтезу. У хозяина они лишь "подкармливаются". По этой причине массовое развитие погремка на лугах лесной зоны способно снизить урожай травостоя в 2-3 раза и, кроме того, резко ухудшить его качество, так как сам погремок относится к непоедаемым растениям.

3. Аллелопатия. Если фитоценологи спорят по вопросу о том, есть ли конкуренция у растений и какова ее роль, то еще больше споров вокруг так называемой аллелопатии - биохимического сигнального взаимовлияния растений. Об этом явлении знал уже Плиний: вокруг грецкого ореха не растут никакие другие виды. Потом в серии современных экспериментов был даже определен радиус вредности грецкого ореха (около 16 м) и идентифицирован химический состав выделяемого им токсина юглона. Аналогичная ситуация на Кавказе с австралийским эвкалиптом, который интродуцирован уже в этом столетии: под пологом австралийца кавказские растения жить не желают, там всегда голая почва.

В 1937 г. монографию об аллелопатии опубликовал Г. Молиш, однако на советских исследователей она особого впечатления не произвела. Зато после публикации на русском языке в 1957 г. аналогичной монографии ученого из ГДР Г. Грюммера в нашей стране начался воистину аллелопатический бум. Переиначив известные слова И. Ильфа и Е. Петрова, можно было бы по этому поводу сказать, что, опьяненные возможностью экспериментировать, фитоценологи стали считать, что "вся сила в аллелопатии".

В эти годы широкое распространение получили "экспериментальные" исследования, когда в чашках Петри и под стеклянными колпаками за счет высоких концентраций аллелопатических веществ демонстрировали действие одного вида растений на другой, причем часто в пары объединялись виды, которые в природе не росли вместе. Эти "эксперименты", разумеется, нравились далеко не всем. Помню, что в канун 1962 г. на кафедре геоботаники Ленинградского университета был показан забавный пародийный спектакль "Сотворение фитоценоза". Автором его и исполнителем роли Адама был А. А. Ниценко. Бог изрекал устоявшиеся положения старой парадигмы (требовал создавать фитоценозы в полном соответствии с принципом дискретности и т. д.), сатана придерживался воззрений Л. Г. Раменского, а бедный Адам, подстрекаемый сатаной, никак не мог усвоить надежные принципы старых концепций, чем очень огорчал бога. Где-то ближе к концу спектакля бог очень уставал и от задачи сотворения растительности в соответствии с правозверными принципами, и от бестолковости Адама. Утирая пот со лба, он протянул Адаму чашку Петри со словами: "Устал я, пойду, передохну малость, а ты пока поиграй вот в это". Зрители этого спектакля, в числе которых были сотрудники и студенты кафедры геоботаники и ее выпускники, естественно, разразились громким хохотом, хотя "аллелопатчики", которые также были на кафедре в эти годы, очень обиделись на эту острую шутку.

Отрезвляющие голоса, впрочем, раздались достаточно скоро, Т. А. Работнов и Г. Б. Гортинский, а затем и А. М. Гродзинский указали на несоответствие этих экспериментов природным условиям, где нет ни чашек Петри, ни колпаков, ни отваров, но есть вода, ветер, микроорганизмы, поглотительная способность почвы. Все эти факторы никогда не допустят накопления фитотоксинов в тех высоких концентрациях, которых достигали экспериментаторы-"аллелопатчики".

Началась волна охлаждения интереса к аллелопатии, вплоть до полного ее отрицания. В настоящее время взгляд на то, что аллелопатия не может играть сколько-нибудь существенную роль в сообществах, последовательно отстаивается крупнейшим экологом, лидером популяционного направления и создателем демографии растений, Дж. Харпером. Тем не менее эксперименты продолжались, и постепенно отношение к аллелопатии стало более ровным - без удара в одну или в другую крайность.

Р. Уиттекер реалистически утверждал, что аллелопатии - побочный продукт аллелохимических взаимодействий в широком плане. Токсины первоначально играли роль (а часто и продолжают выполнять ту же функцию) защиты растений от насекомых, а их отрицательное (а иногда, что реже) и положительное влияние на растения - счастливый случай, зафиксированный отбором. Стало очевидным, что растения, которые вместе обитают долгие периоды истории растительности, лучше адаптированы к химическим взаимодействиям, чем те, которые человек искусственно соединил вместе сравнительно недавно (как в отмеченном примере с эвкалиптом или в полевых сообществах). Процесс химического взаимодействия оказался более сложным; кроме прямого пути "живое растение - живое растение", когда аллелопатические вещества выделяются в атмосферу, в почву корнями или смываются в почву с листьев, возможен и более сложный путь: "высшее растение - микроорганизмы ризосферы акцептора, т. е. растения, испытывающего влияние, - высшее растение" или даже "высшее растение - микроорганизмы донора (своя ризосфера) - микроорганизмы акцептора - высшее растение". Часто влияние одного вида на другой осуществляется при разложении отмерших частей растений и т. д.

Выраженность аллелопатии различна в разных сообществах, и сообществ, где этот фактор является основным регулятором отношений, мало. Тем не менее они существуют, и это приходится признавать даже самым мрачным скептикам. В Калифорнии есть тип растительности, называемый чапарраль. Это чередующиеся куны кустарников и лугов. Вокруг многих кустарников чапарраля существуют многометровые "пролысины" - кольца отчуждения, где не растет трава, так как там в почве скапливаются токсины - терпены. Примерно четыре раза за столетие чапарраль выгорает и пожар разрушает терпены, после чего весь участок зеленеет буйными лугами, но с появлением кустарников "пролысины" восстанавливаются. Их в какой-то мере можно объяснить конкуренцией за влагу, но тонкими экспериментами было показано, что главным фактором, препятствующим росту трав, все же является аллелопатия.

Аллелопатические сигнальные (ведь эти вещества не усваиваются растениями!) взаимодействия могут облегчать и ускорять описанный ниже процесс расхождения видов по нишам. Так, при смешанных посадках деревьев, которые вел И. Н. Рахтеенко в Белоруссии, корни деревьев размещались иначе, чем при одновидовых порядках: у одних видов они тут же перемещались в более глубокий, а у других - в приповерхностный горизонт.

Дж. Харборн (1984) в изданной на русском языке монографии "Биохимическая экология" (значительная часть рассмотренных в этой главе примеров заимствована из этой книги) приводит еще один в высшей степени интересный в отношении и теории и практики пример аллелопатического взаимодействия растений. Семена паразитных растений всходят лишь в том случае, если на них влияют корневые выделения растений-хозяев. В ряде случаев уже удалось раскрыть их формулу и синтезировать аналоги природных соединений. В результате

спровоцированные этими веществами и "обманутые" проростки заразили, не найдя рядом питающего корня растения-хозяина, к которому нужно присосаться сразу же, как только будут израсходованы резервы питательных веществ эндосперма семени, погибают. Культурные растения после такой обработки страдают от паразитов в значительно меньшей степени.

Таким образом, сегодня вряд ли кто возьмется утверждать, что роль аллелопатии выше, чем конкуренции, но весьма опрометчиво с порога отрицать этот феномен природы. В особенности важен его учет при изучении отношений разных культурных видов и сорняков на сельскохозяйственных полях. Именно в этих условиях ведут свои эксперименты сотрудники академика А. М. Гродзинского.

Заканчивая обсуждение вопроса о способах взаимоотношений растений, нельзя не упомянуть, что они никак не могут быть оторваны от их отношений с животными. Стадо коров, которое предпочитает одни растения другим, полностью меняет картину конкуренции, обеспечивая победу менее вкусным видам. Опылители также могут эффективно регулировать численность, если предпочтут нектар одного вида другому. Общеизвестны факты резкого повышения тонуса растений травяного яруса лесов после того, как виды древостоя пострадали от нападения непарного шелкопряда. В этом случае на долю трав перепадает и больше света, который не задерживается листьями, и улучшается обеспечение питательными элементами, которые потерявшим листья деревьям нужны в меньшем количестве. Регуляторами отношений могут быть и патогенные организмы (в пойменных лесах средней полосы "голландская болезнь" была причиной резкого сокращения участка вяза и его замещения липой).

Все эти факторы действуют на сообщество одновременно, и потому взвесить роль каждого из них в многовидовом сообществе практически невозможно. Сейчас экологи часто говорят о так называемой диффузной конкуренции, так как в многовидовом сообществе трудно вычленишь пары или хотя бы группы взаимодействующих видов. Сообщество менее всего похоже на спортивный комплекс, где несколько спортсменов играют в теннис, а другие состязаются в искусстве фехтования, третьи, объединившись в команды, пытаются одержать победу в волейболе. Сообщество скорее похоже на городской автобус в часы пик, когда все одновременно толкают друг друга. И тем не менее как в переполненном автобусе пассажиры добираются до места следования, иллюстрируя тем самым поговорку: "В тесноте, да не в обиде", так и растения в сообществе, несмотря на интенсивную диффузную конкуренцию, взаимосредообразование, аллелопатию, коррекцию их отношений животными и микроорганизмами, продолжают сохраняться. Стабильность естественных сообществ или устойчивая тенденция их изменения в сторону стабильного сообщества с постепенным замещением видов - удивительное свойство природы, поддерживающее стабильность биосферы и до поры до времени гасящее даже интенсивные нарушения природы человеком.

И в заключение главы ответ на вполне резонный вопрос читателя: много ли мы знаем об отношениях в растительном сообществе? Да, много, но... не знаем еще больше, и высказывания А. М. Гродзинского о том, что очень часто вместо выявления природы отношений растений мы все валим на "конкуренцию", не лишены некоторых оснований. Основу современных представлений составляет именно утверждение неспецифической конкуренции. Но всегда ли это так? Несколько лет назад ученик Дж. Харпера Рой Теркингтон опубликовал сразу две серии статей в двух авторитетных журналах о так называемой тонкой биотической дифференциацией у растений. Суть этого процесса сводится к следующему. В популяции клевера ползучего Теркингтон обнаружил группы особей, которые предпочитают расти с разными видами злаков. Размножая эти группы, он показал, что вместе со "своим" злаком клевер развивается лучше. Эта тонкая взаимоадаптация внутривидовых групп более никем не подтверждена, но возможно, что в этом "феномене Теркингтона" начало нити клубка, размотав который, мы оценим по-новому

отношения в сообществе и сможем использовать эти знания на практике при создании искусственных лугов, многовидовых лесопосадок, цветочных композиций на клумбах и т. д.

На сегодняшний день ясно одно: проблема взаимоотношений растений еще долгие годы будет нивой плодотворных научных исследований и даст интересные и полезные для теории и практики плоды.

Глава 4. В тесноте, да не в обиде (Экологические ниши)

Итак, организмы считали главным фактором организации сообщества взаимные отношения формирующих их популяций и в особенности роль "всемогущих" эдификаторов. Континуалисты противопоставили им иной подход. Сообщество не является результатом коэволюции и взаимоприспособления видов, каждый из них обладает индивидуальными эколого-биологическими особенностями, особой стратегией выживания и результатом взаимоотношений, рассмотренных в гл. 3, оказывается дифференциация ниш.

Понятие "ниша" ныне очень популярно. Лидер американских экологов растений Р. Макинтош, обсуждая двадцатипятилетние итоги этой науки (1947-1972), писал, что ниша - это самое фундаментальное понятие, в экологии, причем процитировал шуточное четверостишие студентов Кориельского университета, смысл которого примерно таков: "Когда мне говорят о нише в аудитории, то все ясно, но когда я ищу ее в природе, получается ляпсус". Э. Пианка в "Эволюционной экологии" (1981) пишет о том, что если бы понятие ниши можно было бы более четко определить, то всю экологию нужно было бы считать наукой о нишах.

Разночечий в понимании ниши действительно много, однако применительно к животным вопрос решается все же проще: животные различаются по типу пищи, по месту жительства (разные птицы, к примеру, гнездятся в разных частях кроны деревьев, а некоторые - в травяном ярусе). Здесь понятие ниши легко раскрывается как совокупность потребностей популяции или особи в ресурсах и пространстве, это ее профессия в сообществе, т. е. та роль, которую популяция играет в цепях трансформации энергии в экосистеме.

У растений, если исключить сравнительно небольшую группу паразитов, полупаразитов и плотоядных (таких, как росянка или жирянка), один тип пищи - "минеральный суп" почвенного раствора, солнечная энергия, углекислый газ. Это даже дало основание В. И. Василевичу в одной из его работ отрицать роль принципа дифференциации ниш в многовидовом сообществе растений. Тем не менее дифференциация ниш существует и в мире растений, и ее роль не менее значительна, чем у животных, хотя сам по себе масштаб дифференциации ниш у растений конечно же несравненно более тонкий.

Применительно к растению ниша - это совокупность пространства, которое оно занимает, ресурсов, которые использует, и дополнительных условий, как-то: опылителей (ветер, насекомые, птицы), фитофагов, которые поедают растения, и т. д. Какие же проявления принципа дифференциации ниш у растений мы можем пронаблюдать в природе?

Во-первых, достаточно взглянуть на любое лесное и травяное сообщество, чтобы увидеть, что разные виды имеют растения разной высоты, а стало быть, некоторые из них получают полный свет, некоторым же достаются только его остатки, отфильтрованные расположенными выше листьями других видов (рис. 1). Эта фильтрация, как известно, носит не только количественный характер, но затрагивает и соотношение разных частей спектра солнечного света - красные лучи

поглощаются, к примеру, в большей степени, чем зеленые, что особенно ярко проявляется в тропических лесах. Дифференциация ниш по отношению к свету - важный параметр этого процесса у сомкнутых сообществ, особенно лесных, но, естественно, этот фактор не играет никакой роли в условиях открытых сообществ пустынь или тундр.

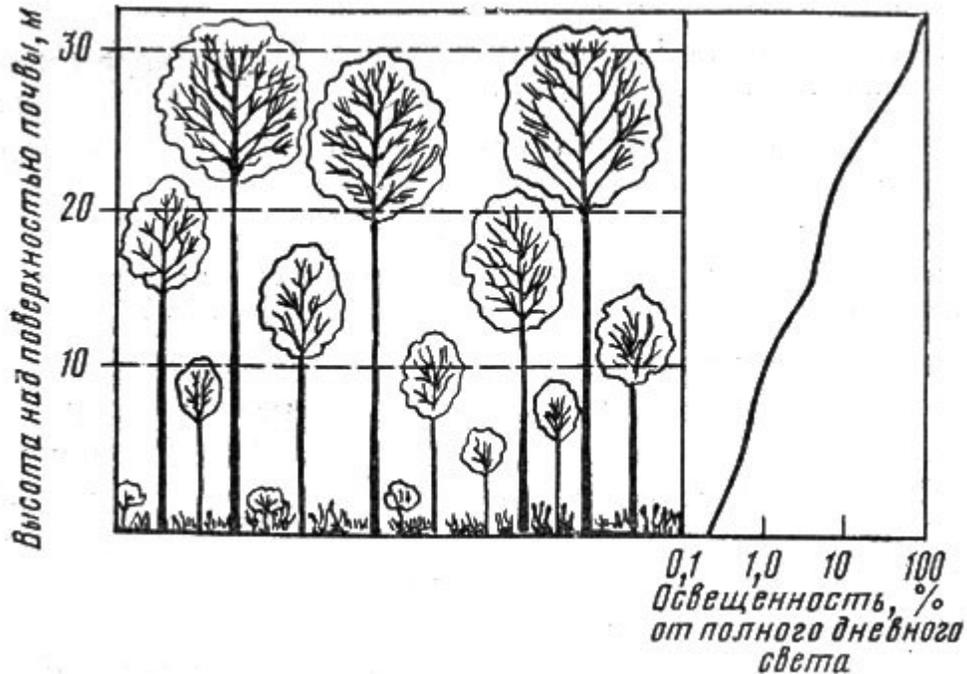


Рис. 1. Дифференциация ниш по оси освещенности в условиях леса (по: [Уиттекер, 1980])
 Различные виды деревьев, кустарников и трав, имеющие листья на разной высоте над уровнем почвы (слева), адаптированы к неодинаковой интенсивности света (справа)

Во-вторых, если прокопать траншею и отпрепарировать на ее стенках распределение корней разных видов, то мы можем увидеть, что корни разных видов идут на разную глубину. Это второй фактор, объясняющий, почему в одном и том же сообществе оказываются виды, избегающие засоления, и галофиты (так бывает при так называемых глубоких солонцах, когда в верхнем горизонте располагаются корни одних растений, а корни других доходят до горизонта с высокой концентрацией водорастворимых солей). Автору удалось наблюдать паразитическое сообщество саксаула и тростника, которое изредка встречается в котловинах пустыни Гоби. Все объясняется просто: пустынный-пациент саксаул пользуется верхними сухими горизонтами почвы, а тростник доходит своей глубокой корневой системой до грунтовых вод.

В-третьих, фактором дифференциации ниш является разновременное зацветание растений, о котором более подробно мы будем говорить ниже. В период цветения растение требует максимального количества ресурсов и размыкание пиков максимальной потребности способно в значительной мере снижать конкуренцию в сообществе.

В-четвертых, фактором дифференциации ниш является различное отношение растений к колебаниям климата, которые достаточно обычны в любом районе. В сухой год лучше развиваются более сухолюбивые растения, а во влажный - влаголюбивые. Эти колебания могут полностью менять вид сообщества. Так, в лесостепи обычны сообщества, которые геоботаники называют остепненными лугами в силу того, что там перемешаны виды лугов и степей. Колебания климата вызывают паразитические метаморфозы этих сообществ, так как в сухой год

луговые травы подавляются и преобладают степняки; сообщество воспринимается как степь. Во влажный год происходит обратное явление и только очень внимательный исследователь найдет под бурно разросшимся ярусом луговых трав угнетенные степные растения. Таким образом, эти две группы растений дифференцировали свои ниши применительно к фактору колебания содержания влаги в почве.

В-пятых, фактором дифференциации ниш являются опылители. Разные виды опыляются разными насекомыми, а если их обслуживают одни и те же виды насекомых, то зацветание растений не бывает одновременным, чтобы насекомые успевали переключаться с обслуживания одного вида на другой.

В-шестых, фактором дифференциации ниш может быть разная потребность видов в элементах минерального питания, что нередко может вызвать пятнистое сложение сообщества. В гл. 7 будет показано, что бобовые могут создавать неравномерное распределение азота в почве и за счет этого вызвать пятнистое распределение видов злаков, по-разному требовательных к азоту.

При желании факторы, которые могут быть причиной дифференциации ниш, можно перечислять до бесконечности. И потому для лучшего понимания сути современного представления о нише мы познакомимся с понятием о так называемом гиперпространстве ниш, т. е. пространстве, которое нельзя себе представить физически в силу того, что число осей превышает три. При этом каждый признак ниши рассматривается как ось гиперпространства и экологическая ниша трактуется как его некоторая часть - гиперобъем. Гиперобъемы ниш разных ценопопуляций перекрываются, но их центры, соответствующие точке координат оптимальных условий существования вида в сообществе, дифференцированы, рис. 2, поясняющий пищу, из цитированной монографии Э. Пианки.

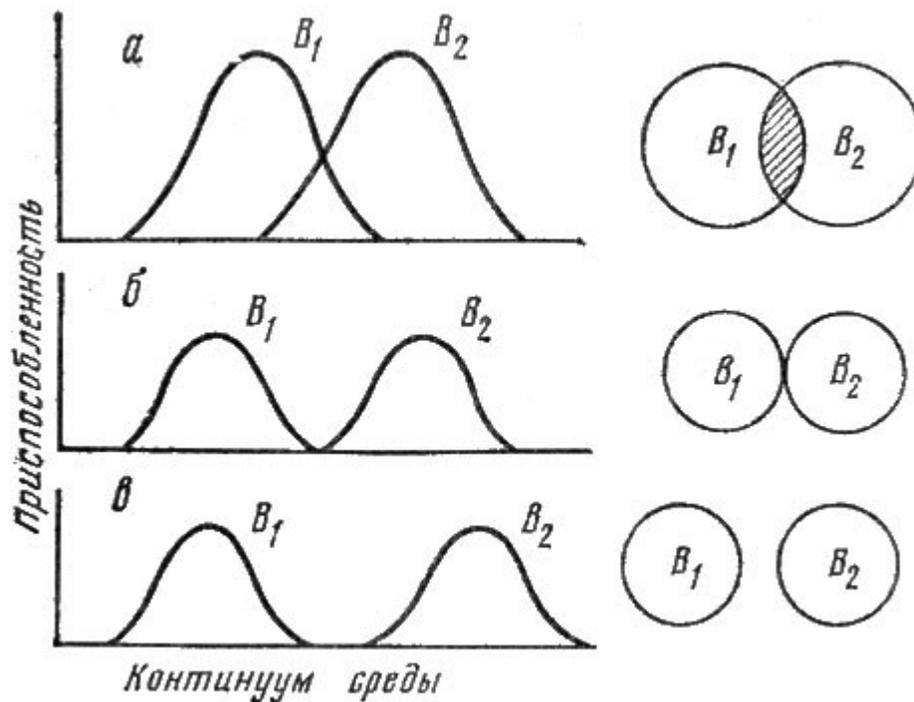


Рис. 2. Иллюстрация принципа дифференциации ниш (по: [Пианка, 1981]). V_1 и V_2 - виды-конкуренты; ситуации а, б, в - стадии процесса дифференциации экологических ниш, при которых происходит снижение и исключение фактора конкуренции и исключение

Формирование растительного сообщества в общем плане сводится к процессу дифференциации экологических ниш. Если две ценопопуляции занимают одну нишу, то, следуя принципу Г. Гаузе, можно предположить, что они либо должны дивергировать по одной или нескольким осям, либо одна из них погибает. Р. Уиттекер называет этот процесс "упаковкой" экологических ниш.

Понятие "упаковка" как нельзя лучше выражает содержание процесса. Действительно, если укладывают чемоданы два человека и один из них аккуратно подгоняет вещи друг к другу, а второй заталкивает предметы как попало (как герои Дж. К. Джерома из "Трое в лодке, не считая собаки"), то результат будет различен: в одном и том же объеме будет размещено разное количество предметов и неряхе потребуется большой объем, - скажем, в виде внушительной дополнительной авоськи. Эволюция - прекрасный "упаковщик", и потому гиперпространство ниш ("чемодан") оказывается заполненным пригнанными друг к другу нишами ценопопуляций ("предметами"). Впрочем, возможности уплотнения популяций в растительных сообществах не достигают своего предела и у природы всегда остается шанс "втолкнуть" в гиперпространство ниш дополнительную популяцию растений.

По каждой оси гиперпространства ниш виды выстраиваются в "экологическую очередь" (термин В. Д. Утехина), что снижает их конкуренцию.

Дифференциация ниш ни в коей мере не подменяет роли взаимоотношений растений в сообществе, а, напротив, является их следствием. Современный эколог различает два варианта ниш - фундаментальную и реализованную. Первая - это тот гиперобъем, который популяция могла бы занять, не будь у нее отношений с прочими компонентами, а вторая - тот, который ей удалось отстоять от наседающих слева и справа соседей. Пояснить различия фундаментальной и реализованной ниш несложно методом аналогий на примере городского транспорта.

Рассмотрим пространство "ниш" городского транспорта некоторого гипотетического города, где при достаточной его протяженности и развитом городском транспорте в утренние часы пик складывается определенный дефицит и пассажиры не строго соблюдают очередь при посадке (это, будем надеяться, чисто теоретическая ситуация). Такое пространство имеет две оси: комфортности (с градациями: трамвай с пересадками, трамвай прямой, автобус рейсовый и автобус-экспресс, маршрутное такси) и времени - период от 7 до 11 утра, причем час пик, когда проявляется дефицит транспорта, наблюдается с 8 до 9 утра.

Под фундаментальной нишей мы будем понимать желания, под реализованной - возможности. У спортсмена-самбиста крепкого телосложения и бескомпромиссных намерений прибыть на работу в срок желания и возможности совпадают, т. е. фундаментальная и реализованная ниши равны. Пожилой пассажир-пенсионер имеет желание воспользоваться утром наиболее комфортабельным транспортом, но не может попасть в желанные двери маршрутного такси и даже автобуса в часы пик и едет наименее комфортабельным транспортом - трамваем - с пересадками. Таким образом, у него фундаментальная и реализованная транспортные ниши не совпадают, в часы пик его возможности ограничены только трамваем, в то время как в иное время дня он может ехать любым транспортом, которым ему заблагорассудится, включая и наиболее удобное маршрутное такси.

В природных экосистемах и сообществах мы имеем дело именно с реализованными, а не фундаментальными нишами, и потому сам по себе процесс дифференциации ниш и их "упаковки" - результат не только генетических предпосылок и их фенотинической реализации под влиянием условий среды, но и итог взаимоотношений с прочими компонентами сообщества.

Природа и эксперимент представляют нам неограниченное количество примеров различий фундаментальной и реализованной ниш. Если вносить удобрения в течение нескольких лет на

участок естественного луга, то его видовой состав резко обеднится. Т. А. Работнов, который заново переобработал все результаты более чем векового уникального эксперимента по выявлению влияния удобрения на луговые сообщества, который проводится по сей день на знаменитой Ротамстедской опытной станции в Великобритании, прекрасно показал это. Из травостоев в первую очередь выпадают виды, которые в природе свойственны бедным почвам (душистый колосок, трясунка средняя). В то же время если эти виды-аскеты высеять в чистом виде, то они положительно реагируют на удобрения. В чем дело? Оказывается, фундаментальная ниша душистого колоска или трясунки включает и область богатых почв, а реализованная - только бедных, там, где они могут лучше раскрыть свои преимущества по утилизации ресурсов при их дефиците в почве. Аналогично степные виды - ковыли и типчак - при отсутствии рядом луговых трав значительно продуктивнее именно в условиях достаточного лугового, а не степного увлажнения, за что их неоднократно образно называли не "сухлюбями", а "сухотерпцами".

Когда вносится удобрение, виды-аскеты проигрывают луговым травам богатых почв, резко сокращают свое участие, а потом вообще исчезают. Культурные растения (если они повторно не одичали) вообще имеют реализованную нишу в естественных сообществах, близкую к нулю, и потому, если за ними без конца не ухаживать и не оберегать их от даже не особенно сильных по меркам видов естественных сообществ сорных растений, они тут же выпадают.

Все, о чем мы говорили при рассмотрении теоретической ситуации беспорядка при посадке в городской транспорт в гипотетическом городе, в более усложненном варианте наблюдается и в природе. Есть виды растений, которые настолько сильны, что способны удержать весь объем фундаментальной ниши при любом натиске со стороны соседей, и есть виды, которые вообще не могут удержать своей пиши при наличии других претендентов на жизненное пространство. Какие же биологические особенности определяют способность вида к удержанию большей доли фундаментальной ниши, т. е. разность между фундаментальной и реализованной нишами (назовем их соответственно V_1 и V_2 , а их разность - ΔV)? ΔV определяется целым комплексом биологических особенностей, который интегрируется в уже рассмотренных типах стратегий растений. Отвлечемся от экологической пластичности видов и представим стратегические типы K, R, S, KR, RS, KS, KRS в системе из двух координат, одной из которых будет уже упомянутая разность между объемами фундаментальной и реализованной ниши ΔV , а другой - градиент ухудшения условий среды (т. е. стресс).

В этом случае все наши группы легко разместятся в этой системе. Виды K и S имеют ΔV , равную нулю, так как в первом случае они слишком сильны, чтобы кто-то посягнул на их фундаментальную нишу, а во втором - столь бедны, что на их "тощие харчи" нет претендентов. Разность достигает максимума у видов группы R. Они при отсутствии видов K могут иметь очень широкие пределы толерантности по любому фактору среды, но при их появлении быстро "ретируются" и перекочевывают на новое нарушенное место или замирают в почве в состоянии банка семян и ждут нового удобного случая, чтобы дать вспышку численности. Однако поскольку большинство видов в своей "стратегической триаде" имеет и свойство эксплерентности, то видов, у которых фундаментальная и реализованная ниши совпадают, мало. Процесс дифференциации ниш и их "упаковки" совершается не с фундаментальными, а с реализованными нишами, объем которых много уже.

Разные стратегические типы растений обладают разной способностью к дифференциации ниш. Несмотря на то что прямое измерение гиперобъемов ниш невозможно и исследователю удастся выявить широту ниш лишь по отдельным осям гиперпространства, о степени дифференцированности ниш и о их "широте" судят по косвенным показателям.

Весьма интересные данные в этом плане получили американские исследователи Дж. Пэриш и Ф.

Безас, которые выполнили очень тонкий и остроумно задуманный эксперимент. Ставилась задача сопоставления способностей к дифференциации ниш у видов "специалистов" и "бродяг", т. е. из групп KR и R в понимании Р. Уиттекера. Для этого из целинной прерии было отобрано 10 специалистов и 10 "видов-бродяг" было взято с мест нарушений. Далее по одному растению каждого вида выращивалось в сосудах. Выращивались также две смеси - из 10 "видов-специалистов" и из 10 "видов-бродяг". Эксперимент был организован так, что количество почвы, приходившееся на одно растение, во всех случаях было одинаковым. Результат получился весьма наглядным: в смеси "бродяг" растения оказались в несколько раз более мелкими, чем в сосудах, где их выращивали порознь.

Таким образом, "неуживчивые бродяги" не смогли дифференцировать ниши, и конкуренция оказалась очень острой. "Специалисты-коллективисты" в смешанном посеве, напротив, развили растения примерно такого же размера, как и при выращивании отдельных растений в сосудах, генетически закрепленные свойства К позволили им дифференцировать ниши и тем самым снизить конкуренцию и более полно использовать ресурсы среды.

Весьма важным параметром при оценке дифференциации ниш является общий объем гиперпространства ниш как мера разнообразия благоприятных условий в пределах среды. Величина эта в известной мере абстрактная, однако вполне очевидно, что в суровой пустыне факторов жизни очень мало и диапазон их изменения достаточно узкий и потому пространство ниш очень ограничено, как и в условиях водной растительности, где влаги избыток и потому она из достоинства становится недостатком (ограничивающим фактором), приспособиться к которому может сравнительно небольшое число видов. Уменьшается за счет сокращения вегетационного периода пространство ниш в арктических сообществах. В условиях степей, особенно при их северном варианте (луговые степи), напротив, объем пространства ниш велик - виды могут дифференцировать время зацветания вдоль оси достаточно продолжительного вегетационного периода, использовать преимущества разных по климатическим условиям лет, дифференцировать корневые системы в глубоком гумусовом горизонте черноземов и т. д. М. В. Марков, который долгие годы возглавлял одну из старейших фитоценологических школ страны - Казанскую, писал в свое время об экологическом объеме местообитания. Это понятие в основном совпадает с более современным понятием гиперпространства ниш.

В соответствии с колебаниями климатических условий пространство ниш может расширяться и сжиматься, причем любое естественное сообщество адаптировано к этим флюктуациям гиперпространства. Часть видов при его сжатии не развивается и переходит в состояние анабиоза.

Нестабильность среды, как отмечалось, становится также одной из осей гиперпространства, т. е. фактором, помогающим упаковке популяций. В то же время если сжатие гиперобъема ниш превышает некий критический уровень, к которому сообщество адаптировано, то часть видов из него вытесняется, т. е. лишается своих ниш.

Уиттекер подчеркивает, что иногда в сообществе могут появиться виды, способные к жизнедеятельности в экстремальных условиях, когда все прочие компоненты сообщества находятся в состоянии покоя (растущие в ранневесенний или позднеосенний периоды, в период засуха и т. д.). Эти виды используют ресурсы, которые ранее сообществом не использовались и потому включают в гиперпространство ниш ту их часть, которая ранее находилась за его пределами. Таким образом, объем гиперпространства ниш ни в коей мере не может трактоваться как определяемый только внешними условиями. Он зависит также и от способности вошедших в сообщество видов ассимилировать эти условия. Гиперпространство ниш, таким образом, понятие не физическое, а экологическое, отражающее связь ценопопуляций и условий среды.

Ниша популяции как часть флюктуирующего гиперпространства ниш - явление достаточно динамическое, и, поскольку отношение к одному фактору (или потребность в нем) меняется в зависимости от другого, границы ниш ценопопуляций по этой причине также флюктуируют и не сохраняются одинаковыми в разные годы. Кроме того, тот гиперобъем, который захватила ценопопуляция, также имеет достаточно сложную структуру, так как внутри ценопопуляции сосуществует несколько генетически различных вариантов вида, также в какой-то мере дифференцирующих свои ниши. Наконец, как подчеркивает Т. А. Работнов, даже в генетически однородной популяции формируются разные ценогические группы - процветающие, угнетенные, индифферентные особи, которые по-своему используют среду. Эти группы также гетерогенны, и в конечном итоге, поскольку в ценопопуляции нет двух идентичных особей (все они различаются если не генотипически, то фенотипически, т. е. вследствие влияния условий среды), каждая особь растений по-своему использует среду и занимает свою микронишу. Такая гетерогенность ценопопуляций в сообществах естественных растений - один из механизмов поддержания их стабильности и, как следствие этого, стабильности всего многовидового сообщества.

Вопрос о дифференциации ниш не менее важен и для искусственных сообществ - полевых и лесных, где также возможна дифференциация ниш и за счет совмещения в одном сообществе нескольких видов, и за счет повышения гетерогенности популяций. Этот вопрос более подробно мы рассмотрим в последней главе.

Глава 5. Почему растет кермек? (Типы местообитаний)

Если ценопопуляция внутри сообщества имеет нишу, то популяция в ландшафте - местообитание, т. е. определенный гиперобъем в многомерном гиперпространстве, осями которого являются факторы среды ландшафта. Каждый вид имеет в условиях ландшафта свой диапазон распределения (пределы толерантности) по каждому из факторов среды, и потому, зная пределы вариации условий среды, можно прогнозировать, какие виды могут входить в состав растительности. Таким образом, появление, скажем, красавца кермека с жесткими листьями и изящным фиолетовым соцветием свидетельствует о том, что в гиперпространстве местообитаний ландшафта есть сухие солончаковые местообитания.

Применительно к гиперпространству местообитаний и популяциям могут быть повторены все те же логические конструкции, которые были использованы нами при рассмотрении ниш и ценопопуляций, как-то: дифференциация местообитаний и упаковка популяций. В конечном итоге ценопопуляция - понятие, как мы отмечали, условное и рабочее, так как определить, где кончается одно сообщество и соответствующая ему ценопопуляция и начинается другое, просто невозможно. Однако гиперпространство местообитаний несравненно шире, чем гиперпространство ниш. и потому проследить соотношение местообитаний отдельных популяций много проще, чем ниш в сообществе. Есть в этом случае и ситуация, аналогичная фундаментальной и реализованной нише, так как вид занимает не то местообитание, где он в принципе мог расти, а распространен там, где он наиболее конкурентоспособен. Центры этих распределений вида по осям условий среды носят название экологического и синэкологического оптимумов.

Этот интереснейший феномен природы неоднократно был описан в работах А. И. Прозоровского, А. П. Шенникова, Х. Элленберга. В частности, было показано, что степные виды при отсутствии конкуренции значительно лучше растут в условиях более обильного лугового

увлажнения и потому их правильнее называть не "сухлюбями", а "сухотерпцами". Аналогично лучше развиваются на богатых минеральных почвах вересковые кустарнички, подобные багульнику или Кассандре, которые конкуренция вытолкнула на наиболее бедные местообитания сфагновых болот. В этих условиях кустарнички оказываются в выигрышном положении как конкуренты, так как обладают наиболее соответствующей этим условиям "скаредной экономикой" патентов.

Для изучения отношения видов к факторам местообитаний используются специальные методы, которые называются ординационными.

Первые методы ординации предложил Л. Г. Раменский, причем сделал это почти одновременно с формулировкой положений о непрерывности. В этом он намного опередил Г. Глизна, который, утверждая идеи континуума и сокрушая теорию "единиц растительности", не предлагал никаких позитивных приемов обработки данных вместо классификации, которую использовали его оппоненты.

Со времени Раменского ординационные подходы "пышно расцвели", так как тонко соответствовали непрерывной природе растительности, что позволяло широко использовать математические методы и ЭВМ. Поскольку растительность отражает условия среды, то удалось разработать и ряд методов так называемой непрямой ординации, когда для изучения отношения видов к условиям среды и соответственно характеристике их местообитаний... не было необходимости вести прямые наблюдения факторов среды. Это было очень удобно, так как некоторые факторы, например такие, как влажность почвы, измерить трудно: нужно многие годы вести режимные наблюдения на стационарах, чтобы описать, как меняется влажность почвы в разные сезоны одного года и в разные по особенностям климата годы.

В основе методов непрямой ординации лежит положение об отражении составом сообществ условий среды. Стало быть, два наиболее непохожих сообщества имеют наиболее различные типы местообитаний, а два наиболее сходных по своему составу - наиболее близкие. Если ординируются не сообщества, а виды, то в этом случае сходный характер распределения видов по различным описаниям опять-таки будет интерпретирован как отражение близости их экологии, а несходный - их экологических различий. Возможности современных ЭВМ позволяют самым различным образом анализировать сходство и несходство видового состава описаний или распределения видов по различным описаниям (эти методы получили название методов R и Q), однако их рассмотрение лежит за рамками содержания этой популярной книги.

Приведем примеры результатов ординационного анализа растительности прямыми методами, в частности, прямым градиентным анализом. При этом методе для каждого описания исследователь получает оценку условий среды, далее упорядочивает описания по ряду нарастания фактора и характеризует либо изменение видового состава растительности через анализ сходства описаний (Q-метод), либо изменения постоянства отдельных видов (R-метод). На рис. 3 показаны результаты градиентного анализа изменения растительности на профиле протяженностью 350 км, который пересекал зону пустынь и степей Монголии и был заложен автором совместно с советскими и монгольскими коллегами. В данном случае экологическим фактором, который принят в качестве градиента, было расстояние от начала профиля, так как при движении на север увеличивается количество осадков. Такие схемы носят название топоклинов (от топо - положение, клин - постепенное изменение).



Рис. 3. Континуум на границе пустынь и степей Монголии. Встречаемость видов: а - 5-49%; б - 50-79%; в - 80-100%; г - каждое деление соответствует 25 км. Показано также изменение среднегодового количества осадков в мм. Виды: 1 - драгантемум гобийский; 2 - солянка воробьиная; 3 - парнолистник желтодревесный; 4 - парнолистник Розова; 5 - анабазис коротколистный; 6 - реомюрия джунгарская; 7 - потаниния монгольская; 8 - змеевка джунгарская; 9 - ковыль гобийский; 10 - ирис Бунге; 11 - лук монгольский; 12 - бассия шерстолистная; 13 - лагохилус иглолистный; 14 - лук многокорневой; 15 - пtilотрихум сизый; 16 - крашенинниковия; 17 - гармала чернушковая; 18 - вьюнок Аммана; 19 - чий блестящий; 20 - цельнолистник даурский; 21 - карагаи желтокорая; 22 - змеевка растопыренная; 23 - ковыль Крылова; 24 - полынь холодная; 25 - докостемон цельнолистный; 26 - гетеропагшус шерстинистоволосистый; 27 - осочка твердоватая; 28 - карагана карликовая; 29 - хамеродос прямой; 30 - серпуха васильковая; 31 - сибальдианта сплюснутая; 32 - лапчатка двувильчатая; 33 - пырей гребневидный; 34 - полынь Сиверса; 35 - элисум китайский; 36 - володушка двустебельная; 37 - тонконог гребенчатый; 38 - цимбария даурская; 39 - мятлик вытянутый; 40 - карагана мелколистная

Следует обратить внимание на отсутствие каких-либо резких границ между зонами пустынь и степей и подзонами, которые также отражают изменения климата. Границы зон и подзон по этой причине проводятся с большим или меньшим элементом условности в результате коллективной договоренности. Всегда есть основания для споров о смещении границ на юг или на север на 50, а иногда даже на 75 или 100 км.

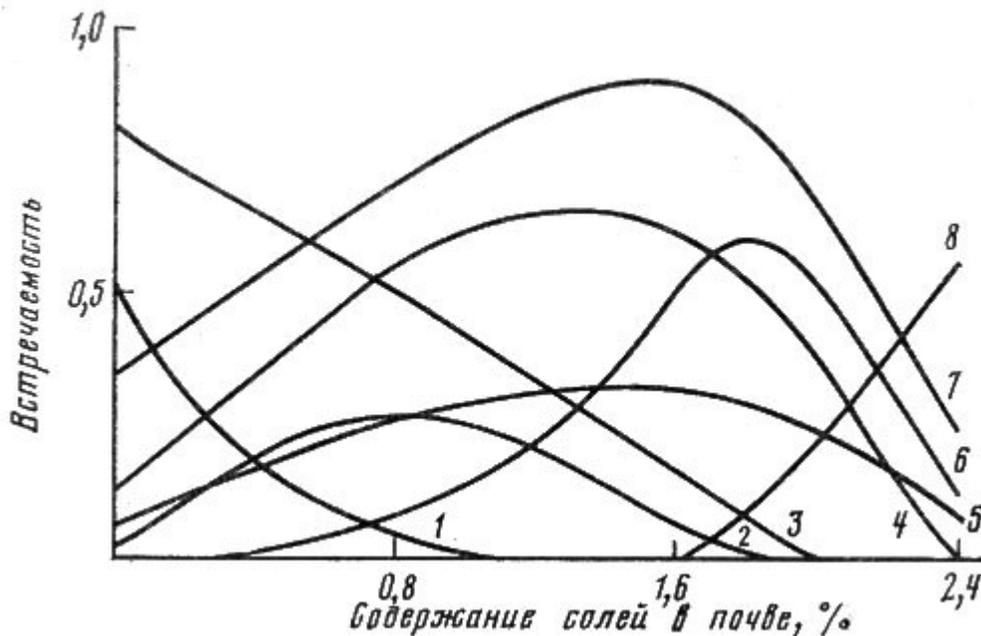


Рис. 4. Пример континуума растительности дельты Волги вдоль оси концентрации солей в почве (по: [Голуб]). 1 - частуха подорожниковая; 2 - молочай Бородина; 3 - канареечник тростниковидный; 4 - алтей лекарственный; 5 - ажрек; 6 - аргузия сибирская; 7 - клубнекамыш морской; 8 - триполиум обыкновенный

На рис. 4 и 5 показаны результаты градиентного анализа растительности дельты р. Волги по отношению к двум главным экологическим факторам этой территории - засолению и увлажнению. Рисунки наглядно показывают, что виды, подобные канареечнику тростниковидному и частухе подорожниковой, снижают свою встречаемость при повышении концентрации солей в почве. Триполиум, напротив, достигает максимума встречаемости при

самом высоком засолении. Остальные виды имеют оптимум в средней части градиента. Рисунок хорошо иллюстрирует принцип континуума: распределения всех видов индивидуальны.

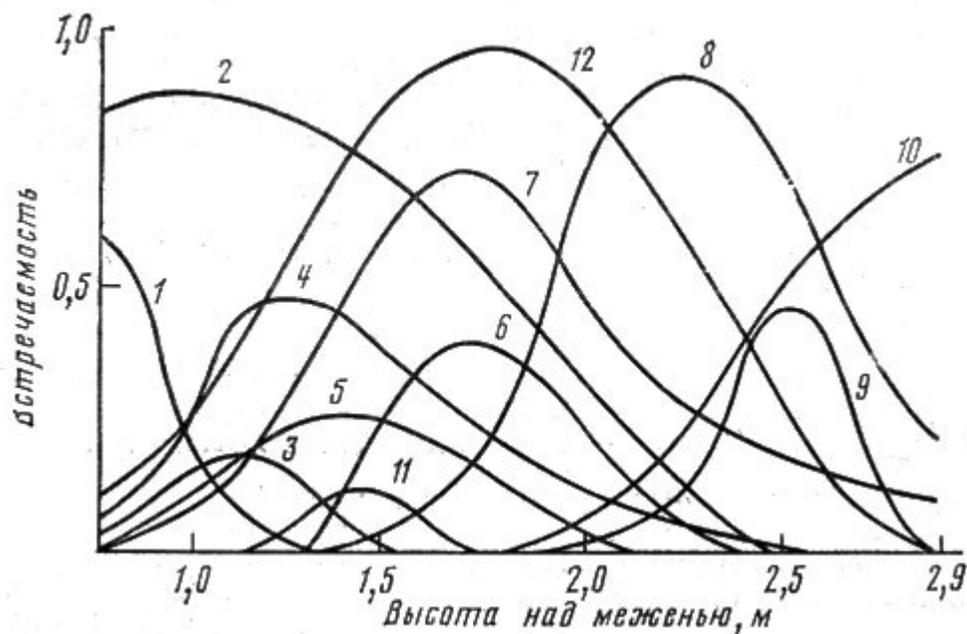


Рис. 5. Распределение некоторых видов дельты р. Волги по градиенту относительного превышения (по: [Голуб]). 1 - ежеголовник прямой; 2 - канареечник тростниковидный; 3 - риция; 4 - бодяк полевой; 5 - манник тростниковидный; 6 - молочай Бородина; 7 - алтей лекарственный; 8 - ажрек; 9 - свиной пальчатый; 10 - мортух пшеничный; 11 - солерос европейский; 12 - клубника морская

Аналогична картина изменения характера растительности в связи с высотой над меженью (т. е. средним летним уровнем) реки. Относительное превышение коррелирует с увлажнением, причем поскольку климат в низовьях Волги соответствует полупустыне, то на интервале всего трех метров высоты происходит смена видов от типичных прибрежно-водных (ежеголовник, канареечник) через виды влажных солончаковых лугов (клубника морская, алтей лекарственный) до растений полупустыни (ажрек).

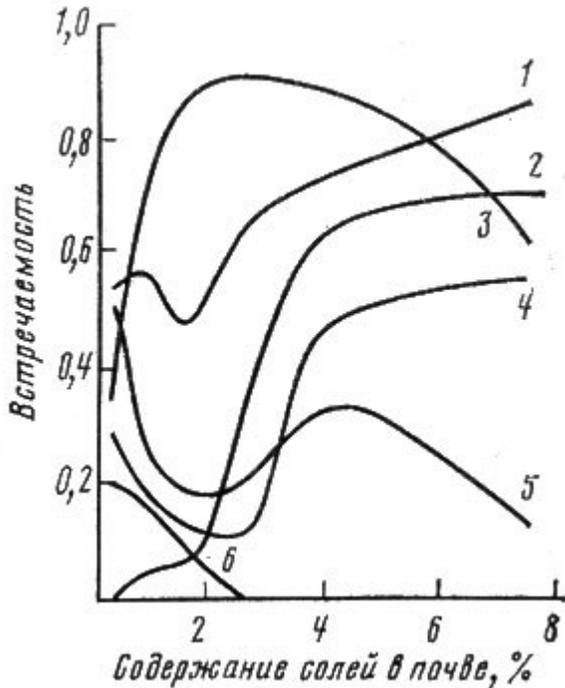


Рис. 6. Распределение некоторых видов поймы р. Амударьи по градиенту засоления. 1 - тамарикс удлинённый; 2 - карабарак; 3 - туранга; 4 - ажрек; 5 - солодка гладкая; 6 - вейник сомнительный

На рис. 6 приведены результаты градиентного анализа отношения некоторых видов к засолению в условиях поймы р. Амударьи. Проанализированная растительность представляет собой прирусловые ивняки и тугайные леса. Для светолюбивых видов характерен провал в распределении многих видов при средней концентрации солей в почве, что соответствует наиболее полному развитию тополя туранги, который перехватывает ресурсы света. В этом проявилась хорошо известная экологам двувёршинность распределения конкурентно-слабых видов, которые на части диапазона снижают свое участие в растительности за счет того, что там развивается более мощный конкурент.

Глава 6. Какие сообщества выгоднее природе? (Видовое разнообразие)

Обсуждая вопрос о гиперпространстве ниш, мы подчеркивали, что, оно, с одной стороны, зависит от комплекса чисто физических абиотических условий среды: количества осадков и ритма их поступления, обеспеченности почвы минеральными веществами, температурного режима, а с другой - от свойств слагающих сообщество ценопопуляций растений. При появлении нового толеранта, который способен использовать ресурсы в тех условиях, когда прочие виды сообщества этого сделать не могут (самого засухоустойчивого, холодостойкого, теневыносливого растения), увеличивается объем гиперпространства ниш. Это положение, кстати, ныне все шире используют рекультиваторы промышленных отвалов - вынесенных на поверхность пустых пород из шахт, скопления шлаков и т. д. Наряду с чисто физическим увеличением гиперобъема ниш благодаря покрытию этих неудобных для растений субстратов слоем плодородной земли, изменения реакции их раствора из-за соответствующей химической обработки (нейтрализации) используют растения, наделенные высоким свойством S (это виды

пустынь, солончаков и т. д.). Такие растения могут поселиться непосредственно на промышленном отвале без его обработки и начать процесс его биологического преобразования.

Таким образом, при первом, поверхностном ознакомлении с положениями концепции экологических ниш можно сделать скоропалительный вывод о том, что, чем гиперпространство ниш больше, т. е. чем условия благоприятнее, тем выше должно быть видовое богатство сообщества, или как его называют, альфа-разнообразие. В этом случае мы должны бы были выявить линейную зависимость между продуктивностью и биомассой сообщества и числом видов-продуцентов и сделать вывод, что в любом случае для природы выгоднее сообщества с максимальным количеством видов. Однако это далеко не так, поскольку вопрос о том, какое количество ценопопуляций делит ресурсы, зависит еще и от того, какова стратегия видов, собравшихся в сообществе. Если в сообществе имеется очень мощный виолент (точнее, если сложились условия, что у одного из видов может проявиться сильная виолентность), то он может захватить "львиную долю" ресурсов, и в этом случае альфа-разнообразие будет очень низким. В речных поймах самыми богатыми минеральными веществами и оптимальными по режиму увлажнения являются так называемые слоистые почвы вдоль русла, где ежегодно выпадает обильный плодородный наилот и паводки хорошо увлажняют почвы. Однако в этих условиях сплошь и рядом сообщества крайне обеднены видами, а абсолютное доминирование получает костер безостый, который очень хорошо специализирован для жизни на таких периодически перекрываемых свежими наносами субстратах. В этих условиях лежит его синэкологический оптимум, и он активно подавляет конкурентов. Аналогично подавляет конкурентов и пырей ползучий, который также относится к числу корневищных растений и часто на залежи в первые годы после прекращения использования пашни формирует сообщество с абсолютным доминированием.

Как ни парадоксально, но если в случае такого монодоминирования несколько ухудшить условия, введя какой-то новый фактор, например умеренный выпас, то видовое разнообразие резко возрастает, как возрастает оно и в лесах, когда на них усиливается влияние человека, использующего лес как место отдыха (рекреационные нагрузки). Уменьшение гиперобъема ниши доминанта-виолента в этих случаях происходит за счет ликвидации условий его синэкологического оптимума. Таким образом, при прочих равных абиотических условиях видовое разнообразие в сообществе тем выше, чем равномернее виолентность слагающих сообщество ценопопуляций. Этот фактор учитывается и при создании травосмесей, где поддержание стабильности видового состава возможно только при включении в травосмесь трав примерно сходной виолентности и обеспечении некоторого ценологического баланса и примерно равного раздела гиперпространства ниш.

Р. Уиттекер, много занимавшийся проблемой видового разнообразия, подчеркивал, что в значительной мере оно является функцией "эволюционного времени", и, сопоставляя сходную растительность территорий, которые подвергались и не подвергались оледенению, приводил убедительные примеры большего богатства видами последней. Таким образом, кроме чисто физической величины гиперпространства ниш (экологического объема местообитания) сообщества и стратегического спектра слагающих его популяций, на видовое разнообразие оказывает влияние также абсолютный возраст сообщества, т. е. длительность его пребывания в ненарушенном состоянии. Связь этих трех параметров неопределенная, они могут усиливать или ослаблять друг друга, и потому Уиттекер делал вывод о том, что альфа-разнообразие относится к числу наиболее труднопрогнозируемых признаков сообщества.

Тем не менее если отвлечься от частных случаев и рассматривать общие тенденции изменения видового разнообразия в глобальном масштабе, то можно говорить о некоем главном градиенте разнообразия. Уиттекер определял его как изменения сообществ от высоких широт Арктики к

тропикам на равнине и от высокогорий к равнинам. Самые богатые видами сообщества - тропические леса, саванны и самые бедные - сообщества альпийских и арктических пустынь.

Понятно, что коррективы к градиенту на равнине нужно внести при учете континентальности района, т. е. его удаления от океана, и соответственно количества осадков и характера изменения температуры в годичном цикле. Тепло без влаги, как и влага без тепла, не может служить источником улучшения условий и увеличения физического гиперпространства ресурсов, а стало быть, и альфа-разнообразия. По этой причине в низких широтах, если это пустыня, альфа-разнообразие также будет низким. Аналогично и в горах. Градиент увеличения видового разнообразия будет наблюдаться только в том случае, если в районе, где расположена горная система, соотношение тепла и влаги оптимально, т. е. если это район влажных тропиков или субтропиков. Если же, скажем, горная система расположена в пустыне, то изменение видового разнообразия не будет линейным, вначале при подъеме в горы оно будет возрастать (пустыня сменится степью или саванной), а затем пойдет на убыль. Таким образом, высказанные Уиттекером положения о главном градиенте разнообразия должны восприниматься с осторожностью.

Для измерения альфа-разнообразия предложено много различных показателей, большинство из которых учитывает не только количество видов, но еще и соотношение их значимости в сообществе, т. е. степень количественной представленности. Тем не менее число видов на единицу площади является самым простым и самым надежным показателем. Возникает лишь достаточно сложный вопрос о том, на какой площади измерять это количество видов, так как с увеличением ее размера количество видов естественно возрастает. В целом фитоценологи приходят к выводу, что по мере увеличения размера пробной площади вначале количество видов увеличивается очень быстро, а затем эта кривая начинает постепенно затухать (рис. 7). Размер площадки, соответствующий этой точке перегиба кривой, определяемой обычно чисто эмпирически, называют минимальным ареалом сообщества. Нетрудно видеть, что в нашем примере нарастание полноты выявления флористического состава более быстро происходит в сообществах, богатых видами (луговая степь), чем в бедных (пустыни). Соответственно целесообразно при описании растительности в условиях луговой степи пользоваться площадкой меньшего размера, а пустыни - большего.

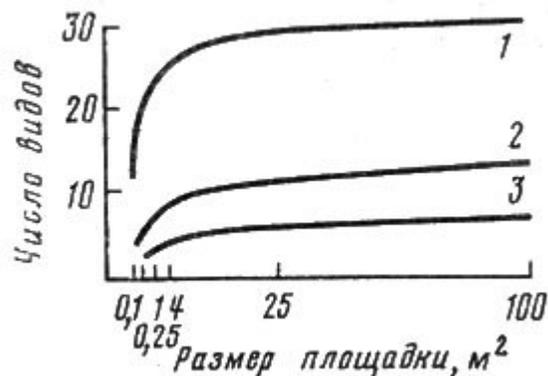


Рис. 7. Изменение числа видов с увеличением размера учетной единицы для трех типов сообществ Монголии. 1 - луговая степь с овсяницей ленской и разнотравьем; 2 - пустынная степь с змеевкой джунгарской и ковылем; 3 - пустыня с реомюрией джунгарской

Пробные площадки размера минимального ареала рекомендуется использовать для характеристики растительности. Они вполне представляют то сообщество, которое исследователь описывает, выявляя большинство видов сообщества, и позволяют оценивать

количественную представленность каждого из них. Обычно фитоценолог пользуется условной шкалой учета роли видов с небольшим числом градаций. Точный учет количества вида (скажем, подсчетом числа особей или определением их массы) при такого рода описаниях обычно нецелесообразен, так как требует нереально больших затрат времени. Затратив его на один участок растительности, исследователь попросту не успеет описать еще другой, третий и т. д. А массовость исходного материала совершенно необходима для последующего выделения типов сообществ или ординации, при которых производят усреднение данных по каждому типу (классификация) или отрезку градиента (ординация).

Количество видов на такой соответствующей "минимальному ареалу" площадке может меняться в очень широких пределах, а сам размер пробной площадки может составлять от четырех (обычно травяные сообщества, луга, степи) до сотен квадратных метров (леса). В растительности нашей страны самые флористически богатые сообщества - луговые (северные) степи, где на учетной единице можно обнаружить свыше 100 видов. Все три фактора повышения разнообразия: объем гиперпространства ниш, отсутствие виолента и достаточное "эволюционное время" - действуют на эти ныне уже заповедные участки курских степей однонаправленно и параллельно. В таких сообществах очень ярко выражены дифференциация ниш вдоль оси сезонного развития, разногодичные колебания видового состава, дифференциация глубины проникновения корней и т. д. Самые бедные сообщества - это группировки растений вдоль побережий озер, где нередко распространены чистые заросли рогоза, тростника, камыша и т. д. На наших пашнях можно встретить 10-20 видов сорных растений (причем на видовую насыщенность культура агротехники может не влиять, виды могут быть представлены единичными особями, которые практически не снижают урожайности культурного растения), количество видов на лугах колеблется в пределах от 20 до 50-60. В широколиственных лесах благодаря влиянию доминанта-виолента видовом список оказывается меньшим, обычно он ограничен 20-70 видами, хотя существуют еще и мертвопокровные леса, где вследствие сильного затенения напочвенный покров почти не развит, и в этом случае число видов может падать ниже 10. Рекордсмены альфа-разнообразия - тропические леса насчитывают 1000 и более видов, причем преимущественно деревьев и лиан. Вообще, если просматривать изменение видового разнообразия лесов с севера на юг отдельно для деревьев и для напочвенного яруса, то картина получается весьма любопытной: количество видов напочвенного покрова падает, а число видов деревьев возрастает.

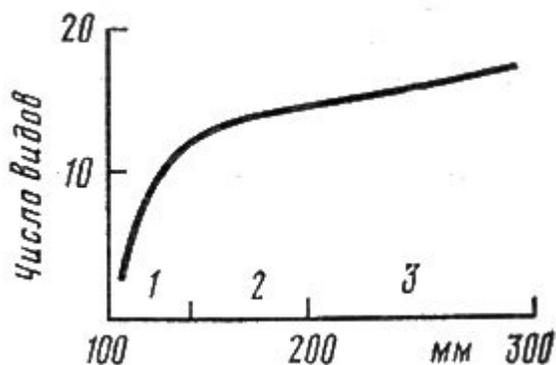


Рис. 8. Изменение видовой насыщенности (альфа-разнообразия) сообществ на градиенте пустыня - степь в Центральной Монголии. Рисунок повторяет тот же градиент, который показан на рис. 3. Указано среднее число видов на 100 м²: 1 - пустыня; 2 - опустыненная степь; 3 - сухая степь

На рис. 8 показаны результаты статистического анализа изменения числа видов в сообществах аридной полосы Монголии - от пустынь к сухим степям. При усреднении данных большого количества описаний площадок размером 100 м² (1500) картина получилась четкой и вылилась положительная зависимость между количеством осадков и числом видов.

Альфа-разнообразие является лишь одной из форм видового разнообразия растительности. Следующей формой является бета-разнообразие, т. е. разнообразие сообществ. Для его оценки можно использовать результаты классификации (см. гл. 13) и оценить бета-разнообразие числом установленных типов сообществ. Если в одном районе установлено ассоциаций меньше, а в другом - больше, то соответственно бета-разнообразию второго выше. Чаще же для измерения бета-разнообразия пользуются показателем, который называется "полусмен" и обозначается буквами НС (от английского half change).

Для измерения бета-разнообразия в полусменах проводят ординацию сообществ вдоль градиентов ведущих факторов и для каждого градиента устанавливают свою меру бета-разнообразия. Скажем, выполнив ординацию по оси увлажнения, смотрят, как меняется видовой состав от влажного полюса градиента к сухому. Естественно, что постепенно происходит выпадение одних видов и появление других. Как только произойдет смена половины состава, то разнообразие этой части градиента оценивается в 1 НС, когда состав растительности обновится целиком, разнообразие достигнет 2 НС и начнется новая смена состава сообщества. Разнообразие всего изученного градиента может составить 3, 4 и даже 5 или 6 НС.

В Центральной Якутии широко распространены аласы - безлесные котловины в тайге, где благодаря аккумуляции солей развиваются сообщества солончаковых лугов. В центре аласы обычно озеро, по верхней части - степь. Если просматривать изменение бета-разнообразия от прибрежно-водных группировок до степи, то список видов сменится два раза - вначале на смену прибрежно-водным растениям, таким, как манник, тростник и осоки, придут настоящие луговые - ячмень короткоострый, пырей, бескильница и др., а затем они заменятся на степной набор - типчак, ковыль тырсу, ломкоколосник и др. Таким образом, бета-разнообразие аласы в Центральной Якутии по градиенту увлажнения оценивается в 4 НС. Показать полностью смену флористического состава на этом градиенте - дело довольно сложное (и вряд ли это интересно читателям). На рис. 9 показана смена лишь некоторых видов, наиболее характерных для разных типов растительности якутских аласов.

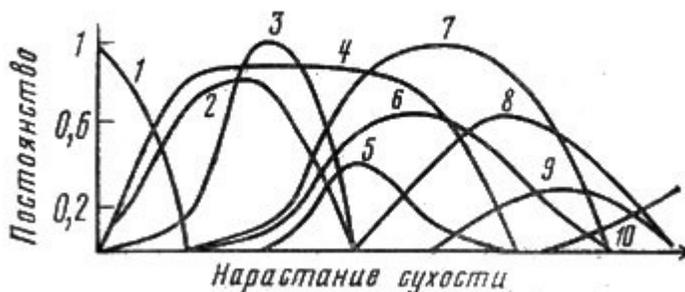


Рис. 9. Пример экологического ряда высокого бета-разнообразия на аласах Центральной Якутии. 1 - ломкоколосник ситниковидный; 2 - типчак ленский; 3 - прострел желтеющий; 4 - полынь замещающая; 5 - гвоздика разноцветная; 6 - ячмень короткоострый; 7 - бескильница тонкоцветковая; 8 - лисохвост тростниковидный; 9 - бекмания восточная; 10 - крестовник арктический

Наконец, все флористическое богатство района называется гамма-разнообразием. Оно складывается из альфа-разнообразия и бета-разнообразия. Практически это произведение среднего числа

видов в сообществе на число типов сообществ, и потому одно и то же гамма-разнообразие может быть достигнуто разным путем: может быть сравнительно немного сообществ, богатых видами, и много сообществ, бедных видами. Таким образом, видовое разнообразие района является следствием "упаковок" двух порядков - ниш ценопопуляций и местообитаний популяций - и вклад этих "упаковок" в разных природных районах различен, хотя в целом, альфа- и бета-разнообразие меняются более или менее параллельно. В экстремальных условиях (пустыни) снижается альфа-разнообразие и климат "давит", нивелируя различия склонов разной экспозиции при невысоких превышениях, различия содержания в почве солей и т. д. При более благоприятных условиях, скажем лесостепной зоне, когда альфа-разнообразие возрастает, растительность наиболее чутко реагирует на малейшие нюансы рельефа, эдафических факторов и т. д.

Совокупность видов растений одного района называют также конкретной флорой, которая практически является синонимом гамма-разнообразия, хотя выявляющий конкретную флору ботанико-географ преследует иные цели и обычно изучает ее состав не экологически или синтаксономически, а, как систематик, выявляет роль различных семейств, исследует ареалы входящих в конкретную флору видов и т. д.

Таким образом, на поставленный в заголовке главы вопрос о том, какие сообщества выгоднее для природы (многовидовые или маловидовые), нельзя дать однозначный ответ. Все зависит от особенностей условий среды и собравшихся в сообществе видов. Тем не менее общей тенденцией эволюции растительности является, безусловно, повышение плотности упаковки ценопопуляций в сообществе и популяций в растительности. Не признав этого, мы не сможем объяснить возможности сосуществования на нашей планете того гигантского количества видов растений, которые создала природа.

Глава 7. Слоеный торт, бисквит и калейдоскоп (Структура растительных сообществ)

Итак, у читателя уже была возможность оценить, насколько важна для растительного сообщества дифференциация ниш, позволяющая упаковать популяции воедино, снизив при этом конкуренцию и обеспечив сообществу большую или меньшую стабильность. Среди осей гиперпространства ниш особо важную роль играют оси физического пространства, так как, дифференцированно разместив в сообществе надземные и подземные части, растения могут наиболее полно использовать среду. Различают два вида пространственной структуры сообщества - вертикальную и горизонтальную.

Смена парадигм меняла общие представления об этих свойствах сообщества, причем, кроме ракурса видения, который был различным у организмистов и сторонников континуума, на развитие представлений о структуре сообщества во многом повлияла специфика тех объектов, с которыми на первых порах столкнулись фитоценологи в начале столетия, когда выкристаллизовались парадигмы. К этому вопросу мы еще вернемся вновь в гл. И, когда будем рассматривать историю классификационных воззрений, однако впечатления от первой встречи с объектом были важны и для разработки тех разделов теории фитоценологии, которые посвящены структуре сообщества (синморфологии).

Парадигма организмизма рождалась в странах умеренного пояса, и первым объектом

фитоценологов были преимущественно леса - таежные и отчасти широколиственные. Эти леса подобны слоеному пирогу, где слои были отдельно выпечены, а потом совмещены и потому четко различимы. Верхний слой был образован кронами деревьев, далее следовал слой кустарников подлеска или деревьев второй величины (калина, рябина, орешник и т. д.), потом слой трав, и, наконец, у самой поверхности мог быть еще и моховой или мохово-лишайниковый ярус. В зависимости от климата, почв, особенностей деревьев-доминантов количество слоев и их характер могли меняться, но эта слоистость растительности прочно врезалась в сознание фитоценологов и, по существу, сработал эффект запечатления. Увидев ярусы в лесу, фитоценологи стали разыскивать их во всех других типах растительности, причем аналогично тому, как им удавалось "объективно" оконтурить не существующие в природе дискретные фитоценозы, они с той же наивной уверенностью расчленяли на ярусы и те типы сообществ, где слоистость начисто отсутствовала. Если выбирать "кондитерские аналогии", то в этом случае такое сообщество лучше всего уподобить торту "Наполеон" с нечетко выраженными и взаимопереходящими прослойками или даже сплошному куску бисквита.

В истории советской фитоценологии, основы которой при изучении лесных сообществ заложил В. И. Сукачев, представления о структуре лесного сообщества были перенесены в область изучения луговой растительности. А. П. Шенников, бывший постоянным соратником Сукачева, но работавший преимущественно, с луговыми сообществами, аналогично ярусам деревьев, кустарников, трав и мхов выделил четыре яруса в луговом сообществе. Как ни парадоксально, ни Шенникова, ни его многочисленных учеников не смутило принципиальное отличие луговых сообществ от лесных. Разновысотность у луговых трав действительно имеет место, есть высокие травы, и есть травы низкие, но, во-первых, эта разновысотность выражена очень короткое время, так как с весны и почти до середины лета травостой отрастает после зимней спячки, а во-вторых, части одного растения входили в разные ярусы. Скажем, злаки, подобные костру безостому или пырею ползучему, за счет своих соцветий формировали первый ярус, а вегетативные побеги их относились ко второму ярусу. Наконец, в луговом травостое присутствуют растения самой разной высоты, которые легко упорядочить от самого низкого до самого высокого, но они не образуют никаких выраженных групп, а если таковые и выделяются, то это исключение, а не всеобщее правило. Аналогично положение и со степными сообществами, где так же, как и на лугу, нельзя четко выделить ярусы.

Прошло много лет, прежде чем Т. А. Работнов, который во многом откорректировал применительно к луговой растительности "лесную природу" нашей фитоценологии, безапелляционно заявил: в луговых сообществах ярусность не выражена. В 70-е годы резко усилился контакт советских фитоценологов и с зарубежными коллегами, и с иноземной растительностью, появились работы А. Г. Воронова о тропических лесах, которые полностью лишены ярусности и где от поверхности почвы и до верхней границы сообщество буквально набито листьями разных видов.

Так постепенно выкристаллизовывались представления о двух полярных вариантах вертикального распределения растений в сообществе - ярусности и вертикальном континууме, которые связаны переходами. Потому сегодняшний фитоценолог не связывает себя обязательствами во что бы то ни стало увидеть ярусы в любом сообществе, а может объективно установить четкую ярусность, ее размытый вариант или констатировать вертикальный континуум.

Однако на вертикальном континууме разные слои сообщества разнокачественны и являются нишами разных видов животных, слагаются листьями видов с разной адаптацией к спектру и силе света и т. д. Поэтому в любом случае для изучения закономерностей вертикальной структуры сообщество необходимо расчленить на слои. Как и при выделении сообщества, здесь

возможно разное сочетание дискретности и непрерывности, и потому при наличии яркости слои будут совершенно объективными, а при континууме - условными, необходимыми для анализа разнокачественности сообщества.

Аналогично повлиял "эффект запечатления" и на представления фитоценологов о горизонтальной структуре сообщества. П. Д. Ярошенко в предвоенные годы и сразу после войны исследовал луга Дальнего Востока, где вследствие развития дернин вейника Лангсдорфа довольно четко различаются вызванные самим сообществом повторяющиеся неоднородности, которые П. Д. Ярошенко вслед за А. П. Шенниковым назвал микрогруппировками. Если А. П. Шенников лишь указал на принципиальную возможность их существования и проиллюстрировал примерами, то Ярошенко сделал их предметом специального изучения и поставил во главу угла своих исследований на долгие годы. Наличие микрогруппировок он считал признаком развитости луга, что было справедливо для вейниковых лугов (молодые стадии формирования лугов, скажем на вновь намывных рекой отложениях, естественно, не имели еще развитых дернин вейника и соответственно микрогруппировок с его участием) и совершенно неприемлемо, например, для лугово-лесной зоны европейской части СССР. Но организмистское видение с его стремлением всюду искать четкое разделение на фитоценозы, ярусы, микрогруппировки и т. д. помогло Ярошенко увидеть желаемое. Правда, его методы выделения микрогруппировок были субъективными и в 1972 г. стали предметом суровой, но совершенно справедливой критики В. И. Василевича, который, по существу, и положил конец деятельности учеников П. Д. Ярошенко, на свой вкус отбиривших и без приведения каких-либо таблиц описывавших многочисленные микрогруппировки и любом сообществе.

Даже в пределах одного сообщества, которое, как отмечалось, лишь условно однородно и похоже не на бильярдный стол, а на весьма бугристую поверхность, подобную коре дерева, проявляются все три фактора вариации. Любопытно, что нередко мелкие случайные неоднородности среды могут индуцировать весьма существенные неоднородности растительности и эффекты взаимодействия популяций. Скажем, какое-то микропонижение на относительно ровной поверхности почвы будет лучше увлажнено и потому представит лучшие условия для поселения некоего вида, который в дальнейшем будет очень существенно влиять на все прочие компоненты сообщества.

Тем не менее, как уже нами отмечалось, в подавляющем большинстве случаев интерференция видов неспецифична, кроме того, в сообществе слишком много видов и, наконец, если даже какой-то вид формирует неоднородности фитоценотической среды и способствует формированию микрогруппировок, то эти эффекты могут утонуть в микровариации исходной физической среды и прочих шумовых явлениях и т. д. Таким образом, и внутри сообщества существует все тот же континуум (но уже внутрифитоценотический!), где появление закономерно повторяющихся сочетаний видов микрогруппировок, которые П. Д. Ярошенко считал показателем развитости сообществ, - явление достаточно маловероятное и потому редкое. Однако оно все же имеет место, и потому стоит привести несколько примеров формирования микрогруппировок в сообществе, когда индивидуальный фитоценотический эффект какого-то вида (реже группы видов) пересиливает шумы и становится некой канвой, на которой вышиты повторяющиеся пространственные узоры различных ценопопуляций.

Начав после окончания аспирантуры работу в Башкирском государственном университете в один из своих первых полевых сезонов совместно со студентками Т. В. Поповой и А. В. Денисовой (обе они уже давно доценты вузовских кафедр ботаники), я столкнулся с довольно интересным случаем проявления эффекта мозаичности сообщества в пойме р. Белой в степной ее части, недалеко от с. Зирган. На эту тему совместно со студентами мы напечатали статьи в журнале "Природа" и в "Ботаническом журнале".

На лугах в этом районе во влажные годы может массово развиваться клевер горный. Клевера в годы массового развития усиливают виолентность, способны отбирать у остальных растений влагу и затенять их. Клевер склонен к центробежному разрастанию и может образовывать пятна более или менее правильной круглой формы диаметром 3-6 м. Вокруг таких пятен складываются чрезвычайно благоприятные условия для роста злаков, которые являются большими "любителями" азота, накапливаемого клубеньковыми бактериями, обитающими на корнях бобовых растений. Злаки вокруг таких пятен клевера образуют густой темно-зеленый травостой, подобно ободу колеса. Наконец, между этими достаточно хорошо различимыми микрогруппировками из двух элементов располагается некий "фон", где злаки, разнотравье и клевер находятся в более или менее одинаковом соотношении. Такая мозаичность, описанная нами несколько лет назад, хорошо иллюстрирует две особенности этого явления. Во-первых, оно фитоценотически обусловлено, т. е. эти круги не связаны с какой-то исходной неоднородностью условий среды. Во-вторых, описанные элементы мозаики различались статистически по среднему соотношению ценопопуляций разных видов, но не имели таких резких контрастов, которые бы выражались в появлении специфических видов, характерных для одного или другого элемента.

Другой весьма характерный случай мозаичности можно наблюдать в монгольских степях, где очень широко распространен кустарник карагана мелколистная, растущий латками с диаметром от 1 до 3-4 м. Кустарник не только затеняет почву, но и формирует песчаные наносы, а колючки большую часть пастбищного сезона защищают его от поедания животными. Поэтому внутри куртин и между ними условия оказываются несколько различными. Это проявляется в разной вероятности встречи одних и тех же видов. К куртинам приурочены малолетние виды группы R, заселяющие ежегодно обновляемые наносы песка, задерживаемого куртиной, и, кроме того, один из видов ковылей - ковыль Крылова, который внутри куртин колючего кустарника "прячется" от зубов и копыт пасущихся животных. Разумеется, и ковыль, и малолетники встречаются и между куртинами, но несколько реже, в то время как виды, свойственные пространствам между куртинами (змеевка растопыренная), встречаются и внутри куртин, но реже и менее обильно.

Характерной особенностью мозаичности является ее динамический характер: микрогруппировки сменяют друг друга, как цветные стеклышки во вращающемся калейдоскопе. Пятна клевера и караганы не постоянны, а рано или поздно вследствие старения растений распадаются и вновь формируются в других частях сообщества. Интереснейшие исследования динамики микрогруппировок папоротника орляка вел английский исследователь У. Уатт. Описанные им циклы жизни микрогруппировок имеют длительность около ста лет, причем вырождение и старение латки орляка связано с тем, что в возрасте 50-70 лет продукция надземной массы клона (папоротник размножается корневищами) падает. Постаревший орляк уже не способен формировать подстилку с мощностью, достаточной для теплоизоляции корневищ в периоды морозов, и вымерзание корневищ служит причиной распада его микрогруппировки.

В последние годы ряд новых данных о природе мозаичности был получен школой известного английского биолога Дж. Харпера. Его ученики (в особенности Теркингтон) изучали мозаичность как результат отношений злаков и бобовых в естественных сообществах и травосмесях. Изучая длительно используемое пастбище с клевером белым, ученики Харпера установили устойчивую микрогруппировку из клевера и райграсса. Причина "любви" этих видов возможна благодаря тонкой дифференциации ниш в первую очередь по оси сезонной ритмики: райграсе имеет два пика роста листовой массы - в начале и в конце лета, а клевер - один, причем этот пик как раз и приходится на период относительного затухания ростовых

процессов райграсса. Однако "любовь" этой пары относительная, и Теркингтон описывает шесть стадий жизни микрогруппировки.

После состояния наиболее полной выраженности микрогруппировки (сходного соотношения злака и бобового) райграссе, потребляя накопленный бобовым азот, настолько усиливается, что угнетает клевер, однако вскоре платит за это тем, что сам оказывается потесненным более эффективно удваивающими азот ежой сборной и лисохвостом.

Израсходовав азот, эти "сладкоежки" уступают место растениям-"аскетам", способным процветать и на бедной почве, - душистому колоску и полевице тонкой. Но и "аскетизм" не гарантия стабильности: неспособность усваивать азот из атмосферы ведет к тому, что даже при самом экономном использовании он рано или поздно кончается и злаки должны дать вновь дорогу клеверу для восполнения запаса азота в почве.

Таким образом, мозаичность - это один из самых изощренных вариантов всей той же "упаковки" ниш, который обуславливает стабильность естественной растительности. Одновременно микрогруппировки расширяют объем гиперпространства ниш для гетеротрофов (грибов, насекомых и др.), повышая их разнообразие.

Изучая популяцию клевера ползучего, ученики Харпера обнаружили и другие поразительные закономерности, свидетельствующие о том, что дифференциация ниш имеет место даже на уровне ниже популяции, которая в природе редко бывает генетически гомогенной и является смесью из нескольких генетически различающихся рас. Так, в популяции клевера оказались расы, которые находят ниши в условиях сообитания с разными злаками - бухарником, полевицей, райграссом и гребенщиком. Когда исследователи брали части надземных побегов клевера из разных микрогруппировок с разными злаками и размножали их, то растения "узнавали" своих партнеров по микрогруппировкам и давали максимальный урожай лишь тогда, когда высаживались в привычное окружение "своего" вида злака! Такие микроэволюционные процессы (которые, естественно, не могут заходить далеко и лишь отдаленно напоминают связь, скажем, растения-паразита и растения-хозяина, когда паразит умирает при смерти хозяина) проявляются даже в травосмесях, где после сообитания с разными видами злаков в течение десяти лет бобовые также узнают их при трансплантациях и оказываются лучше развитыми лишь при попадании в общество того вида злака, с которым они сообитали в годы до пересадки.

Работы по изучению мозаичности как следствия "упаковки" открывают большие перспективы для их моделирования при создании культурных фитоценозов, и в первую очередь травосмесей. Однако ювелирное экспериментирование, давшее такие прекрасные результаты в школе Харпера, еще только начинает внедряться в практику исследований по луговедению.

Глава 8. Сообщества-хамелеоны (Циклическая динамика)

Говоря о горизонтальной структуре сообщества, мы подчеркивали ее динамический характер. Это одна из сторон общей циклической динамики сообщества, которая, отражая процессы дифференциации ниш по осям сезонной и многогодичной ритмики условий, может менять сообщество до неузнаваемости, нередко превращая его в "хамелеона".

В условиях наземных сообществ возможны и суточные изменения, но они играют сравнительно небольшую роль и проявляются в основном в изменении архитектоники сообщества за счет поворотов листьев, соцветий и т. д. Весьма интересным приспособлением для сбора росы

является, к примеру, "сон" листьев клевера, который на ночь складывает листочки таким образом, что более опушенная нижняя сторона листа оказывается эффективным аккумулятором росы. Е. В. Белоногов, изучая этот вопрос, даже сделал вывод о целесообразности внесения специальных подкормок в ночное время, которые могут затем через лист всасываться растениями. Значительно больше роль суточной ритмики в жизни водных сообществ. В литературе имеются многочисленные примеры перераспределения планктонных водорослей в ночное и дневное время. В ночное время они концентрируются у поверхности воды, а в дневное распределяются по всему профилю водной толщи, которая хорошо освещена солнечными лучами.

Для наземных сообществ основные формы динамики - сезонная и многогодичная. Вопрос этот многократно освещался в литературе, но наиболее полно был разработан Т. А. Работновым.

В составе растительных сообществ есть группы видов с разными циклами сезонного развития, что также отражает уже отмеченную дифференциацию ниш и является причиной многократного изменения облика сообществ в течение сезона. В особенности ярко дифференциация фитоценозов проявляется в лесах, где до распускания листьев деревьев напочвенный покров представлен эфемероидами - подснежниками, видами ветрениц, хохлаткой, гусиным луком, чистяком и пр. Эти виды успевают отцвести до распускания листьев древесных пород. Неодновременность зацветания характерна и для лугов и степей, где часто говорят о смене аспектов. Так, в знаменитом заповеднике "Стрелецкая степь", сохранившем остатки красочных северных луговых степей на черноземах европейской части СССР (мы говорили о их очень высоком альфа-разнообразии), поочередно зацветают сон- трава с фиолетовыми цветами, горчица весенняя - желтыми, шалфей луговой - синими, нивяник обыкновенный - белыми цветами и т. д. Таким образом, зацветая по очереди, ценопопуляции снижают конкуренцию и более равномерно используют ресурсы среды.

Фенологические изменения сообществ - очень важный признак, показывающий их адаптацию к климату и местным почвенным условиям. Обычно для отражения феноритмики сообщества используют две основные формы графиков - фенологические спектры и кривые цветения. Первую форму мы проиллюстрируем фенологическим спектром степного сообщества на гриве в пойме Средней Лены (пример заимствован из монографии К. Е. Кононова (1982), посвященной травяной растительности этой территории (рис. 10).

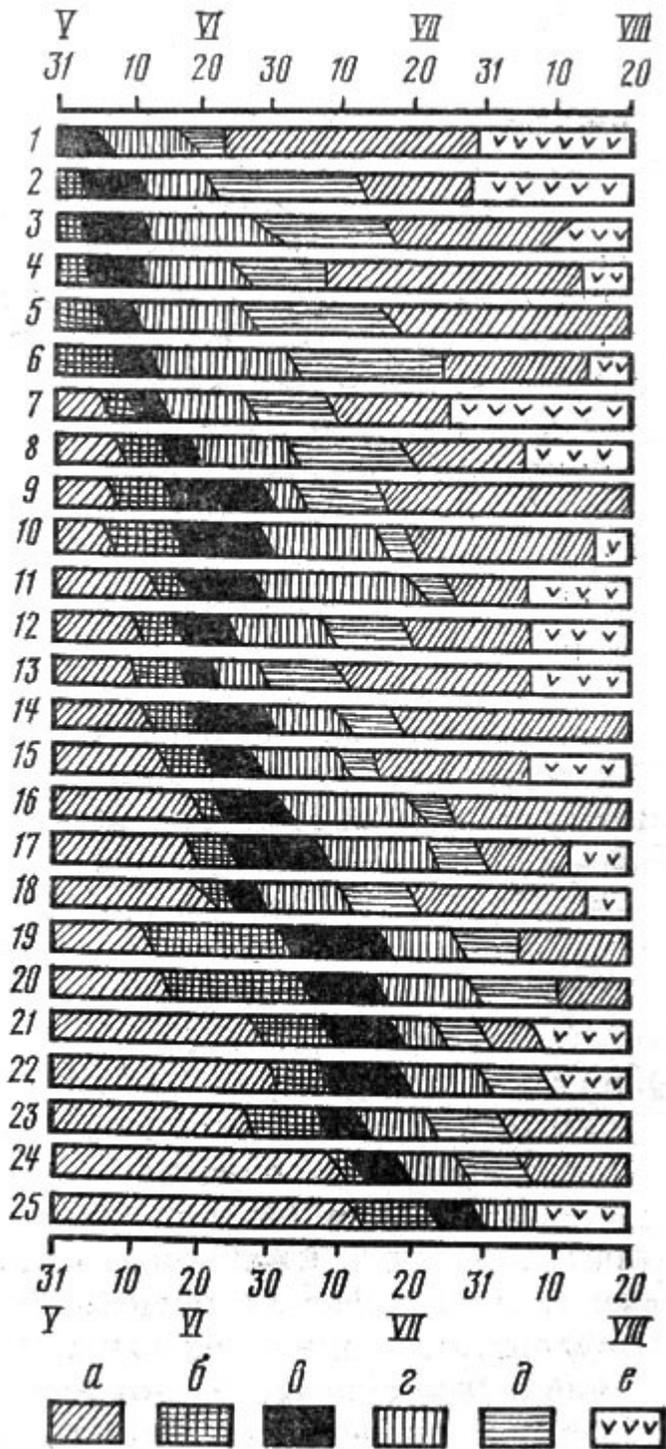


Рис. 10. Феноспектр сезонного развития сообщества остепненного луга на гриве в пойме р. Лены (по: [Кононов, 1982]) Буквами обозначены фазы фенологического развития: а - вегетация; б - бутонизация; в - цветение; г - созревание плодов и семян; д - осыпание плодов и семян; е - отмирание. Виды: 1 - прострел желтеющий; 2 - незабудка душистая; 3 - кобрезия тонколистная; 4 - ветреница лесная; 5 - остролодочник колосовидный; 6 - подорожник серый; 7 - лапчатка прилистниковая; 8 - одуванчик рогатый; 9 - щавель пирамидальный; 10 - костер иркутский; 11 - горошек мышиный; 12 - лихнис сибирский; 13 - крестовник Якоба; 14 - эспарцет сибирский; 15 - мытник миловидный; 16 - астра альпийская; 17 - тысячелистник обыкновенный; 18 - ячмень

короткоостистый; 19 - подмаренник настоящий; 20 - лук блестящий; 21 - герань луговая; 22 - гвоздика разноцветная; 23 - эдельвейс Палибина; 24 - смолевка ползучая; 25 - колокольчик скученный

Лето в Якутии короткое, и даже в пойме р. Лены, где климат более мягкий, вегетационный период ограничен двумя с половиной месяцами. Первые растения зацветают в начале июня, и последние отцветают к концу июля. Последовательность зацветания очень постепенная, отсутствуют какие-либо выраженные группы, которые бы сменяли друг друга в цикле сезонного развития. Перед нами полный "фенологический континуум".

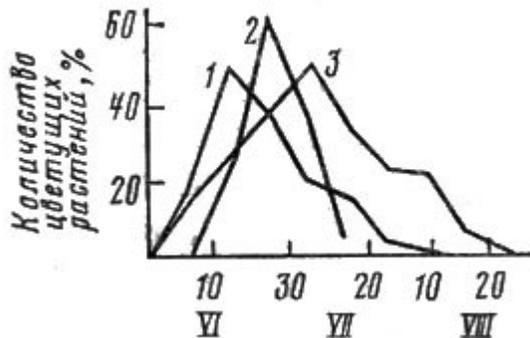


Рис. 11. Кривые цветения трех типов луга в пойме Средней Лены (по: [Кононов, 1982]) 1 - остепненный луг; 2 - настоящий луг; 3 - болотистый луг

Вторую форму - кривую цветения, которая показывает количество цветущих видов в разное время вегетационного сезона, - мы проиллюстрируем тремя рисунками - 11, 12, 13. Рис. 11 и 12 заимствованы из той же монографии К. Е. Кононова и показывают, как влияет на фенологическое развитие положение участка в рельефе и особенности погодных условий конкретного года. Три типа луга: остепненный, настоящий и болотистый - связаны с местообитаниями различного гидротермического режима. Нетрудно видеть, что первым достигает фенологического типа остепненный луг хорошо прогреваемых и сухих местообитаний, а последним - болотистый, связанный с холодными переувлажненными почвами при близком уровне вечной мерзлоты.

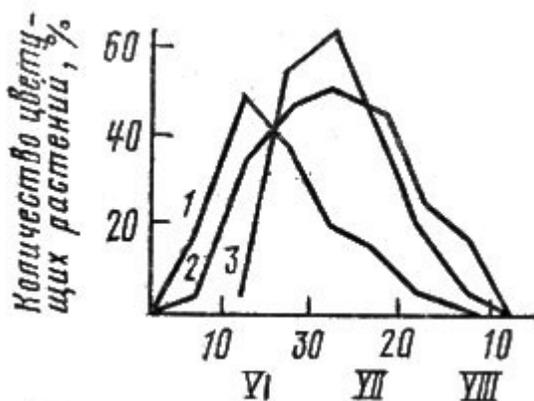


Рис. 12. Влияние различных погодных условий на феноритмику сообществ (по: [Кононов, 1982]) 1 - 1973 г.; 2 - 1972; 3 - 1971

То же сообщество остепненного луга, которое характеризовалось на рис. 10 и 11, имеет меняющуюся год от года ритмику. В год с более ранним паводком и теплым летом (1973) пик

цветения наступает раньше (см. рис. 12).

На рис. 13 показано несколько совмещенных кривых цветения для разных типов растительности по работе В. Н. Голубева (1971). Этот исследователь по данным литературы и по собственным наблюдениям, которые он вел в разных районах нашей страны, проанализировал десятки кривых цветения.

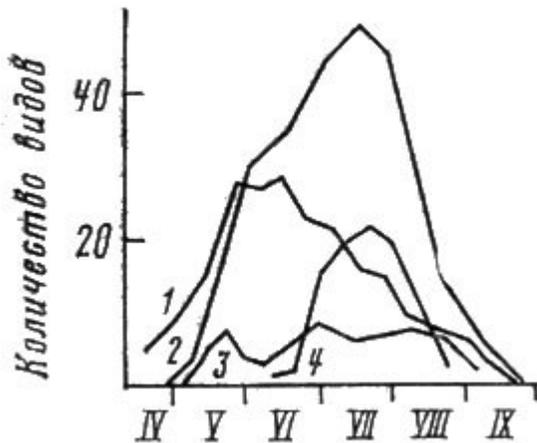


Рис. 13. Примеры кривых цветения сообществ разных типов растительности (по: [Голубев, 1971]) 1 - дубрава; 2 - луговая степь; 3 - полынно-ковыльная степь; 4 - тундра

На рисунке наглядно показано, что продолжительность периода вегетации сообщества, когда какие-то виды находятся в фазе цветения, зависит от климата; этот период для тундры много короче, чем для дубравы или луговой степи. Если вегетационный период сопровождается перерывами в поступлении осадков, то кривая цветения многовершинна - в периоды засухи число цветущих видов резко сокращается. Такая многовершинная кривая характерна для сезонного развития полупустынных сообществ и южных вариантов степей (кривая 3 характеризует ритмику цветения полынно-ковыльной степи).

Изучение сезонной ритмики не только интересный аспект теории, показывающий общую адаптацию сообществ и дифференциацию ниш, но и очень важный момент при организации сенокосного и пастбищного хозяйства. Известно, что накопление питательных веществ в растениях тесно связано с циклами сезонного развития. К моменту цветения в растениях отмечается наибольшее количество протеина, являющегося важнейшим элементом корма животных, а в период плодоношения происходит массовый отток питательных веществ из листьев в семена, листья и стебли грубеют и их питательная ценность понижается. Поэтому определение оптимального срока первого скашивания проводится с учетом сезонной ритмики преобладающих по массе растений. Соответственно, когда создается искусственный сенокос с несколькими компонентами из числа многолетних трав, составители травосмеси стараются включить в ее состав компоненты со сходными циклами сезонного развития, чтобы зацветание компонентов было более или менее одновременным. Тем самым, разумеется, усиливается конкуренция между компонентами за счет наложения их экологических ниш по оси сезонной ритмики, но это окупается более высоким качеством сена, в составе которого нет растений с уже огрубевшими стеблями.

Резервами для снижения конкуренции остаются другие оси, слагающие гиперпространство экологических ниш, и в первую очередь характер размещения подземных частей. В травостой включают, скажем, корневищный и рыхлокустовый злаки, а также бобовые с корневой системой

кистекорневого типа. Однако требование одновременности зацветания всех компонентов делает сенокосные травосмеси потенциально менее богатыми видами, чем пастбищные. В последнем случае хозяйство заинтересовано в растянутости времени цветения и неоднородности зацветания компонентов, нужно чтобы нарастание зеленой массы происходило непрерывно на протяжении всего пастбищного сезона. Дифференциация ниш по оси сезонных изменений помогает цветоводам создавать декоративные ансамбли с многократным цветением без трудоемкой замены растений на клумбах в течение лета.

Разногодичные изменения сообщества (флуктуации) являются показателем его пластичности по отношению к колебанию различных факторов среды, определяющих характер сообщества. Т. А. Работнов подчеркивает, что в этом случае изменения касаются в основном соотношения компонентов сообщества и его общей продуктивности. Видовой и ценопопуляционный состав при этом остаются постоянными, хотя в отдельные годы некоторые элементы сообщества не развиваются и остаются в покоящемся состоянии. По причинам, вызывающим флуктуации, Т. А. Работнов делит их на экотопические, связанные с особенностями климата года, характером разлива рек, и антропогенные - колебания интенсивности использования, например влияние срока пастбы при использовании пастбищ в системе пастбищеоборота, когда каждый год пастба начинается с разных участков и после стравливания травостоем предоставляется возможность восстановиться, а раз в несколько лет он полностью изолируется от выпаса для отдыха. Кроме того, различаются фитоциклические ("клеверные" годы, когда клевер массово цветет), фитопаразитарные (нападение нематод или других паразитов растений) и зооциклические флуктуации.

Очень интересные флуктуации последнего рода были описаны академиком Е. М. Лавренко и профессором А. А. Юнатовым в монгольских степях. В отдельные годы там массово размножается полевка Брандта и почти нацело поедает дернины ковылей. После этого из покоящихся почек на корневищах массово развивается вострец ложнопырейный и степь меняется до неузнаваемости. Однако спустя 4-5 лет ковыли вновь восстанавливаются, а вострец снова переходит в положение второстепенного вида. Таким образом, степная экосистема поддерживает устойчивость и не разрушается после повышения численности грызунов.

Разногодичные флуктуации выражены и в пустынях, где периодически в наиболее благоприятные периоды года дают вспышки "подпольщики"-однолетники. Уже упоминались данные Р. Уиттекера об однолетниках в пустыне Сонора, в их составе имеются "комплекты" для разных вариантов благоприятных периодов. Таким образом, для выявления всего потенциально возможного видового состава пустыни требуется срок по крайней мере в десять лет.

Однако наряду с пластичностью состава сообщества проявляются и антагонистические - по направленности механизма стабильности. Исследованием устойчивости травяных экосистем занимался К. А. Куркин, который показал, что два фактора поддержания продуктивности - увлажнение и содержание нитратного азота - антагонистичны. Во влажный год повышению урожая способствует оптимальность режима увлажнения почвы, а в сухой год дефицит влаги в некоторой степени компенсируется появлением значительно большего количества нитратного азота. Устойчивость флористического (ценопопуляционного) состава противоположна устойчивости продуктивности. Таким образом, в разные годы за счет развития разных видов также в известной степени погашаются климатические колебания.

Амплитуда колебаний продуктивности сообщества - весьма характерный признак его функции. Обычно чем меньше продуктивность сообщества зависит от климата (т. е. чем больше оно связано с питанием за счет грунтовых вод), тем амплитуда колебаний меньше. На рис. 14, составленном по данным Г. С. Сабардиной, показаны кривые изменения двух характерных сообществ для лесной зоны европейской части СССР, и нетрудно видеть, что постоянно

связанный с грунтовыми водами черноосочник в меньшей степени зависит от колебаний климата, и потому его урожайность меняется от года к году довольно незначительно. Суходольный луг, напротив, связан с сухими почвами, которые увлажняются в основном только за счет атмосферных осадков. По этой причине его урожайность следует за количеством осадков в вегетационный период и в разные по климату годы сильно меняется.

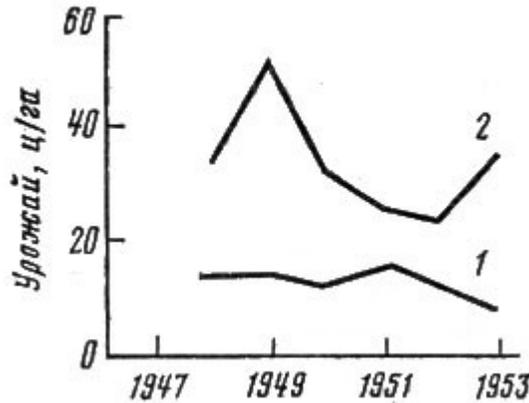


Рис. 14. Разногодичные колебания урожайности двух луговых сообществ лесной зоны (по: Сабардина, 1955). 1 – черноосочник; 2 - суходольный луг

Таким образом, колебания климата в разные годы бывают столь велики, что далеко не всегда стабилизирующие механизмы могут обеспечить высокий выход фитомассы. По этой причине нарастание стволов деревьев происходит с неодинаковой скоростью год от года и разным оказывается урожай сенокосов или пастбищ. В этом случае фактором стабилизации может оказаться и человек, который, организовав полив и удобрение, часто делает продуктивность сообществ вполне автономной по отношению к погодным условиям.

Глава 9. Кристаллы жизни (Консорции)

С самых первых строк книги и едва ли не в каждой главе мне приходится вновь и вновь говорить об условности понятия "фитоценоз" и невозможности представить его в отрыве от абиотической среды и от гетеротрофных компонентов. Однако такой удел фитоценологии - помнить о том, что ее объект лишь относительно автономен от всей совокупности компонентов экосистемы. И тем не менее эта глава книги специально посвящена вопросу, который, строго говоря, не является фитоценологическим, - но традиционно (вследствие того что в его разработку внесли большой вклад Л. Г. Раменский и наши современники В. В. Мазинг и Т. А. Работнов) помещается в учебники по фитоценологии. Это вопрос о консорции, которую Л. Г. Раменский с присущей ему красочностью определял как совокупность организмов, связанных единством судьбы.

Консорция - это популяция автотрофного растения вместе со всеми его спутниками. К консорции относятся сопровождающие автотрофное растение (связанные с корнями) микоризные грибы, ризосферные (обитающие вокруг корней) микроорганизмы, различные симбиотрофы, подобные клубеньковым бактериям бобовых, фитофаги, поедающие это растение, и зоофаги, питающиеся фитофагами, живущими за счет энергии, накапливаемой популяцией автотрофа.

Но связи организмов внутри консорции не только энергетические, не все организмы одной

консорции являются звеньями цепей питания. Т. А. Работнов подчеркивает, что внутри консорции связи могут носить и квартиранский (топический) характер (например, эпифиты, которые селятся на стволах деревьев, но не используют живых тканей для питания). Консортиами являются насекомые и другие животные, осуществляющие опыление и перенос плодов (не всегда при этом они питаются теми растениями, которым оказывают услуги). Наконец, консорты могут, кроме чисто энергетических связей, быть связаны с автотрофным растением еще и побочными каналами - через влияние выделений метаболитов паразитных организмов и т. д.

Число видов-консортов может быть значительным. Так, В. В. Мазинг для консорции березы пушистой указывает 91 вид паразитных и 36 микоризообразующих грибов, 46 эпифитных лишайников, 7 видов эпифитных мхов-печеночников, 16 видов листостебельных мхов, 8 видов клещей, 574 вида насекомых, 8 видов птиц, 9 видов млекопитающих - всего 803 вида, и это не считая "мелкоты" (микроорганизмов) - бактерий, водорослей, актиномицетов.

Существуют, разумеется, и менее сложные консорции, особенно у плаунов и хвощей. Но, как правило, в составе консорции - сотни организмов, которые используют различные органы автотрофов (надземные и подземные, цветки и семена, всходы, взрослые и угнетенные особи и т. д.).

На рис. 15 показана схема строения консорции по В. В. Мазингу, который представляет эту совокупность организмов как концентрическую фигуру из нескольких концентров, по-разному удаленных от автотрофного растения, являющегося источником энергии.



Рис. 15. Схема консорции (по: [Мазинг, 1966]). А - ценопопуляция вида-автотрофа, которая снабжает консорцию энергией; I, II, III - концентры, соответствующие трофическим уровням фитофага, зоофага первого и второго порядков. Кружки - отдельные виды, линии - потоки энергии, переходящей с одного трофического уровня на другой

Консорция, таким образом, - это основной кристалл жизни, где поглощенная хлорофиллом солнечная энергия растекается по другим трофическим уровням. Тем не менее следует быть весьма осторожным при выделении консорции, так как далеко не все организмы разбиваются по отдельным консорциям и значительное их число входит одновременно в несколько консорций, так как насекомые-фитофаги могут переключаться на поедание листьев другого растения, не говоря уже о хищниках-зоофагах, ниша которых охватывает много видов, или о птицах, которые летают не только из одного сообщества в другое, но и мигрируют с континента на континент во время своих далеких сезонных перелетов. Поэтому акцент на замкнутость и отграниченность консорций вновь вернул бы нас в русло организмистской парадигмы. Консорции образуют свой, особый биоценотический континуум, который более сложен, так как наряду с горизонтальной непрерывностью - перекрытием популяций на каждом трофическом уровне - возникает еще и вертикальная, а точнее, "диагональная" непрерывность, так как популяции высших трофических уровней могут быть связаны с несколькими популяциями низшего уровня. В результате этого возникают не какие-то легко устанавливаемые цепи питания, а скорее, сети питания, когда проследить судьбу энергии, накопленной популяцией автотрофа, бывает не особенно легко. Перераспределение энергии на высших трофических уровнях во многом случайно, и, скажем, трудно точно предугадать, съест ли кузнечика, питавшегося листьями пырея ползучего, один из видов птицы, или он станет жертвой болезни и, умерши, пищей для редуцентов.

Таким образом, вынесенное в заголовок сравнение с кристаллами должно восприниматься с осторожностью и по аналогии с рассмотренными в одной из следующих глав (12) представлениями Браун-Бланке об ассоциациях как о ядрах, вокруг которых расположены

перекрытые периферические части, видимо, можно построить представления о консорциях, где уровень облигатности, т. е. привязанности к консорции, падает по мере перехода от первого концентра фитофагов к более высоким концентрам зоофагов первого и других порядков. Таким образом, биоценоз функционирует не как совокупность более или менее автономных консорций, а как их блок, весьма тесно связанный со смежными звеньями биоценологического континуума.

Глава 10. Солнечные комбинаты и химические перпетуум-мобиле (Функция растительных сообществ)

Понять функцию фитоценоза в отрыве от прочих компонентов экосистемы практически невозможно, так как большинство связей в растительном сообществе проходит либо через среду, либо определяется гетеротрофными компонентами - животными и микроорганизмами.

Тем не менее будет полезным сказать хотя бы несколько слов о функции растительного сообщества и ее месте в функции экосистемы, памятуя, что из двух ее основных сторон - фиксации солнечной энергии и кругооборота минеральных элементов, воды, углекислого газа и кислорода - первая еще в какой-то мере автономна, а вторая целиком зависит от деятельности гетеротрофных компонентов экосистемы.

Сообщество растений - это истинный солнечный комбинат: на каждый сантиметр поверхности Земли ежегодно падает гигантское количество энергии - в среднем около 55 ккал солнечной энергии, но лишь сравнительно небольшая часть этой энергии (в зависимости от благоприятности остальных условий она может варьировать в интервале от 1 до 0,05%) связывается растениями в результате фотосинтеза в органическое вещество, из которого состоит тело растения. Существование сложной структуры с дифференцированными в отношении светового ресурса нишами ценопопуляций обеспечило солнечным комбинатам из сосудистых растений преимущество по сравнению с растительностью мезозоя, которую формировали бессосудистые голосеменные, плауны и хвощи.

В лесах с развитыми ярусами подлеска, кустарников и трав общая площадь листовой поверхности на каждый 1 м² почвы составляет 4-6 м², причем в этой массе содержится до 4 г хлорофилла. В среднем 1 г хлорофилла связывает в год около 1000 ккал солнечной энергии, что соответствует примерно 0,5 кг сухого органического вещества.

Леса занимают около 10% площади земной поверхности, но в силу насыщенности хлорофиллом фиксируют примерно половину солнечной энергии, если учесть всю фиксацию биосферы, включая и океан. Другие типы сообществ менее продуктивны, так как имеют меньшую площадь листовой поверхности и меньшее содержание хлорофилла.

То органическое вещество, которое является результатом фотосинтеза, если исключить из него неизбежные расходы на дыхание (а эти расходы составляют не менее половины от общей связываемой растениями солнечной энергии), называется чистой первичной биологической продукцией. Чистую биологическую продукцию, которая измеряется как количество сухого органического вещества (или в пересчете на углерод, или при выражении в единицах энергии-калориях), накопленного на единицу площади за единицу времени (обычно ее измеряют в граммах на 1 м² за 1 год), нельзя путать с биомассой. Биомасса - это то количество органического вещества, которое может быть учтено в надземной и подземной частях

сообщества в момент наблюдения и представляет собой для многолетников сумму чистой биологической продукции за весь период жизни за вычетом потерь, связанных с питанием животных и отмиранием части листьев, стеблей и корней. Биомасса равна чистой биологической продукции только у однолетников, отношение биомассы и чистой биологической продукции у многолетников меняется в более широких пределах, чем продуктивность. В лесах этот показатель может достигать 50, а в луговых и степных сообществах - 1-3.

Чистая продукция меняется от 3000 г/м²/год в тропических лесах практически до нуля в экстраридных пустынях, лишенных растений, или в условиях Антарктиды с вечными льдами на поверхности суши, а запас биомассы соответственно - от 60 кг/м² до 0. Уиттекер предлагает по продуктивности делить все сообщества на четыре класса.

1. Сообщества высшей продуктивности, 3000-2000 г/м²/год. К этой группе относятся тропические леса, посевы рпса и сахарного тростника. Запас биомассы в этом классе продуктивности, как и во всех прочих случаях, разумеется, очень различен и превышает 50 кг/м² в лесных сообществах и равен продуктивности у однолетних сельскохозяйственных культур.
2. Сообщества высокой продуктивности, 2000-1000 г/м²/год. В эту группу включены листопадные леса умеренной полосы, луга при удобрении и посевы кукурузы. Максимальная биомасса приближается к биомассе первого класса, минимальная соответственно равна чистой биологической продукции однолетних культур.
3. Сообщества умеренной продуктивности, 1000-250 г/м²/год. К этому классу относится основная масса возделываемых сельскохозяйственных культур, степи, кустарники. Биомасса степей меняется в пределах 0,2-5 кг/м².
4. Сообщества низкой продуктивности, ниже 250 г/м²/год,- пустыни, полупустыни (в отечественной литературе их называют чаще опустыненными степями), тундры.

Нетрудно заметить, что солнечный свет ни в коей мере не лимитирует продуктивность растительных сообществ, так как всегда находится в избытке. Продуктивность в первую очередь зависит от количества воды, так как на производство 1 г сухого органического вещества растения в большинстве своем затрачивают 700-1000 г воды. Исключение составляют кактусы, приспособившиеся расходовать воду более экономно - за счет уже упомянутого кислого метаболизма фотосинтеза. Однако одна вода при отсутствии элементов минерального питания и тепла не может быть фактором повышения урожайности. Именно полное обеспечение потребностей растений водой и элементами минерального питания при достаточном количестве тепла позволяет достигать каждому виду и соответственно сообществам предельно высоких значений продуктивности. В этом отношении показателен опыт организации орошения на посевах трав в нашей стране: наилучшие результаты - до 150 ц сухой массы на 1 га (что соответствует 1500 г/м²/год чистой биологической продуктивности только в надземной массе, а при учете подземной массы это число, видимо, должно быть удвоено) - дает полив трав при многократном дробном внесении удобрений в условиях южных районов страны - Волгоградской обл., Казахстана и т. д. По мере убывания тепла эффективность полива падает и окупаемость затрат на полив по ряду степная зона-лесостепь-лесная зона соответствует ряду 3-2-1.

Первичная биологическая продуктивность является фундаментом жизни на Земле, основанием энергетической пирамиды. Примерно 10% этой продукции связывают животные-консументы из числа травоядных млекопитающих, птиц, поедающих плоды, насекомых и т. д. Остальные 90% разлагаются сапротрофами- микроорганизмами и грибами или поступают на более или менее длительное хранение в запасы мертвого вещества, называемого детритом. Кратковременно

существующими формами детрита являются опадающие мертвые листья, длительно существующими - гумус, торф, сапрпель (органические отложения дна озер). Травоядные консументы служат нишей плотоядных первого порядка, которых последовательно поедают плотоядные второго, третьего и даже четвертого порядка. Каждый раз, когда в этой последовательности трансформации энергии, фиксированной растительным сообществом (пищевой цепи), происходит повышение уровня, рассеивается примерно 90% энергии. Таким образом, если допустить, что сообщество фиксировало 1% солнечной энергии, то из 10% потребленного органического вещества растениями (т. е. 0,1% усвоенного солнечного света) травоядные фиксируют также 10% и остаток солнечной энергии в его теле уже соответствуют только 0,01%. Хищник, питающийся травоядными, получает лишь 0,001%, более крупный хищник второго порядка - 0,0001, еще более крупный хищник (например, тигр) - 0,00001%. На рис. 16 показана схема трансформации энергии в экосистеме.

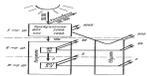


Рис. 16. Схема, иллюстрирующая энергетику сообщества и экосистемы. Размерность ккал/м²/полгода; ЧПП - чистая первичная продукция; ВПП - валовая первичная продукция; ВП - вторичная продукция

Понятно, что система функционирует в течение шести месяцев и из количества падающей за это время энергии ею усваивается 1% при фиксации в ЧПП 0,5%. Плотоядные поедают 10% чистой продукции, а остальное разрушают редуценты, причем вся энергия в этом случае теряется при их дыхании. Из энергии, полученной травоядными, 10% тратится на рост и размножение, а остальное - на дыхание и экскрецию, продукты которой служат пищей редуцентам, которые также сжигают их в процессе дыхания. В свою очередь, хищники, поедающие плотоядных, часть полученной энергии затрачивают на дыхание, а остальное (экскременты и их тела после смерти) становится пищей редуцентов, возвращающих остаток энергии во внешнюю среду. Таким образом, в этой простейшей схеме, где отсутствует блок "детрит" и число трофических уровней ограничено тремя, можно уяснить принцип стабильной экосистемы: приход энергии и ее расход в процессе дыхания организмов всех блоков одинаковы. Двойными стрелками показаны затраты на дыхание.

Закономерности трансформации энергии наводят на серьезные размышления об использовании продуктивности биосферы человеком. Людям свойственно смешанное питание - они потребляют продукцию и первого уровня (хлеб, овощи, фрукты и т. д.) и второго (мясо, молоко). Растительная пища несравненно дешевле, чем продукция животных, которую называют вторичной биологической продукцией. Расчеты показывают, что количество энергии, необходимое для откорма одной коровы, эквивалентно 1,5 т бензина. Поскольку продукция животных важна для человека потому, что является основным источником белка, во всем мире происходит интенсивный поиск возможности замены животного белка на более дешевый белок высокобелковых бобовых культур, таких, как соя, бобы, фасоль, арахис и т. д.

Продуктивность океана по сравнению с продуктивностью суши несравненно ниже и в среднем соответствует продуктивности пустынь. Исключение составляют лишь прибрежные зоны, т. е. береговые шельфы, где солнечный свет достигает поверхности дна и потому продуктивность может подниматься до уровня третьего класса и реже (области коралловых рифов и эстуариев) второго и даже первого класса. Общий запас биомассы растений океана примерно в тысячу раз ниже, чем запас биомассы растений суши. 90% биомассы суши сконцентрировано в лесах.

Солнечный свет дает сообществу растений энергию для продуцирования органических веществ, т. е. для связывания элементов минерального питания, углекислого газа и кислорода в

соединения, потребляя которые, могут жить животные (в том числе и человек) и сапротрофы. В последние годы на эту способность растений все чаще обращают внимание энергетики. Уже появились проекты электростанций на солнечной энергии, которая не непосредственно концентрируется системой зеркал, а накапливается зелеными растениями. В качестве накопителей предполагается использовать не традиционную древесину, а одноклеточные водоросли, которые быстро растут, делятся и отмирают. Сжигая массу высушенных мертвых водорослей и возвращая золу в водоем - накопитель энергии, можно создать замкнутое водное сообщество, продукция которого преобразуется в наиболее приемлемую для промышленности энергетики форму электроэнергии.

Есть проекты использования в качестве горючего растительного масла и спирта, получаемых тут же, в хозяйстве, которое, таким образом, обретает энергетическую автономность.

Подобно тому как хлорофилловое зерно является входом потока энергии, усваиваемого растительным сообществом и далее протекающего через экосистему по пищевым цепям, корни растений открывают поток питательных элементов, который, как в перпетуум-мобиле, циркулирует из почвы в сообщество и возвращается обратно. Естественно, что этот вариант "вечного двигателя" далек от того, который пытались создать средневековые схоласты. Источник движения "химического перпетуум-мобиле" лежит вне системы - это энергия солнца. Корни растений разветвлены на тончайшие окончания, но поверхность всасывания во много раз увеличена за счет гифов грибов, которые обволакивают корни и формируют микоризу, один из эволюционных феноменов симбиоза, обеспечивающий растениям возможность интенсивного поглощения элементов минерального питания. Далее питательные вещества текут в стебли и листья. У деревьев максимум питательных веществ в листьях и минимум - в древесине. Поскольку листья ежегодно (или раз в несколько лет у вечнозеленых растений) опадают, то вновь синтезированные органические вещества с помощью сапробов (микроорганизмов, грибов и др.) разрушаются до простейших форм и включаются в новый цикл поглощения. Кроме возврата элементов минерального питания в почву с опадом, существенную роль играет и выщелачивание (смыв) листьев дождевыми водами, причем для натрия и калия возврат в почву через смыв больше, чем с опадающими листьями. Возвращаются в почву и вещества, фиксированные в древесине, которая подвергается действию гнилостных сапрофитов, однако этот цикл оказывается несравненно более медленным.

Количество питательных веществ, возвращаемых в почву, зависит в первую очередь от чистой первичной продукции сообщества, а скорость его повторного включения в циклы обмена - от типа сообществ и климата. В теплом тропическом лесу мягкие листья разрушаются сапрофитами в течение нескольких месяцев, но жесткие иголки ели сохраняются в холодной тайге в неразрушенном состоянии годами. Разные элементы минерального питания обращаются в сообществе с разной скоростью. Для листопадных лесов умеренной полосы характерна следующая последовательность по скорости обращаемости элементов: сера, калий, марганец, азот, железо, кальций, фосфор, углерод.

Кроме скорости оборота в сообществе, каждый элемент питания имеет еще и структуру запаса, т. е. соотношение фракций, распределенных в почве, подстилке и непосредственно в растениях сообщества. В лесу нитраты и фосфаты, к примеру, сконцентрированы в основном в растениях, а кальций и натрий - в почве. Чем большая доля элемента фиксирована в растении по сравнению с почвой, откуда он может быть поглощен гифами грибов или непосредственно поверхностями корней, тем компактнее кругооборот элемента в сообществе.

Сообщества разных экологических условий отличаются количествами элементов, вовлекаемых в кругооборот, и общей компактностью кругооборота. Именно сообщества являются основными "инструментами", при помощи которых климат перерабатывает материнскую породу в почву.

Если сравнить такие контрастные сообщества, как тропические леса, тайга и степь, то наличие в первых двух случаях большого количества воды обуславливает выщелачивание элементов в глубь почвы. Однако быстрый распад мягких листьев тропических деревьев продуцирует в основном углекислоту, а медленный распад хвои - полифенольные соединения.

Тропические почвы способны аккумулировать железо, привносимое нисходящими токами воды. Этот почвенный материал под воздействием воздуха затвердевает и образует слой, подобный скальным породам, - буквально сцементированный горизонт вмыва. Напротив, под хвойными породами в таежных лесах из верхних горизонтов почвы выщелачивается большинство минеральных соединений. Относительно малоподвижен лишь кремний, благодаря которому и возникает белесый цвет одного из верхних горизонтов почвы. Два разных типа сообществ продуцируют, таким образом, тропическую латозольную в одном случае и таежную подзолистую почву - в другом.

Степи распространены в условиях, где избытка осадков нет, и потому там практически не происходит выщелачивания. Травы степи содержат питательных веществ намного больше, чем лесные растения. Если свежий детрит леса - подстилка - составляет не более 1 % от биомассы сообщества, то аналогичный детрит степи, называемый ветошью, может превышать (особенно, если режим степи заповедный и отсутствуют пасущиеся животные) 50% биомассы. В этих условиях формируется чернозем - наиболее богатая почва с высоким содержанием питательных веществ. Общая компактность кругооборота, таким образом, падает по ряду тропической лес-тайга-степь.

Кругообороты элементов питания разных сообществ тесно связаны друг с другом через посредство надземного и внутрипочвенного стока и через атмосферу. В особенности тесно переплетены циклы элементов сообществ водосборов, т. е. территорий, имеющих общий сток в реку или озеро. Если в районе водосбора растительность лесного типа не нарушена, то значительная часть элементов фиксируется в сообществах и почвах, вынос их ограничен и обычно компенсируется за счет притока элементов, поставляемых процессом выветривания и также атмосферными осадками (дождевая вода далеко не так чиста, как принято думать).

Если же водосбор нарушен, то вынос элементов возрастает. Описанные Уиттекером в 1980 г. исследования водосбора Хаббард Брук, часть которого была покрыта лесом, а часть подверглась рубке, показали, что отсутствие сообществ, способных консервировать запас питательных веществ, резко увеличило их вынос в реку. Так, количество выносимого кальция увеличилось в 8 раз, калия - в 15, а нитратного азота (за счет активизации деятельности окисляющих микроорганизмов) - в 30 раз.

Через водные артерии кругообороты водосборов связаны с кругооборотами веществ в океанических экосистемах, наиболее продуктивные части которых - эстуарии и литорали - обязаны своим существованием именно приносу элементов минерального питания. Океан, в свою очередь, частично возвращает эти элементы с осадками, которые содержат соли, поднятые вверх брызгами воли и растворившиеся впоследствии в капельках воды облаков.

Таким образом, циклы питательных элементов внутри отдельных биогеоценозов, соответствующих сообществам, так же как и циклы энергии, в конечном итоге сплетаются в единый биогеохимический цикл экосистемы высшего порядка - биосферы.

Глава 11. Быть или не быть?

(Классификация растительных сообществ)

Если Роберт Макинтош во время дискуссии по проблеме континуума в середине 60-х годов, когда отмечалась известная "равновесность" старой и новой парадигм, называл их сторонников "геоботаническими Монтекки и Капулетти", то применительно к центральному вопросу парадигм - о возможности создания естественной классификации - уместно вновь обратиться к Шекспиру и вспомнить Гамлета с его извечной проблемой: "Быть или не быть?"

О том, что классификация необходима и без нее невозможно систематизировать информацию и определять области экстраполяции накапливаемых разнообразнейших данных о сообществах и экосистемах, спорили сравнительно мало, хотя на первых этапах своего становления новая парадигма устами Л. Г. Раменского и Г. Глизона отрицала возможность классификации, так как она противоречит природе непрерывного объекта, где не заложено никаких классов. Однако со временем и "экстремисты" новой парадигмы признали, что без классификации не могут развиваться ни наука о растительности, ни практика ее рационального использования и охраны. Возник второй вопрос: является ли классификация, которую мы строим, естественной, или это искусственная схема, навязанная нами природе?

В области систематики растений естественная классификация призвана отразить все разнообразие растений в виде иерархической системы из видов, родов, семейств, порядков, типов растений. Эта система должна быть подобна дереву, и все ветви одного ствола (семейства, роды и виды одного порядка) должны иметь генетическое родство. Для такой системы природа создала необходимые предпосылки. Во-первых, большинство видов более или менее четко отграничены друг от друга и разделение на виды контролирует генетический фактор. Если возникают гибриды между видами, то они могут быть бесплодны, хотя гибридизация (с последующим удваиванием числа хромосом гибридного организма) может быть важным фактором видообразования. Во-вторых, бесспорен сам процесс эволюции, как бы его ни трактовали - в чисто дарвиновском варианте синтетической теории эволюции или в духе последних номогенетических веяний, когда существенным фактором эволюции становится некий внутренний предопределяющий изменение особи фактор (его, к сожалению, номогенетики до сих пор не выявили и не объяснили). И тем не менее, несмотря на эти предпосылки, построение филогенетического древа растений оказалось крайне сложным делом. Прямых исторических доказательств происхождения многих таксонов сравнительно мало, палеоботаническая летопись крайне неполная, а потому фактические аргументы нередко подменяются беспочвенными фантазиями и из одних и тех же семейств (с этим таксоном у систематиков относительный порядок) разными учеными создаются совершенно различные древа. Наиболее реалистически смотрящие на перспективу построения филогенетической системы вообще не верят в возможность реставрации всех родственных отношений и потому говорят не о "древе", а о "кустарнике", причем, как остроумно заметил С. В. Мейен, даже при самом густом кустарнике остается еще много ветвей, которые на данном этапе трудно подсоединить к какому-либо стволу. Несмотря на разногласия в понимании эволюции, случаи гибридизации видов и споры о форме филогенетического древа, сама по себе правомерность задачи построения естественной классификации применительно к уровню организмов у растений оспариваться не может.

Именно под влиянием опыта систематики растений находились организмы, когда они на III Международном ботаническом конгрессе, который мы условились считать границей между допарадигмальным и парадигмальным периодами развития фитоценологии, принимали

определение растительной ассоциации, которую рассматривали как полный аналог вида у растений. Поскольку определение ассоциации, принятое на Брюссельском конгрессе, затем потребуется нам для того, чтобы объяснить развитие классификационных направлений, мы приведем его полностью по монографии В. Д. Александровой "Классификация растительных сообществ" (1969): "Ассоциация представляет сообщество определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией. Она является основной единицей в синэкологии" и "экологической единицей, определяемой местообитанием."

Несмотря на то что само по себе введение понятия ассоциации (как и другой единицы, речь о которой пойдет в гл. 14, формации) было шагом вперед, организмистское видение растительности пронизало это определение, что называется, до самой сердцевины и затем позволило разным национальным школам трактовать его по-своему. В определении при оценке его с современных позиций есть не менее трех ошибок.

1. Отношения между условиями местообитания, их отражением во флористическом составе и в физиономии сообщества трактованы как полная адекватность. На самом же деле эта связь более сложная и любой тип флористической композиции обладает определенной амплитудой по отношению к условиям местообитания, а адекватность флористического состава и физиономии вообще относительна.
2. Само по себе понимание ассоциации как сообщества (хотя речь идет о многих пространственно разрозненных участках растительности) также акцентировало внимание на реальности ассоциаций, которые существуют в природе, как и виды растений, и которые нужно только распознать.
3. Дважды употребленное определение "единообразия" подчеркивает существование не сходных, а тождественных сочетаний флористического состава, физиономии и местообитания, которые представляют одну ассоциацию.

Как следствие этих ошибок (их никак нельзя вменить в вину авторам определения, так как это был период утверждения организмизма и все сказанное вполне соответствовало этой парадигме), после того как завершился конгресс, на основании одного и того же определения в разных странах стали выделять ассоциации разного экологического объема и, что еще хуже, по разным критериям. Центральноевропейские фитоценологи акцентировали внимание на флористическом составе, русские и скандинавские - на физиономии и доминантах.

Таким образом, в признании возможности построения естественной классификации растительных сообществ по образцу классификации растений была сокрыта стержневая часть парадигмы организмизма. Организмисты считали, что классификационные единицы (впоследствии, чтобы не путать с единицами классификации растений - таксонами, их назовут синтаксонами) являются отражением реально существующих в природе типов растительных сообществ. Мысль о том, что существует непрерывная гамма изменений растительности и что лишь из соображений удобства мы преобразуем ее в систему дискретных единиц, причем платим за эту редукцию значительной утечкой знания, так как усредняем в каждом синтаксоне несколько более или менее похожих, но никак не тождественных фитоценозов, в их головы не приходила. Эта наивная вера в реальность выделяемых ассоциаций и других синтаксономических единиц у некоторых фитоценологов сохранилась вплоть до середины 60-х годов.

Мне помнится эпизод, случившийся в 1962 г. во время одного из семинаров отдела геоботаники Ботанического института АН СССР. Обсуждались итоги исследований сотрудников в Казахстане, и разгорелась рабочая дискуссия об оптимальном объеме растительной ассоциации, которую некоторые фитоценологи понимали более крупно, а другие - более мелко. Такие

разноречия никого не удивляли, так как если континуум как общий закон сложения растительности не все признавали, то во всяком случае допускали ее существование хотя бы в отдельных ситуациях. Обмен мнениями протекал достаточно спокойно, но тут взял слово И. Х. Блюменталь, который в те годы заведовал кафедрой геоботаники в Ленинградском университете, и заявил в запальчивости: "Ассоциаций нужно выделять столько, сколько их существует в природе!"

Р. Уиттекер, выражавший идеи новой парадигмы, наиболее последовательно выступал против признания возможности создания естественной классификации, так как условное разделение континуума на фитоценозы является уже искусственной операцией. Кроме того, механизмы эволюции растительности, которые мы рассмотрим в гл. 17, имеют совершенно иную природу, нежели эволюция растений. У синтаксонов, строго говоря, нет своей истории, их история складывается из историй отдельных видов, каждый из которых эволюционирует независимо, по-своему приходит в сообщество и по-своему уходит из него. По этой причине параллели между эволюцией синтаксонов и таксонов не имеют основы, как и всякого рода филогенетические классификации растительных сообществ. Историей может обладать лишь флора - совокупность видов, из которых формируются сообщества, но не сами сообщества.

Здесь уместно рассказать еще об одном курьезе, случившемся уже в 1971 г. во время III Всесоюзной конференции по классификации растительности, которую организовала в Ботаническом институте В. Д. Александрова. На заключительном заседании И. Х. Влюменталь сделал доклад о высших единицах классификации растительности, где подразделил всю зеленую оболочку планеты на отделы растительности: покрытосеменной, голосеменной, моховой, лишайниковой, хвощевой и плауновой. Оснований для такого деления, если не считать выраженности зоны тайги, где доминируют голосеменные, в общем-то, не было. Доклад вызвал много вопросов. Старейший украинский болотовед Е. М. Брадис попыталась выяснить у Блюменталья, как ей быть с теми болотами, где поверх мохового покрова имеется полог сосны и березы пушистой (т. е. к какому из трех типов растительности - покрытосеменному, голосеменному или моховому - отнести эти сообщества). Недоумение выразил и профессор М. В. Марков, возглавлявший в те годы старейшую кафедру геоботаники в Казанском государственном университете (которую, кстати, закончил автор). Однако лучше всех смещение подходов систематики растений в синсистематику подчеркнул В. В. Василевич, который прислал в президиум записку: "Илья Христофорович, а почему бы Вам не подразделить тип растительности покрытосеменных растений на подтипы спайнолепестных и раздельнолепестных растений?"

В. В. Василевич ударил, что называется, в самую точку, так как филогенетические закономерности, в результате которых произошли такие крупные ветви царства растений, как покрытосеменные (цветковые), голосеменные, мхи и т. д., весьма слабо коррелируют с контролирующими структуру и состав сообществ современными эколого-географическими закономерностями их распространения. Если сосна, ель и пихта стали, к примеру, действительно доминантами в тайге, то представители семейства кипарисовых сформировали самые ксерофитные варианты лесов и кустарников как в Евразии, так и в Северной Америке. Достаточно вспомнить можжевельниковые (арчовые) леса в Средней Азии или леса из можжевельников, которые доминируют в уникальном лесном массиве Крыма и охраняются в заповеднике "Мыс Мартьян".

Таким образом, объединение всех этих сообществ с господством голосеменных в один синтаксон полностью противоречит экологии, а в синтаксономии растительности именно экологические закономерности сменяют генетический принцип, который является руководящим в таксономии.

Итак, классификация растительности отличается от классификации растений, во-первых, тем, что мы группируем не объективно существующие отдельные виды, такие, как растения, а условные фитоценозы.

Во-вторых, вместо генетического принципа установления родства синтаксонов мы используем экологический, т. е. формируем высшие единицы иерархии не по генетическому сходству (т. е. не потому, что все преобладающие виды относятся к какому-то одному таксону, как предлагал делать это И. Х. Блюменталь), а помещаем вместе те синтаксоны, которые имеют общность экологических и географических условий.

В-третьих, поскольку вариация растительности многомерна (т. е. растительность может варьировать в зависимости от изменения характера увлажнения, количества солей в почве, реакции почвенного раствора, богатства почвы азотом и другими питательными элементами, температурного режима и т. д.), вносимая в природу иерархичность на манер той, что отражает филогенетическое древо в систематике растений, также является искусственной. Как и при делении континуума на фрагменты-сообщества, мы используем иерархическую форму классификации только в целях удобства, но ни в коей мере не вскрываем тем самым какой-то внутренней структуры растительности (как при создании таксономической иерархии в систематике растений).

Так быть или не быть естественной классификации растительных сообществ? Не являются ли создаваемые нами классификации насквозь искусственными, как была искусственна система К. Линнея, который объединял в классы растения по числу тычинок, группируя вместе все виды с одной, двумя, тремя, четырьмя, пятью и т. д. тычинками? Такая система была удобна для инвентаризационных целей и хорошо упорядочивала информацию, но имела мало общего с естественной системой, так как многие классы состояли из представителей разных семейств.

Именно потому, что наряду с инвентаризационной функцией фитоценологи стремятся наделить свою классификацию еще и функцией отражения экологических связей, любая из создаваемых систем не была до конца искусственной (если исключить такие казусы организмизма, как описанная классификация И. Х. Блюментала). Естественность классификаций - это некий предел, к которому классификации фитоценологов могут приближаться по мере совершенствования их принципов и методов, но который так же недостижим, как недостижим философский камень. Кроме того, даже при сходных принципах и методах успех классификации, т. е. степень ее естественности, во многом зависит от самой растительности, которая различается классифицируемостью, т. е. податливостью процессу классификации.

В. Д. Александрова в период утверждения новой парадигмы подчеркнула, что растительность - это не аморфный континуум (подобный жидкой манной каше), а единство непрерывности и дискретности. Дискретность проявляется в повторяющихся по своим признакам сообществах сходных условий, непрерывность отражается индивидуальными сочетаниями популяций, каждое из которых не похоже на все другие. Практики-геоботаники давно заметили, что в некоторых случаях в одних и тех же условиях встречаются удивительно похожие сообщества. Этот феномен (а такая повторяемость в условиях таежных лесов не редкость) и дал когда-то основание для развития организмистских аналогий, так как геоботаника зарождалась преимущественно в северных странах.

Если взглянуть на эту проблему шире и попытаться расшифровать высказанное в общем плане положение о диалектическом единстве непрерывности и дискретности, то можно добавить, что сочетание дискретности и непрерывности неодинаково в разных типах растительности. Дискретность тем выше, чем меньше в сообществе доминантов и чем сильнее их виолентность, т. е. эдификаторное воздействие на среду. Особенно велика дискретность в тайге, где

доминантов мало и они сильные средообразователи, способные формировать специфические почвенные условия за счет обильного спада и перехватывать "львиную долю" ресурсов света, и слаба на лугах, где доминантов много и все они представляют группы видов RKS. В тропическом лесу доминантов так много, что независимо от того, сильные они средообразователи или слабые, они имеют узкие и сильно перекрытые ниши и потому, как и на лугу, здесь преобладает непрерывность. Преобладает непрерывность и там, где мало доминантов, если они не являются настоящими виолентами-эдификаторами. В костровниках прирусловой поймы любой реки четко выражен доминант костер безостый, однако от этого дискретность не проявляется: состав сопутствующих видов меняется под влиянием малейших изменений уровня поверхности почвы. Лишь сильные эдификаторы, такие, как бук в кавказских лесах, оказываются как бы "утюгом", который за счет своих эдификаторных эффектов разглаживает мелкие неоднородности среды.

Таким образом, в силу особенностей растительности при классификации таежных лесов результат всегда ближе к естественной классификации, чем при классификации луговой растительности. В тропических лесах классифицировать сообщества особенно трудно, и нередко буквально "отчаявшиеся" исследователи подразделяют их континуум на более или менее условные и потому весьма искусственные группы. Очень трудно приблизиться к естественной классификации при систематизации описаний пашенных сообществ, однако о них (так называемых агрофитоценозах) будет особый разговор в последней главе книги.

Успех классификации может зависеть также и от экологического разнообразия растительности. Чем оно выше и чем четче вдоль градиентов ведущих факторов среды происходит смена флористического состава и доминантов сообществ, тем объективно классифицировать легче. В пойме р. Амура вариация экологических условий невелика. Здесь нет ни засоления, ни мерзлотных явлений, а колебания увлажнения от вершины гривы к логу в значительной мере смягчены обилием осадков мягкого муссонного климата. Бескрайние луга с господством вейника Лангсдорфа при первом взгляде кажутся одним сообществом, и лишь внимательный анализ всего видового состава показывает, что вместе с вейником, который имеет очень широкую экологическую амплитуду и может расти в различных условиях увлажнения, встречаются самые различные виды-спутники, которые как раз и индицируют различия режима увлажнения (т. е. являются теми критериями, на основании которых можно строить экологическую классификацию). Однако классифицировать луга Амура достаточно трудно, как трудно классифицировать и луга поймы р. Енисея, где также мощное влияние реки выравнивает экологический фон и снижает бета-разнообразие. В то же время в Якутии, в пойме р. Лены, и особенно на аласах, бета-разнообразие за счет вариации условий увлажнения, засоления и мерзлотности очень велико и различные сообщества легко различаются на глаз; разные исследователи выделяют примерно сходные сообщества и примерно сходно будут их классифицировать (если изберут общие принципы классификации, о которых речь идет ниже). В условиях "счастливой ситуации" находится исследователь, который классифицирует травяную растительность дельты р. Волги, где, как отмечалось, также гигантское гиперпространство местообитаний и потому выражена четкая смена типов сообществ от прибрежно-водных до полупустынных.

В период смены парадигм процессом классификации заинтересовались именно сторонники континуума, т. е. последователи "экстремистов" Раменского и Глизона, которые в период "золушек" и "белых ворон" выступали противниками классификации и считали это дело праздным занятием. Со временем Л. Г. Раменский изменил свою точку зрения и если не признавал возможности построения естественной классификации и хлестко третировал организмистов за их наивную веру в генетическое единство устанавливаемых ими синтаксонов,

то во всяком случае считал классификацию совершенно необходимой для того, чтобы можно было организовать правильное использование растительности.

Наследники идей Глисона относились к необходимости классификации еще более серьезно и в уже упомянутой факсимильной "Фитосоциологии" Р. Макинтош во введении и комментарии писал о роли экстенсивных исследований - "просто описания" - для развития самых фундаментальных экологических исследований. Без "просто описания" невозможно определить область экстраполяции получаемых дорогостоящих выводов, т. е. понять, для каких сообществ они справедливы, а для каких нет. Совершенно очевидно, что тот небольшой клочок растительности, где проводились исследования по биоэнергетике, изучались циклы элементов минерального питания, анализировались консорционные связи и т. д., сам по себе не представляет интереса и ценен только как представитель определенного множества сообществ, а определить границы этого множества можно опираясь на классификацию сообществ.

Таким образом, континуалистов классификация интересовала как неизбежный процесс, они видели его объективные сложности много яснее, чем организмысты, которым принадлежала сама идея классификации.

В 1962 г. выходит одна из лучших работ Р. Уиттекера - "Классификация естественных сообществ", а в 1963 г. - монография В. Д. Александровой "Классификация растительности. Обзор принципов и методов". Работы имели много общего, хотя работа Р. Уиттекера отличалась большей теоретической глубиной. Уиттекер, в частности рассмотрев состояние классификации на уровне 50-х годов, констатировал, что здесь больше искусства, чем науки, так как отсутствие объективных критериев качества классификации давало полный простор для разгула субъективизма. Он подчеркивал вопиющий разнобой в подходах разных фитоценологов. Наша страна не была исключением, и в эти годы всякий уважающий себя фитоценолог считал своим долгом написать теоретическую статью о классификации и внести в возникшую путаницу свою лепту. Способствовало возникновению разнобоя в классификации, как уже отмечалось, и определение ассоциации, которое дали фитоценологи на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе.

Тем не менее Уиттекер констатировал, что все классификационные подходы по происхождению можно сгруппировать в две основные концепции, происхождение которых он связывал с "экологией экологов". Экологи, работавшие с северными объектами - лесами, сталкивались с устойчивыми и, как правило, более сильными по воздействию на сообщество доминантами, классифицировали растительность на основе доминантов, а фитоценологи, исследовавшие травяную растительность южной части Европы, где доминанты выражены очень нечетко и являются крайне слабыми виолентами, использовали в качестве основного критерия флористический состав сообществ.

Весьма характерно, что в нашей стране большинство фитоценологов, следуя Сукачеву, представляли "северную традицию", а выступавший в качестве основного оппонента этих принципов Л. Г. Раменский начал свои исследования в степной зоне, изучая пойменные луга Воронежской губернии и не менее полидоминантные степные сообщества.

Нет необходимости разбираться в многочисленных нюансах подходов "северной" и "южной" традиций - мы рассмотрим их в том состоянии, которого они достигли сейчас, когда на смену разнобою пришла тенденция конвергенции разных точек зрения. Этого будет вполне достаточно, чтобы проиллюстрировать процесс классификации примерами и показать те объективные сложности, которые сегодня переживает проблема классификации в нашей стране, и те выходы из создавшегося положения, которые все более и более очевидны.

Глава 12. "Агрессоры" из Монпелье и их сподвижники (Направление Браун-Бланке)

Эстонский профессор, один из самых авторитетных лишенологов Европы (лихенология - раздел ботаники, изучающий лишайники), Х. Х. Трасс несколько лет назад опубликовал уникальную книгу - "Геоботаника. История и основные тенденции развития". Геоботаника, и тем более ее история, для этого человека была дополнительной специальностью, почти что хобби, однако уровень книги оказался столь высок, что нужно было думать, что является для автора основной специальностью, а что дополнительной. Талант теоретических обобщений позволил Трассу дать очень содержательный обзор становления геоботанических школ в разных странах. Говоря о понятии "школа" как совокупности единомышленников, Трасс приводит несколько критериев, для того чтобы отличать школы от направлений "предшколы" и традиций "постшколы". И самое главное - это "агрессивность" школы, ее способность утверждать свои принципы, опровергая мнения оппонентов и включая их в число своих единомышленников. В истории геоботаники не было другой школы, которая была бы столь "агрессивна" (но в самом хорошем и даже благородном понимании этого слова), как школа Ж. Браун-Бланке.

Эта школа возникла на стыке двух столетий в работах Х. Брокманн-Ероша и Е. Рюбеля, однако именно Ж. Брауну (вторая часть фамилии появилась у него после того, как он женился и добавил к своей фамилии фамилию жены, его дебют в научной литературе состоялся именно как Брауна) удалось сформулировать основные положения, которые составили теоретический фундамент школы, сплотить на этой основе многочисленных сторонников во Франции и других странах Западной Европы. Эта школа, имевшая центром институт в Монпелье, в 30-х годах приняла в свое лоно "без боя сложивших оружие" представителей авторитетнейшей упсальской школы, объединявшей скандинавских фитоценологов. Северяне первоначально придерживались доминантной трактовки ассоциации и выделяли основную классификационную единицу фитоценологии на основании сходства доминантов во всех ярусах. Однако когда скопился массовый материал по характеристике всех возможных сочетаний ярусных доминантов, северяне поняли, что ассоциация оказывается слишком дробной единицей и число их столь велико, что система ассоциаций становится необозримо громоздкой. Приняв ассоциацию в понимании Браун-Бланке как более крупную единицу, выделяемую по сходству комбинаций диагностических видов, отражающих условия среды, упсальцы свою ассоциацию переименовали в социацию и стали выделять по доминантам социации.

В послевоенные годы ареал школы охватил Японию, Австралию, Канаду, страны Африки и частично Америки. В 60-80-е годы начинается "агрессия" подхода Браун-Бланке и в советской фитоценологии, что будет темой специального разговора в следующей главе, которому надо предпослать общую оценку принципов классификации растительности школы Браун-Бланке (в последних руководствах ее называют флористико-социологическим подходом).

В чем же секрет столь победоносного шествия направления Браун-Бланке? Почему оно, родившись в самых "недрах" организмизма (на дискуссии в "The Botanical Review" его представители еще выступали как антагонисты сторонников континуума), так легко вписалось в новую парадигму, проиллюстрировав диалектику отрицания, когда новое впитывает все ценное от старого, а не создается на его обломках?

Во-первых, Ж. Браун-Бланке положил в основу методологии классификации редукционизм, т. е. сведение непрерывности к дискретности. Это достигается за счет выбраковки как во время аналитического (полевого) периода исследования, так и во время синтетического этапа обработки тех сочетаний видов, которые представляют "социологическую смесь".

Типы он понимал как ядра атомов, а "смеси" - как электроны, траектории которых пересекаются с траекториями электронов соседних атомов. Другой вопрос, насколько всегда удавалось отличить "ядра" от прочих сочетаний видов и существует ли в природе это различие, но сторонники флористических классификаций с самого начала отрицали возможность включения в классификацию всех сложившихся сочетаний популяций. Выделяемые единицы, таким образом, рассматриваются как некие "узлы" многомерной системы вариации растительности, подобные узлам в рисунках кристаллической решетки, а весь континуум растительности заполняет это пространство, и, естественно, далеко не все сообщества могут быть отнесены к установленным единицам, часть их (причем, как показывают количественные исследования, иногда весьма значительная часть, занимающая в природе площади большие, чем площади сообществ, которым посчастливилось попасть в "узлы") является так называемыми переходами. В этом плане весьма характерны высказывания крупного польского фитоценолога В. М. Матушкевича, который составил оригинальный определитель растительных сообществ Польши, работающий по тому же дихотомическому принципу, что и любой определитель растений. Матушкевич, в частности, пишет, что по составленным им ключам нельзя определить любое сообщество, но любое сообщество можно синтаксономически интерпретировать, т. е. показать, в переход между какими "узлами" оно вписывается.

Во-вторых, достоинством системы является использование флористических критериев, которые универсальны и применимы в любом типе растительности, а стало быть, позволяют в одной и той же системе рассматривать любую растительность - от тропических лесов до сообществ пустырей. Это очень удобно и обеспечивает высокую сравнимость различных разделов классификации, представляющих разную растительность. Как ни парадоксально, но флористические критерии несравненно ближе к экологическому континуальному видению растительности, чем к организмистскому, где совершенно логично, поверив в целостность сообществ и в организующую роль его лидеров-эдификаторов, строить классификацию именно на их основе. Таким образом, зародившись в недрах организма, классификация Браун-Бланке была как бы потенциально готовой для вступления в новую парадигму.

Наконец, третьим достоинством этой системы являются удачное использование опыта систематики растений, откуда заимствована логика правила номенклатуры (принцип приоритета), иерархическая форма классификации и т. д.

Поскольку фитоценозы в отличие от растений нельзя засушить в гербарий, гербарные листы как основной материал, с которым работает систематик и которым документирует свои предложения, заменен на геоботанические описания. Не только для обработки, но и для публикации ее результатов у браунбланкистов разработаны строгие правила, обеспечивающие документацию выделяемых синтаксонов конкретными описаниями, упорядоченными в специальные фитоценологические таблицы. Это позволяет соглашаться с автором статьи или книги или, не соглашаясь с ним, заново перерабатывать опубликованные фитоценологические таблицы. Заметим, что последнее случается довольно часто, так как классифицирование растительности - процесс весьма сложный.

Сегодня школа Браун-Бланке уже никак не может быть представлена как некое единое русло. Она разбилась на множество более или менее самостоятельных (хотя и связанных многими временными и постоянными ручьями, которые делают всю систему взаимодействующей!) протоков, напоминающих дельту. Но все протоки направлены в одну сторону - к созданию классификации на экологической основе при использовании в качестве индикаторов условий среды флористического состава сообществ.

Мы уже говорили, что флористическое богатство сообщества (альфа-разнообразие) может быть очень высоким, и потому оперировать при классификации всегда отбирается минимальное число

необходимых признаков, отличающихся высокой информативностью, и на этом основании строится система, а все прочие признаки, если и используются, то только при характеристике установленных групп. В высшей степени неразумно было бы при классификации кошек учитывать у них число лап, зубов, наличие глаз и ушей и т. д. Видимо, существенными и информативными для разбиения популяций кошек на группы, соответствующие их породам или их гибридам, могут быть только длина шерстного покрова, размер взрослых животных, цвет глаз, окраска шерсти и т. д. Чтобы отобрать эти признаки, необходимо выполнить соответствующую обработку и вначале установить, что признаки встречаются не настолько часто, чтобы можно было предположить, что они присущи всем животным, и не настолько редко, чтобы считать, что если даже эти признаки существенны, то все равно нельзя понять, о чем они говорят. Из оставшейся группы признаков далее отбирают существенные, на основании которых можно делить всю совокупность изученных кошек на группы.

Примерно так же действуют и сторонники Браун-Бланке, использующие очень простой, но надежный и информативный метод фитоценологических таблиц. Вначале составляют так называемую валовую таблицу, в которой по горизонтали выписаны все встреченные виды (признаки), а по вертикали - описания (объекты). Далее исключаются из поиска критериев классификации все виды, встречающиеся слишком часто и слишком редко, а потом из оставшихся видов средней встречаемости подбираются группы со сходным распределением в таблице, которые, как правило, отражают (индицируют) различные варианты условий среды. Затем по соотношению этих групп выделяют и группы объектов - описаний. Действует принцип, который можно назвать тройной верностью видов: если виды верны общей среде (скажем, встречаются чаще при мокрых и слабосолончаковатых почвах при отсутствии выпаса), то верны друг другу (сходство отношения к среде проявляется и в сходстве распределения по различным местообитаниям) и определенной группе сообществ, которая и будет типом, называемым до того, как будет определен его ранг (т. е. решено, что это новая ассоциация или субассоциация) фитоценоном.

Для такой классификации используется специальный прием переупорядочивания строк и столбцов таблицы. Теперь уже появилось множество компьютерных программ, но большинство фитоценологов предпочитают именно метод таблиц, так как он... дает лучшие результаты. Молодой словацкий фитоценолог Л. Муцина объяснил это тем, что поскольку классифицируется континуальный объект, то и группы видов (виды индивидуальны по своей экологии, и их сходство всегда относительно и проявляется лишь в той совокупности сообществ, которые представляют включенные в обработку описания!), и группы сообществ (пробные площади представляют лишь результат редукции континуума, а не истинно дискретные сообщества) выделяются с определенным элементом условности. Фитоценолог, если он хороший натуралист, знающий природу, в тех случаях, когда возникает сомнение о включении или невключении сообщества в группу, пользуется значительной априорной информацией - о географических и экологических особенностях видов, о внешнем облике (физиономии) сообществ, о динамических связях их и т. д. Компьютер, как метко подметил Г. Вальтер в изданной недавно на русском языке монографии "Общая геоботаника" (1982), не может мыслить критически.

Этот тип обработки носит название синтетического. Он следует за аналитическим этапом - описанием пробных площадок, которые представляют условные конкретные фитоценозы.

После того как установлены фитоценозы, из них, как из кирпичей, строят иерархию синтаксонов, причем согласовывают полученные результаты с ранее созданными классификационными схемами для смежных районов. Согласование возможно за счет того, что результат классификации излагается не чисто словесно, но обязательно строго документируется специальными фитоценологическими таблицами, которые содержат по несколько описаний на

каждый установленный синтаксон.

Создаваемая иерархия является открытой системой, в которую включается все новый и новый материал - выделяются новые субассоциации, ассоциации, порядки и т. д. При этом происходит процесс, называемый синтаксономическим скольжением, когда выделенные ранее ассоциации становятся союзами, союзы - порядками, порядки - классами и т. д. В результате увеличивается общая сложность системы. Укрупненность единиц в первом приближении всегда неизбежна, так как это лишь стартовая точка для начала многолетнего синтаксономического скольжения, которое будет происходить при переобработках данного материала при сравнении его с обработками смежных территорий или при появлении новых описаний растительности данного района.

На синтаксономическом этапе очень велика роль такта исследователя, т. е. его субъективного видения создаваемой иерархии. Для одной и той же совокупности растительности может быть предложено две схемы, и это никого не удивляет, обе они оказываются правомочны, так как документированы конкретными описаниями и потому могут быть легко сопоставлены. Далее в ходе исторического развития школы происходит то, что называется в современной науке методом экспертных оценок. Не вступая в особо жаркую полемику и внимательно изучая различные способы построения синтаксономической иерархии для данной растительности, исследователи выбирают ту схему, которая кажется им более правильной. За счет этого накапливающегося коллективного опыта система становится все более и более согласованной, "выживают" только те синтаксоны, которые "понравились" многим коллегам. Такая "демократия" в синтаксономии дает очень хорошие результаты, и именно эта привлекательность результатов, которые ныне выросли в развитые классификационные системы для растительности Европы, Японии, Австралии, многих районов Африки и т. д., объясняет "агрессивность" классификационного подхода Браун-Бланке, который сегодня практически стал единым международным синтаксономическим языком, аналогичным по значимости системе видов К. Линнея.

Для того чтобы объяснить, как работает направление Браун-Бланке, приведу две аналогии. Создание системы подобно игре ансамбля диксиленд, где задан ритм, проиграна система, указана тональность, а далее музыканты могут импровизировать как угодно, но не выходя за рамки этих "параметров". Это полная противоположность симфоническому оркестру, где музыканты уткнули носы в пюпитры с нотами и, кроме того, достичь полной слаженности им помогает палочка дирижера. Естественно, что было бы неплохо на этих "симфонических" принципах построить работу классификаторов растительности, но это практически невозможно. Субъективизм первых этапов исследования - произвольность выделения сообществ, такт исследования при синтаксономическом анализе и т. д. делают более целесообразным именно "импровизационный" стиль, который прошел апробацию историей и утвердил себя.

Поскольку природе растительности не присуща иерархия, признаки, на основании которых выделены синтаксоны высшего ранга, иногда, увы, бывают выражены довольно слабо у конкретных сообществ, которые сгруппированы в низшие единицы. В этом проявляется отличие от системы видов растений, где, скажем, признаки цветка бобовых с характерным разделением на пять лепестков (два сросшихся в лодочку и три отдельных - два весла и парус) со спайнолепестной чашечкой, десятью тычинками и одним пестиком присущи всем видам, включенным в семейство. Если представить, что все виды бобовых расположены рядом на какой-то гигантской тарелке и посмотреть, какое положение по отношению к этой совокупности занимают диагностические признаки семейства, то окажется, что каждый из них охватывает всю совокупность, т. е. как бы подобен блину, способному закрыть всю тарелку, а поскольку признаков много, эти блины образуют стопку. Если проткнуть спицей стопку над каждым видом,

то спица пройдет через каждый признак, будь то характер венчика, чашечки, число тычинок и т. д.

В синтаксономии положение совсем иное. Если также собрать все ассоциации, скажем одного класса, и посмотреть, как выражены признаки (диагностические виды) класса в конкретных сообществах, то эти признаки окажутся подобием не стопки блинов, а крыши из ровного толя, над некоторыми сообществами "толя" будет несколько слоев, над некоторыми - один-два, а другие просто окажутся под "дырками" - признаки класса в них вовсе не выражены. В этом случае на синтаксономическое решение окажет влияние отсутствие признаков других классов, а также указанные Л. Муциной сопутствующие экологические, географические, физиономические и динамические критерии, которые помогают установлению синтаксонов на основе флористических единиц.

Длительное время обсуждая классификационный подход Браун-Бланке, я пи разу не упомянул такой традиционный элемент платформы его сторонников, как характерные виды. В идеале характерные виды присущи только данному синтаксону и отсутствуют (или встречаются с явно меньшим постоянством) в других. Концепция характерных видов была очень хороша тогда, когда знания по синтаксономии были ограничены и хорошо "работали" в пределах одной небольшой области или даже страны, подобной Польше или Чехословакии. Когда же началось сопоставление списков характерных видов, представляющих одни и те же высокие синтаксономические ранги в разных странах, выявился редчайший разнобой.

Концепция характерных видов, по всей вероятности, является явно "регрессивным" элементом направления, и появился целый ряд исследователей, которые не различают характерные виды от видов дифференцирующих, которые диагностируют синтаксоны, не будучи для них характерными, а лишь заходя в них частями своих географических ареалов. Часто характерные виды одного синтаксона в смежном синтаксоне играют роль дифференцирующих.

Большинство фитоценологов ЧССР (Дж. Моравец, Р. Нейхаузел, Э. Булатова-Тулачкова, А. Юрко и др.) полностью отказались от различения дифференцирующих и характерных видов, так как последние, как правило, являются локальными и в разных частях ареала класса его характерные виды неодинаковы. В своей практике автор и его единомышленники не используют характерные и дифференцирующие виды и оперируют единым блоком диагностических видов.

Было бы чрезмерно оптимистичным считать флористический "диксиленд" неким абсолют, но на сегодняшний день нет другой системы, которая была бы настолько разработана и общепринята, как эта. И если уж принимать классификацию как неизбежность, естественность которой не более чем "философский камень", то наиболее целесообразно остановиться именно на системе Браун-Бланке - экологичной, строгой по форме выражения результата, с достаточно крупными единицами. Это также немаловажно, так как если ассоциаций будет столько, что в них нельзя ориентироваться, то они вряд ли нужны. Здесь же множество синтаксонов вполне обозримо и, несмотря на уже наметившиеся расхождения объема ассоциации в разных странах в силу документированности ассоциаций, понимание этим не нарушается. В ГДР, к примеру, ассоциации несколько более дробные, чем в Польше. В Польше установлено 232 ассоциации (по В. Матушкевичу), а в ГДР - 470 (по Р. Шуберту). Но в это разнообразие входят леса, луга, болота, степи, полевые сообщества, группировки разного рода пустырей и т. д. И более укрупненная система ассоциаций Польши, и более детализированная система ассоциаций ГДР вполне обозримы и удобны для практического использования.

Глава 13. Тернистым путем (Метод Браун-Бланке в СССР)

Классификационная школа Браун-Бланке успешно ассимилировала все европейские фитоценологические школы вплоть до границ СССР, вышла на простор анализа растительности обоих Американских континентов, Африки и Австралии. Ныне этот поход успешно распространяется и в нашей стране, но путь его пролегает по узким и тернистым тропам, сжатым твердыми скалами традиционных для отечественной фитоценологии подходов доминантной классификации. Он утверждает свое право на жизнь в острых дискуссиях, и без краткой характеристики противодействующего ему доминантного подхода к классификации будет довольно трудно понять и объективную необходимость замены сложившегося в нашей стране классификационного подхода новым, и те сложности, которые возникают в связи с развитием этого процесса.

Долгие годы классификация растительности СССР развивалась под влиянием идей В. П. Сукачева, который, взяв за основу построения крупного финского фитоценолога А. К. Каяндера, создал свою систему типов леса.

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

Однако эффект "запечатления" первого объекта, напоминающий обычную в этологии ситуацию, которая заставляет утенка бежать за движущимся спичечным коробком на веревочке, если он увидит его первого, когда вылупится из яйца, и примет за мать, сместил принципы классификации лесной растительности на луговую, стенную и даже на сегетальную растительность пашен. Сходства между лесами и травяными сообществами было мало - доминанты лугов или степей менялись во времени в циклах сезонной и многолетней изменчивости и были очень слабыми виолентами, потому мало влияли на состав видов-спутников. Произошло то, что С. В. Мейен называет "нарушением областей типологической экстраполяции": принципы, уместные для классификации лесов, оказались абсолютно непригодными для классификации лугов или сегетальной растительности.

Ассоциаций на лугах, если встать на формальный путь комбинирования доминантов, можно выделить очень много. Добросовестный исследователь может на небольшом участке насчитать их многие сотни, хотя обычно в этом случае их не характеризуют и не перечисляют, а оперируют следующим по рангу синтаксоном-формацией, о котором речь пойдет ниже.

В 1971 г. во время заседания секции классификации лугов на III Всесоюзной конференции по классификации растительности в Ленинграде делала доклад фитоценолог из Якутска А. Я. Пермякова, рассказывающая о лугах поймы сравнительно небольшой реки Яны. На стене висела таблица, где было указано свыше 100 формаций. Я как раз в этот день председательствовал и задал вопрос докладчику: "А почему Вы не выделили ассоциаций?" Пермякова ответила, что ассоциации она выделяла, но их очень много и нет времени перечислить. На вопрос, сколько ассоциаций приходится на одну формацию, она ответила, что не меньше десяти. "Так что же, у Вас свыше тысячи ассоциаций?" Последовал ответ, что не меньше, но что ее классификация

очень помогает колхозу организовать сенокосное хозяйство и труженики села благодарили за оказанную помощь. Ответы А. Я. Пермяковой вызвали смехок в зале, так как понятно, что никакая практика не может оперировать с системой, где количество единиц свыше тысячи...

В разные годы одно и то же сообщество надо относить к разным ассоциациям. Л. М. Сапегин, специально изучавший этот вопрос, показал, что за пять лет наблюдений на на одном из 10 отобранных им участков не сохранился состав доминантов и, строго следуя принципу классификации на основе обильных видов, каждое сообщество нужно было бы переименовывать (менять название ассоциации) от 3 до 5 раз.

Не лучше обстояло дело и с формациями. Применительно к лесам, где впервые стали выделять формации: ельники, сосняки, пихтарники, черноольшаники, эта единица также не была идеальной, так как формации разных видов оказываются несопоставимыми. Сосняки распространены едва ли не по всей территории СССР (если исключить крайний юг и крайний север), сосна может расти на известковых отложениях, на болотах, на боровых песках, в прочих совершенно различных по экологии местообитаниях, а черноольшаники связаны лишь с умеренной полосой европейской части СССР и строго приурочены к богатым болотистым почвам. Тем не менее у формаций в лесной растительности есть определенные достоинства: все ее сообщества легко опознаются в природе по преобладанию одного и того же вида дерева.

Формации в луговой растительности очень различны по своему экологическому и географическому ареалу. У видов, которые распространены в узком диапазоне условий среды, они могут быть достаточно информативными экологическими единицами. Например, формация лисохвоста вздутого объединяет луга влажных слабосолончаковатых почв, формация костра безостого - сообщества прирусловой части пойм, где обильно ежегодно отлагается наилок и т. д.

В то же время многие луговые виды (пырей ползучий, ячмень короткоострый), как и сосна лесная, имеют очень широкие экологические амплитуды, и тогда в их формацию попадают луга совершенно различной экологии. Экологическая необъятность многих луговых формаций породила уже почти тридцатилетний опыт улучшения их системы, причем привязанность к этим единицам у некоторых исследователей воистину достойна удивления. О естественности формации писал Е. М. Лавренко в 1982 г., а Г. П. Павлова в изданной в 1981 г. монографии о лугах Южной Сибири, ссылаясь на работы И. Х. Блюменталя, продолжает наделять этот синтаксон всеми возможными добродетелями и утверждать, что формация - это филогенетическое единство со своеобразным типом биогеоценотического процесса. И все эти утверждения являются абсолютно беспочвенными и декларируются без каких-либо обоснований.

Некоторые исследователи (Е. П. Матвеева) стали дробить такие формации пополам и разные субформации относить к разным вышестоящим единицам. Однако такие "формациядробители", добиваясь экологической стройности, вступали в противоречие с правилами логики и даже просто здравого смысла. Получалась ситуация примерно такая, как если бы одну область отнесли сразу к двум союзным республикам или один колхоз - к двум административным районам. Дробителей формации, естественно, критиковали, но их оппоненты пытались, следуя правилам логики, целиком относить формации-великаны к соответствующим классам и тогда вступали в противоречие уже с требованиями экологии. Такой ситуации соответствует выражение "нос вытащил - хвост завяз".

Кроме экологической неопределенности, формации травяной растительности обладают и тем же недостатком, что и ассоциации: вследствие смены доминантов год от года меняется и формация, к которой нужно относить одно и то же сообщество. Тот же Л. М. Сапегин показал, что из 10 изученных им сообществ в течение пяти лет каждое побывало в нескольких формациях. Таким

образом, формация в луговой растительности отличается от доминантной ассоциации только тем, что число формаций сравнительно невелико и получаемая система оказывается обозримой.

Приемлемые для лесной растительности подходы оказались негодными для классификации лугов (хотя это случилось лишь потому, что фитоценологи, естественно, стремятся к единой системе, в рамках которой можно рассматривать любую растительность). Однако это были еще только "цветочки", а "ягодки" нарушения правил типологической экстраполяции созрели лишь тогда, когда те же принципы были продвинуты вплоть до растительности пашен. Н. С. Камышев, М. В. Марков и А. А. Часовенная предложили выделять формации ржи и пшеницы (уже эти-то доминанты вообще имеют ареалы, определенные волей человека и экономической конъюнктурой, и никак не могут определять состава прочих видов, которые либо многолетники, удерживающиеся на разных фазах севооборота, либо однолетники с банком семян, состав которых определяется типом почвы) и ассоциации, подобные разнотравно-кукурузной и хвощово-пшеничной. Очевидно, что такие единицы носили чисто пародийный характер по отношению к лесным формациям и ассоциациям типа ельников, сосняков, сосняков-беломошников или ельников-черничников. Еще более пародийными выглядели высшие единицы такой системы, показывающие, что если Шенников использовал принципы Сукачева на лугах, то агрофитоценологи заимствовали принципы Шенникова для классификации пашенных сообществ.

Так, А. А. Часовенная в своем учебнике "Культурфитоценология", в частности, предлагала такие высшие единицы для классификации агрофитоценозов, как, например, группы агроформаций крупнозлаковых, крупнотравных, низкотравных и т. п. культур, повторяя известную классификацию лугов Шенникова, которая была предложена им в 1935 г.

Само собой разумеется, что "ягодки" были по вкусу далеко не всем, но значительная часть фитоценологов в эти годы отмахивалась от пашенной растительности, и она была отдана целиком на откуп Н. С. Камышеву, М. В. Маркову, А. А. Часовенной и их сравнительно немногочисленным ученикам. Литовского ботаника А. С. Станцявичуса, на одном из совещаний по агрофитоценологии выступившего против такого рода классификаций, попросту не стали слушать.

Об отношении к агрофитоценологии в эти годы может многое сказать такой эпизод. Однажды я встретил в Ботаническом саду, где расположен Ботанический институт им. Комарова, замечательного лесного геоботаника С. Я. Соколова, который до последних своих дней отличался редким чувством юмора. Сергей Яковлевич попросил проводить его (он жил тут же, на территории сада) и заодно рассказать о том новом, что сейчас делается в геоботанике. Последние годы жизни Соколов был связан с дендрологией.

Я сказал ему, что появилась новая наука - агрофитоценология, а далее произошел такой диалог.

- А что это такое?

- Наука о пашенных сообществах.

- А зачем это?

- Как зачем? Раньше говорили "поле пшеницы", а теперь говорим "пшеничная формация" или, еще точнее, "разнотравно-пшеничный агрофитоценоз".

- Спасибо, милый, что подсказал. А то я, старый, приеду в колхоз, да и ляпну перед колхозниками, что это поле пшеницы, а они, глядишь, и засмеют меня.

Самым резким критиком доминантной системы применительно к классификации лугов был Л. Г. Раменский (до тех классификаций агрообществ, которые построила А. А. Часовенная,

Раменский не дожил и не смог обрушить на них свой яркий дар остроумной полемики). В фундаментальной монографии "Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель" в 1938 г. Раменский писал: "Обычный шаблонный путь геоботаников таков: идя по линии наименьшего сопротивления, группируют фитоценозы в ассоциации, характеризующиеся грубым соотношением 2-4 господствующих видов растений. Отдельные списки, вошедшие в эти формальные группы, всегда значительно отличаются друг от друга, исследователь просто отмахивается от этого досадного обстоятельства, зачисляя все виды, свойственные малому числу ценозов, в случайные... В дальнейшем ассоциации также в значительной мере формально, по господствующим растениям объединяются в группы ассоциаций, в формации и т. д." (с. 255).

В 1952 г. в одной из своих последних статей Л. Г. Раменский посвящает этому вопросу специальный раздел - "Недостаточность доминантов для определения ассоциации", а в разделе "Основания систематизации биогеоценозов" пишет: "В повседневной практике геоботанических исследований принято обобщение конкретных ценозов в "ассоциации" по признаку преобладания 1-4 видов растений. Выделенные таким образом ассоциации становятся основными кирпичиками построения классификации. Ассоциации охотно наделяются возможными добродетелями - их филогенетической древностью, определенной структурой, тесной связью с условиями среды... Доминанты - слишком узкая база для формирования основных единиц растительности".

Критика классификации А. П. Шенникова особенно оживилась в начале 60-х годов, и особую роль в этом сыграл выход в 1959 г. монографии Л. И. Номоконова "Пойменные луга Енисея". Это была солидная монография, выпущенная под редакцией А. П. Шенникова в строгом соответствии с предложенными им принципами классификации лугов. Она имела (как, впрочем, и другая, вышедшая несколько позже монография Л. И. Номоконова - о пойменных лугах Верхней Лены) одно преимущество над всеми прочими монографиями сторонников доминантной классификации лугов: в книге в качестве приложений были приведены конкретные описания установленных синтаксонов. Это дало редкую возможность анализировать классификацию, так как обычно сторонники доминантных классификаций ограничиваются чисто текстовой характеристикой выделенных единиц и проверить их реальное соответствие природе невозможно. Материал оказывается как бы накрепко "зашифрованным" субъективностью представлений, и кодом для расшифровки владеет только его автор.

Мне посчастливилось слушать последний курс фитоценологии, который читал А. П. Шенников, и я знал, насколько он далек от уверенности в непогрешимости своих принципов. На вопросы он часто отвечал своим любимым словом "покамест", считая, что, конечно, классификацию надо развивать, и, как будет показано ниже, к концу жизни он с явной симпатией отзывался о работах направления Браун-Бланке. Шенников был прекрасным экологом и исследователем с очень гибкой логикой.

Л. И. Номоконов, будучи учеником Шенникова, применил принципы классификационной системы достаточно формально, но абсолютно последовательно. Он получил результат, который был способен полностью разочаровать в принципах классификации Шенникова, тем более что все мы в эти годы читали работы Раменского и потому были морально подготовлены к критике. Л. И. Номоконов выделил многие сотни ассоциаций, причем практически новой ассоциацией было каждое геоботаническое описание. Он сгруппировал свои ассоциации в очень дробную и довольно формальную иерархию, различая многочисленные группы формаций крупнозлаковых, мелкозлаковых, крупноразнотравных и т. п. групп формаций лугов, причем размер растений сплошь и рядом оказывался признаком, который был лишен экологического содержания, и сами "крупные" и "мелкие" злаки в одном и том же сообществе могли развиваться в разные годы.

Работая в области классификации луговой растительности, я тщательно проанализировал работу Номоконова, потом мы обсуждали ее совместно с В. С. Платовым. После многочасовых обсуждений мы опубликовали в "Ботаническом журнале" развернутую критическую рецензию на монографию Номоконова, чем наделали много шума, так как выступление совсем еще молодых исследователей против монографии маститого специалиста, да еще опирающегося на авторитет А. П. Шенникова, многим не понравилось.

Классификационный подход Браун-Бланке был известен советским фитоценологам довольно плохо и длительное время отвергался ими, как плод, зачатый не с тою молитвою. Даже А. А. Ниценко выступил в 50-х годах с критической статьей, где обвинил метод Браун-Бланке в наличии порочного круга. По его мнению, для того чтобы установить ассоциации, надо было знать ее диагностические виды, а чтобы установить диагностические виды - знать предварительно ассоциации. Сама по себе идея сопряженного установления групп видов и групп сообществ (эти методы в количественной геоботанике называются методами RQ) была для А. А. Ниценко совершенно непонятна, и этот исследователь, обладавший необыкновенной "цепкостью" в научных вопросах и очень быстро находивший любые сбои в логической цепи, на этот раз явно промахнулся.

Неоднократно писал о методе Браун-Бланке А. П. Шенников, причем его отношение к методу менялось, и если в предвоенные годы отзывы носили резко отрицательный характер, то в последних работах, напротив, проявилась бесспорная симпатия.

В своей последней работе - "К созданию единой естественной классификации растительности" - Шенников писал: "...изучение растений, их сообществ и местообитаний в экологическом отношении производится зарубежными фитоценологами очень успешно, и в это дело очень заметный вклад вносится самим Браун-Бланке и многими его последователями (Элленберг, Тюксен, и др.)". И далее: "Из метода Браун-Бланке нам полезно усвоить максимально тщательный учет флористического состава и выявление видов и групп, характерных... в смысле показательности их для экологической характеристики биотопов... Нам непременно следует публиковать подробные сводные таблицы описаний фитоценозов, как это делается иностранными фитоценологами, а не ограничиваться общими характеристиками".

Интерес к методу Браун-Бланке оживился в 60-е годы, когда атмосфера периода смены парадигм и приход в науку значительного количества молодых исследователей во многом расширили сферу интересов нашей фитоценологии. В 1961-1962 гг. несколько месяцев в Ленинграде находился видный словацкий фитоценолог М. Ружичка, который выступил с серией докладов о методе Браун-Бланке на семинаре отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова и смог заинтересовать этим методом многих. Первой его апробировала З. В. Карамышева применительно к казахстанским степям и опубликовала соответствующую статью в "Ботаническом журнале". Затем появилась аналогичная статья о классификации сосновых лесов, которая была написана Л. П. Рысиным и Т. В. Коваленко. В уже упомянутой монографии В. Д. Александровой "Классификация растительности" содержался подробный разбор состояния, принципов и методов школы Браун-Бланке. В 1971 г. в Ленинграде на III Всесоюзной конференции по классификации растительности метод Браун-Бланке, что называется, витал в воздухе, и в новое определение ассоциации был включен критерий "ядро сопряженных видов", хотя пока еще сохранялся и параллельный критерий сходства состава доминантов, что, естественно, несло в себе немалый элемент эклектики и было инерционным (предлагалась доминантно-детерминантная трактовка ассоциации).

На конференции был создан совет из пяти редакторов, которому было поручено курировать издание книг с обязательным включением фитоценологических таблиц. Казалось бы, сложилась самая благоприятная атмосфера для перенесения опыта направления Браун-Бланке на советскую

почву, но комиссия по классификации растительности, которую возглавляли В. Д. Александрова и З. В. Карамышева, проявила поразительную бездеятельность и последующие четвертая и пятая конференции по классификации были посвящены вопросам картографии. Проблема классификации оказалась в загоне, т. е., теоретически выступая за необходимость работы в этом направлении, руководители комиссии по классификации Всесоюзного ботанического общества на практике сами предпочли остаться на старых позициях, что и определило в дальнейшем их отношение к методу Браун-Бланке.

Наступило затишье, хотя в Москве метод пропагандировал крупнейший знаток классификаций О. С. Гребенщиков, у которого получили навыки классификации К. О. Коротков, а также Л. А. Швергунова и другие московские фитоценологи с кафедры биогеографии, которую возглавлял А. Г. Воронов. Работали в области применения флористических классификаций литовские фитоценологи под руководством М. П. Наткевичайте-Иванускене.

К началу 80-х годов в стране работали уже десятки фитоценологов, которые использовали флористический подход, и возникла необходимость обменяться мнениями и перевести классификацию на новый качественный уровень - от выделения безранговых фитоценонов перейти к строгому синтаксономическому анализу и созданию классификации разных типов растительности СССР на флористической основе. Эту задачу решила VI Всесоюзная конференция по классификации растительности, которая состоялась в Уфе в 1981 г. Всего на конференции было представлено больше 100 докладов практически из всех научных центров страны, она была самой представительной из числа трех последних конференций по классификации растительности.

Комиссия по классификации возражала против вынесения на всесоюзное обсуждение проблемы флористической классификации, считая, что наша фитоценология еще для этого не созрела. После завершения конференции наступил период горячих дискуссий, в которых приняли участие В. Д. Александрова, Е. М. Лавренко, В. И. Василевич, З. В. Карамышева, Е. П. Матвеева, Н. П. Гуричева.

Нормы дискуссии были вполне демократичными, выступать в печати могли обе стороны (хотя и в разных журналах - советские браунбланкисты печатались в московском "Бюллетене МОИП", "Журнале общей биологии", в "Украинском ботаническом журнале", "Биологических науках", а оппоненты - в ленинградском "Ботаническом журнале"). Печатали свои работы советские сторонники флористической классификации и в чешском журнале "Folia geobotanica et phytotaxonomica", центральном органе Международного общества по изучению растительности - журнале "Vegetatio". Дискуссия принесла несомненную пользу и способствовала сплочению рядов сторонников нового для нашей страны подхода и подхлестывала их в деле освоения опыта зарубежных коллег.

В последние годы в нашей стране и за рубежом был опубликован ряд интересных работ в русле направления Браун-Бланке. Достаточно назвать монографии "Луга Нечерноземья" (1984, группа московских фитоценологов во главе с Л. В. Швергуновой), "Луга юга Дальнего Востока" (1985, Г. Д. Дымина), "Сегетальные сообщества Башкирии" (1985, автор и группа уфимских фитоценологов) и, наконец, коллективную монографию "Классификация растительности СССР" (1986), в написании которой приняли участие свыше двадцати фитоценологов из различных научных центров СССР. Эта книга явилась первым крупным успехом координации исследований советских фитоценологов на основе использования единых принципов и методов флористической классификации растительности.

Заканчивая рассказ о трех сложностях, с которыми сталкивается распространение классификационного подхода Браун-Бланке, пригодного в силу своей универсальности для

систематизации любой растительности и, кроме того, открывающего перспективы самого широкого международного сотрудничества, следует сказать еще о двух факторах, которые влияют на этот процесс.

В. Уиттекер говорил об экологии экологов, определяющие выбор классификационных критериев. Следует добавить к этому еще и плотность экологов, т. е. применительно к обсуждаемому вопросу плотность фитоценологов. В странах Западной Европы, где зарождался и развивался флористический подход, площадь растительности, приходящаяся на одного фитоценолога, несравненно меньше, чем в нашей стране с ее гигантскими просторами естественной растительности, полей, пастбищ, и т. д. По данным на 1984 г., во Всесоюзном ботаническом обществе в СССР значится 1551 геоботаник, но вряд ли 1/10 этого числа занимается вопросами классификации. Большинство геоботаников, чувствуя бесперспективность доминантного подхода с его субъективизмом (да еще и при отсутствии стимула к детальному изучению флоры, так как для классифицирования по доминантам достаточно знать сравнительно немного обильных видов, а прочие - как придется), охотно мигрировали в область исследований демографии растений, биоморфологии, экологической физиологии. Только сейчас начинается повторный приток молодых сил к чисто фитоценологической проблематике и, учитывая, что в первом приближении с использованием малотрудоемкого доминантного подхода растительность СССР в основном охарактеризована, создаются предпосылки для ее детального исследования с использованием флористического подхода, который, естественно, более трудоемок и требует концентрации усилий многих исследователей, их постоянной координации. Итак, повышение "плотности фитоценологов" - обязательное условие широкого развития флористического подхода.

Второй фактор - это сотрудничество в рамках СЭВ. Фитоценологи ГДР, ЧССР, Польши, Румынии, Венгрии - последовательные сторонники флористического подхода, которые очень заинтересованы в его развитии на территории нашей страны, так как это позволит им лучше понимать собственную растительность. Ареалы многих синтаксонов, установленных в этих странах, пересекают государственную границу СССР, и без соответствующих публикаций с фитоценологическими таблицами решение этой задачи для них невозможно.

Фитоценологи ГДР Х. Пассарге, Р. Шуберт, Э. Егер, Э. Майн и др., посещая территорию нашей страны, неоднократно проводили описания фрагментов ее растительности и публиковали статьи, где характеризовались ассоциации и более высокие синтаксономические категории растительности СССР, установленные в соответствии с требованиями флористического подхода. Интересные статьи Р. Шуберта с сотрудниками о лесах и степях Башкирии являются своего рода эталонами обработки и Помогают советским фитоценологам лучше почувствовать масштаб разбиения континуума на ассоциации в соответствии с традициями Браун-Бланке.

Флористические классификации растительности СССР вызовут серьезные перестройки в уже сложившейся системе, так как многие виды, которые там ныне значатся как характерные, потеряют право носить этот эпитет. К примеру, как характерный значится в классе лугов *Molinio-Arrhenatheretea* - мышиный горошек, но на территории нашей страны и в Монголии он входит в совершенно иные сообщества. Большинство сообществ степей расположено именно на территории СССР, и потому их обработка изменит представления и о степном классе *Festuco-Brometea*. Многие виды разных классов вследствие континентальности климата на территории нашей страны окажутся совмещенными в одних сообществах. Но открытость системы Браун-Блинке заставит учитывать всю эту новую информацию и влияние ее будет так велико, что возможны самые серьезные перестройки системы, вплоть до "синтаксономической революции". Как пойдут эти процессы, покажет время, причем в целом все прояснится уже через какие-то пять-десять лет. Так что можно надеяться, ждать осталось совсем недолго.

Глава 14. Архитектор - климат

(Физиономические системы)

Дифференциация ниш и местообитаний приводит к особому положению каждого вида в сообществе. Несхожесть видов, о которых Л. Г. Раменский весьма образно писал, что это "не рота солдат, шагающих в ногу", является причиной формирования растительного континуума. И тем не менее в природе есть процесс диаметрально противоположной направленности - интеграция всего разнообразия видов в достаточно ограниченное число эколого-биологических типов, которые называют жизненными формами. Жизненная форма - это комплекс морфологических и анатомических признаков, которые отражают адаптированность растения к условиям среды.

Деревья, мезофильные кустарники, пустынные кустарнички, травы - все это примеры жизненных форм. Количество систем жизненных форм очень велико, и предложены системы с какой угодно степенью детальности и с любым диапазоном охвата разнообразия растений. Одну из самых популярных даже и в наши дни систем жизненных форм в начале XX столетия предложил К. Раункиер, который поставил во главу угла локализацию многолетних зимующих органов - почек возобновления или семян (у однолетников). Система Раункиера претерпела некоторые изменения и дополнения, однако в основном дошла до наших дней почти целиком (рис. 17).

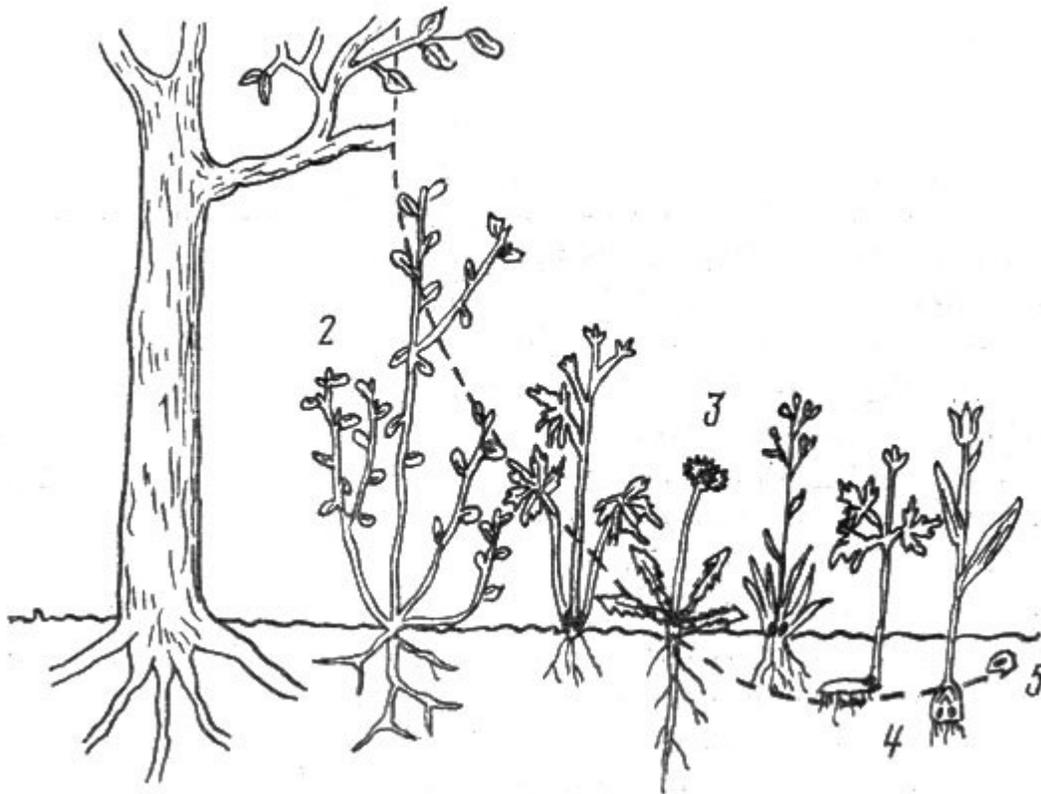


Рис. 17. Жизненные формы по Раункиеру (по: [Васильев и др., 1978]). 1 - фанерофиты; 2 - хамефиты; 3 - гемикриптофиты; 4 - геофиты; 5 - терофиты; черным показаны зимующие почки возобновления, пунктиром - линии их расположения

Фанерофиты - растения, почки возобновления которых находятся выше уровня снежного

покрова. Это деревья, высокие кустарники, лианы. Понятно, что зимовать на такой высоте почки могут только в условиях сравнительно мягкого климата либо в более жестком климате, но в этом случае растения должны быть очень холодостойкими.

Хамефиты - растения с почками возобновления, которые расположены в приземном слое 25 см. Как правило, это кустарнички и полукустарнички, Эта жизненная форма характерна и для холодных территорий, и для сухих и жарких районов земли.

Гемикриптофиты - многолетние травы, их почки возобновления находятся на уровне почвы. В умеренных широтах они всегда покрываются снегом и потому хорошо защищены от действия зимних холодов.

Геофиты - многолетние травы с почками возобновления в земле (корневищные, луковичные). Это растения с наиболее надежной защитой от сурового климата - как жаркого, так и холодного.

Терофиты - однолетники, переживающие неблагоприятное время года в виде семян.

Весьма характерно, что разные климаты создают сообщества с разными спектрами жизненных форм и с разной физиономией, т. е. с разной преобладающей жизненной формой. Р. Уиттекер, развивая представления К. Раункиера, составил интересную таблицу спектров жизненных форм мира и отдельных, наиболее характерных типов растительности, которые называют формациями. Эти формации, если их дополняют еще и приуроченным к ним комплексом видов животных, называют биомами. Таким образом, в табл. 2, которая заимствована из русского издания "Сообщества и экосистемы" Р. Уиттекера, показаны спектры основных биомов земли.

Таблица 2. Спектры жизненных форм для основных биомов (по: [Уиттекер, 1980])

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Широтные серии (влажные климаты)					
Тропический дождевой лес	96	2	*	2	*
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Серии влажности (умеренные широты)					
Мезофитный лес среднеумеренной зоны	34	8	33	23	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Сухой злаковник	1	12	63	10	14
Полупустыня	*	59	14	*	27
Пустыня	*	4	17	6	73
Глобальный, или нормальный спектр	46*	9	26	6	13

* (В % от общего числа изученных видов.)

Нетрудно видеть, что для тропических лесов характерно "поголовное" преобладание фанерофитов - деревьев, лиан, эпифитов. В лесах умеренной полосы фанерофитов уже меньше, и они полностью исчезают в пустынях и в тундрах. В пустыне преобладают терофиты, хотя имеются и хамефиты, и гемикриптофиты, и геофиты. В степях преобладают гемикриптофиты и т. д.

Наряду с разобранной системой широкое распространение получили другие системы жизненных форм. Одна из самых общедоступных систем дана Р. Уиттекером в том же издании. Приведем ее целиком.

Система жизненных форм Р. Уиттекера (1980)

Деревья, крупные древесные растения, обычно значительно выше 3 м высоты. *Иглолистные* (главным образом хвойные - сосна, ель, лиственница, секвойя и т. д.). *Широколиственные вечнозеленые* (многие тропические и субтропические деревья преимущественно со средним размером листьев). *Вечнозеленые склерофильные* (с жесткими, вечнозелеными, большей частью мелкими листьями). *Широколистные листопадные* (листья опадают зимой в умеренной зоне или в сухой сезон в тропиках). *Колючие деревья* (вооруженные шипами, во многих случаях со сложными опадающими листьями). *Розеточные деревья* (неразветвленные, с кроной из крупных листьев - пальмы и древовидные папоротники). *Бамбуковые* (одревесневшие злаки).

Лианы (древесные лазящие или вьющиеся растения).

Кустарники, небольшие древесные растения, обычно ниже 3 м высоты. Иглолистные. Широколистные вечнозеленые. Вечнозеленые склерофильные. Широколистные листопадные. Колючие кустарники. Розеточные кустарники (юкка, агава, алоэ и др.). Стеблевые суккуленты (кактусы, некоторые молочаи и др.).

Полукустарники (полудревесные, т. е. с отмирающими в неблагоприятные сезоны верхними частями стеблей и ветвей). Низкие кустарники, или кустарнички (низкие кустарники, простирающиеся около земной поверхности, высотой менее 25 см).

Эпифиты (растения, растущие целиком над поверхностью земли, на других растениях).

Травы, растения без многолетних надземных древесных стеблей. *Папоротники*. *Злаковидные* (злаки, осоки и другие злакоподобные растения). *Разнотравье* (травы, отличающиеся от папоротников и злаков).

Таллофиты (растения без четкого расчленения на стебли, листья и корни). Лишайники. Мхи. Печеночники.

Весьма любопытно, что вследствие уже отмеченной конвергенции сходными по жизненной форме могут оказываться представители разных семейств. Несколько лет назад мне довелось быть в одном из самых старых университетов Европы - университете имени Мартина Лютера в Галле (ГДР), и директор ботанического сада профессор Р. Шуберт водил меня по теплицам и показал специальные "экологические" оранжереи, которые используются для учебного процесса. В этих оранжереях растения были сгруппированы не по систематическому признаку и даже не по географическому, а по признаку жизненной формы. Можно было рядом видеть кактусы и их двойников из семейства молочайных, которые замещают американские кактусы в Африке. Рядом произрастали совершенно сходные на первый взгляд растения-подушки, которые распространены в высокогорьях, но эти похожие подушки представляли разные семейства; - сложноцветных, бобовых, зонтичных и др.

Формации, выделенные по жизненным формам, - достаточно четко различимые единицы (хотя континуум проявляется и в этом случае и такие понятия, как лесостепь, полупустыня или

хвойно-широколиственные леса, как раз представляют переходы между формациями). Классы Браун-Бланке по своему происхождению в системе очень близки формациям, и в первых работах Браун-Бланке (тогда еще Ж. Брауна) предпринимались прямые попытки подчинения ассоциаций, выделенных на флористической основе, физиономическим формациям.

Формации Гризобаха сохранили свою роль до наших дней и ныне являются основой для составления геоботанических карт глобального масштаба, так как для этого случая система Браун-Бланке чрезмерно дробная (даже на уровне классов, так как одна и та же формация в разных ботанико-географических областях будет представлена разными классами). Кроме того, космическая съемка дала дополнительные аргументы в пользу формаций при составлении мелкомасштабных геоботанических карт, так как формации очень хорошо различимы на космических снимках.

Один из учеников крупного немецкого ботанико-географа Г. Вальтера, создавшего свою оригинальную систему зонобиомов земли (т. е. по существу, климатических зон), - Е. О. Бокс сделал попытку количественно связать типы физиономической структуры растительных сообществ и климатические показатели, используя для этих целей аппарат математического моделирования и современные ЭВМ.

Е. О. Бокс для различения жизненных форм использовал шесть основных признаков растений: структурный тип (по существу, жизненные формы Раункиера), размер растения, тип листа (широкий, узкий), размер листа, структура поверхности листа (степень склерофильности, т. е. жесткости, связанной с развитием толстой оболочки, защищающей от иссушения), сезонная ритмика фотосинтеза (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, летнезеленые с периодом летнего покоя и другие растения). Комбинируя эти признаки, Бокс разработал детальную систему из 100 типов жизненных форм.

Далее, взяв сравнительно небольшое число климатических параметров (средние температуры самого теплого и самого холодного месяца, средняя всех среднемесячных температур, среднегодовое количество осадков, общего испарения, соотношение осадков и эвапотранспирации, максимальное и минимальное количество осадков за месяц, среднее количество осадков в самый теплый месяц), он осуществил прогноз доминирующей жизненной формы и соответствующей формации на основе климата.

В ряде случаев прогноз удался, но в ряде случаев ЭВМ "запуталась" и, к примеру, спрогнозировала распространение в Австралии суккулентов, хотя они там отсутствуют, или арктические тундры показала... как сухие степи. Эти сбои в целом сделали работу Бокса неудачной, сам он, весьма критически рассмотрев результаты, понял, что нужны дополнительные климатические параметры. Прогноз никогда не может быть полным и точным, так как жизненные формы выстраиваются в континуум так же, как и формации, и из-за наличия переходных типов вероятность правильного прогнозирования будет снижаться.

Глава 15. Зеленые поэмы (Ценохоры)

Теперь читатель уже знает, что растительность планеты можно разделить на формации (или, если придать им еще и "зоологическую начинку", на биомы) или на синтаксоны флористической классификации. Однако этих двух систем будет недостаточно, если поставить задачу отразить пространственные закономерности растительности, т. е. составить более или менее детальную ее карту. Составление геоботанических карт - одно из самых главных занятий, с которым приходится иметь дело фитоценологам, так как без карты невозможно учесть площади выявленных единиц растительности, а стало быть, решать вопросы, связанные с их

использованием, охраной, прогнозами изменений и т. п.

Любая геоботаническая карта обладает определенной разрешающей способностью, т. е. минимальной величиной контура, который можно нарисовать на топографической основе данного масштаба. Но иногда даже самые крупномасштабные карты (их называют планами), где в 1 см карты укладывается 50, 100 или 250 м, оказываются непригодными для показа реальной растительности.

Возьмем, к примеру, пойму любой средней реки. Ее поверхность не бывает ровной, и сплошь и рядом значительная часть ее занята логово-гривистыми комплексами. Высота и ширина логов и грив может быть различной: чем река больше, тем и соответственно лога больше. В пойме р. Лены, к примеру, высота грив составляет 3-5 м, их ширина - 10-20 м, а длина может измеряться километрами. Если подниматься из лога на вершину гривы, то придется пересечь сообщества мокрого луга с калужницей, вейником Лангсдорфа и осоками, нормально увлажненные луга с господством ячменя короткоостого и потом через пояс лугов, которые обычно называют остепненными (так как в их составе смешиваются виды лугов и степей), выйти на степное сообщество с типчаком ленским и целой свитой ярко цветущих растений из числа бобовых и разнотравья (прострелом желтеющим, эспарцетом). Если измерить масштаб пройденного пути синтаксонами флористической классификации, то оказывается, что мы прошли через сообщества не только разных ассоциаций, но даже через три высших единицы - класса. Как же показать на карте эту растительность? "В лоб", через синтаксономическую систему, вопрос мы не решим, так как преобладающего по площади синтаксона в этом случае нет. Нам для целей картографирования растительности придется придумать еще третью систему, которую академик В. Б. Сочава называл системой ценохоров, а чаще ее называют системой территориальных единиц или сочетаний растительности. Этим вопросам очень много занимались в лаборатории картографии Ботанического института им. В. Л. Комарова Т. И. Исаченко, С. А. Грибова, З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская и др. Однако наиболее четкий логический анализ его дал эстонский профессор В. В. Мазинг.

Дабы понять, что такое территориальная единица, лучше всего воспользоваться аналогией из области филологии. Как, к примеру, "устроена" поэма? Она, во-первых, состоит из букв; во-вторых, буквы объединены в слова; в-третьих, слова сгруппированы в предложения; в-четвертых, предложения - в строфы; далее, строфы - в главы, и, наконец, все взятые воедино главы и будут поэмой. Так же устроена и растительность. Популяции растений можно уподобить буквам, сообщества - словам, а далее начнется сложная иерархия сочетаний, которую, если бы в каждом расположенном выше сочетании было одно сочетание более низкого ранга, можно было бы уподобить матрешке. Но в растительности все сложнее, и в каждой фразе много слов, как и в строфах - фраз. А о сложности всей "зеленой поэмы", т. е. числе глав и числе строф в каждой главе, и говорить не приходится.

Если вернуться к нашему примеру с логово-гривистым рельефом поймы, то синтаксоны будут "словами", а весь набор от лога до гривы - "фразой". Однако фитоценологам было бы очень легко работать с такого рода "текстом", если бы все фразы были одинаковыми. На самом деле как индивидуально каждое сообщество, так и индивидуальна каждая фраза. Некоторые лога более глубокие, а некоторые - менее, как и гривы, где ряд может завершаться не только степным сообществом или остепненным лугом, но даже лугом нормального увлажнения. Таким образом, здесь мы сталкиваемся как бы с континуумами высших порядков. Как индивидуальны по экологии виды и сообщества, так индивидуальны и "фразы" и "строфы". Их типизация также сопровождается объединением сходных, а не тождественных объектов, т. е., как и при классификации растительных сообществ, неизбежной редукцией.

Однако пример с логово-гривистым комплексом достаточно простой. В. В. Мазинг, исследуя

болота Эстонии, установил следующую иерархию.

1. **Популяции** ("буквы").
2. **Сообщества** ("слова") - они представлены небольшими площадями, приуроченными к разным частям грядово-мочажинного рельефа, который морфологически напоминает логово-гривистый рельеф поймы, и потому Мазинг назвал их микроценонами.
3. **Сайты** ("фразы") - полные наборы сообществ от днища мочажины до вершины гряды.
4. **Системы болот** ("строфы") - совокупности всех сайтов разных болот.

Еще более сложный случай анализа растительности представился автору совместно с его аспирантом из Якутии П. А. Гоголевой, которая изучала аласы Центральной Якутии. О них уже писалось при обсуждении вопроса "упаковки местообитаний" в гл. 3. На этот раз нас будет интересовать не преобладающая по площади равнинная часть аласа (хотя это также сочетание уровня "фразы" - виды группируются в сообщества, а сообщества образуют концентрическую структуру вокруг озера), а особые образования, расположенные по крутым склонам от окружающего алас лиственничного леса к его собственно аласной равнинной части (на рис. 18 показано строение аласа). Эти образования называются байджерахами и по внешнему виду напоминают перевернутые кверху дном чашки.

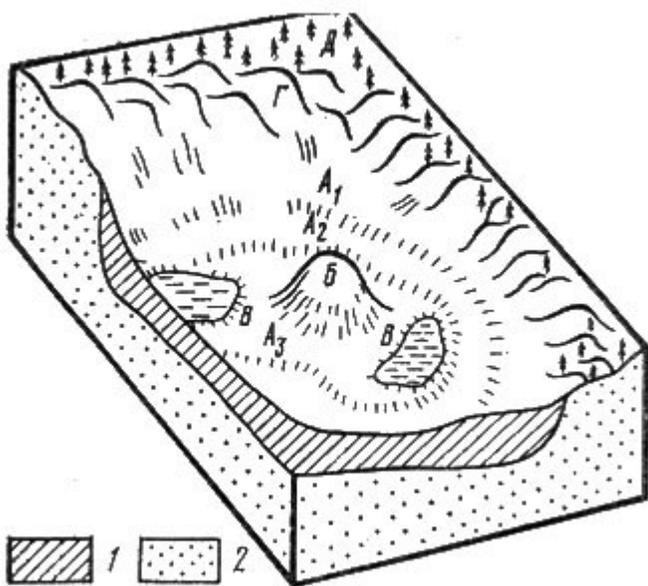


Рис. 18. Строение типичного якутского аласа. A_1 , A_2 , A_3 - сухая, умеренная и влажная зоны дна аласа; Б - булгуннях (мерзлотное вспучивание поверхности); В - озера; Г - байджерахи; Д - лиственничный лес, окружающий алас территории; 1 - современные озерные отложения; 2 - подстилающие их породы - пески и супеси с жилами вечных льдов

Каждая "чашка", несмотря на то что размеры ее могут быть невелики (самые крупные байджерахи имеют высоту до 3 м с диаметром до 30 м, но чаще же их высота - 0,5-1 м и диаметр - 3-5 м), имеет сложное строение, и "фраза" растительности одной "чашки" состоит по крайней мере из четырех "слов", а иногда даже пяти или шести. На наиболее прогреваемой части байджераха, которую можно назвать "лицо", идут интенсивные процессы вспучивания поверхности почвы вследствие мерзлотных явлений. Здесь обычно располагаются сообщества привычных к нарушениям R-стратегов из польни якутской и злака ломкоколосника. Далее,

ближе к "макушке", появляются сообщества с ковылем Крылова и, наконец, сама макушка занята низким травостоем из типчака ленского и осочки твердоватой. Более затененные части байджераха - "затылок" и "ложки" между отдельными "чашками" - заняты сообществами замоховелого остепненного луга. Однако это только общая и идеальная схема растительности "чашки". Если просматривать ряд байджерахов снизу вверх (а сервиз может быть сложен в два, три, четыре и даже пять-шесть рядов чашек), то оказывается, что "фразы" меняются по представленности в их составе группы R-стратегов, что отражает изменение активности процессов эрозии "лица". В верхнем ряду вообще может уже не быть не только сообщества с полынью якутской, но даже ковыля Крылова и все "лицо" занято типчаком и осочкой. В данном случае "строфой" будет вся совокупность байджерахов. Чаще байджерахи имеют полулунную форму и расположены по западной, восточной и южной экспозициям, причем, несмотря на постепенность переходов, байджерахи в разных частях такого массива отличаются. Поэтому три экспозиции будут соответствовать трем "строфам", а все вместе - одной "главе". Другая "глава" "поэмы" об аласах будет соответствовать типам сочетаний сообществ на дне.

К сожалению, такой подход с предварительным созданием системы синтаксонов и последующим комбинированием их в сочетания разного ранга сравнительно редок и чаще в своей практической деятельности картограф растительности сразу начинает со стадии "фраз", т. е. достаточно сложных по структуре пространственных сочетаний растительных сообществ. Следствием такого подхода оказывается очень сложный пояснительный текст к карте (легенда) и чрезмерно большое количество выделяемых на карте вариантов растительности, а потому и трудная читаемость карт. Как и в поэзии, за недостаточное знание языка в этом случае автор расплачивается плохими стихами.

У сторонника флористического направления в последние годы усиленно развивается особый раздел науки, который они нарекли симфитосоциологией. В этом случае единицей типизации контуров оказываются так называемые сигма-ассоциации, которые устанавливаются той же процедурой табличной обработки, что и типы сообществ, но в этом случае описание заменяется контуром со многими разными сообществами, а виды - синтаксонами, которые представляют эти сообщества.

Общий принцип выделения и типизации сочетаний растительности теперь читателю понятен, но нужно, кроме того, еще учесть, что он носит всеобщий характер и раскрывается на разных по масштабу уровнях. Растительность одной большой горы - "строфа", так как там есть "слова"-сообщества и "фразы", соответствующие рядам сообществ разных экспозиций (их называют колонками вертикальной поясности). С юга, к примеру, на горах Хангая или Южного Урала во "фразе" отсутствуют "слова" о лесных сообществах, а с севера "фраза" полная - от степи на равнине до криволесий на вершине и даже, если гора высокая, до тундроподобных сообществ вершин-гольцов.

Разные по положению в горном массиве цепи гор будут иметь существенные различия в растительности и потому все вместе станут "главами". "Поэмой" окажется горная система, так как ее растительность меняется не только поперек, но и вдоль - скажем, Южный, Средний и Северный Урал или Западный, Центральный или Восточный Хангай различаются по характеру "глав". И на всех уровнях типизации вследствие явления континуума фитоценологу придется идти по тому пути, который философы называют идеализацией, т. е. сводить множество в чем-то сходных, но во многом несходных явлений к какой-то одной идеальной схеме (вспомним идеальный газ).

Глава 16. Можно ли верить растениям? (Индикационная геоботаника)

Несмотря на то что организмы считали главным началом, организующим ценопопуляции в сообщество, взаимоотношения, они никогда не отрицали связи растительности с условиями среды, однако и в данном случае ставили проблему в положение "философского камня", считалось, что раз сообщества действительно существуют и объективно группируются в ассоциации, то каждая ассоциация не менее объективно должна быть связана с определенным типом среды, скажем с разностью почв. А поскольку все это априори объективно, то никому из организмов не приходило в голову строго проверить эту сомнительную гипотезу. Установив связь одного сообщества ассоциации с условиями среды, организмы экстраполировали этот вывод на все прочие сообщества данной ассоциации, и отсюда рождались представления о прямо-таки "железной" связи растительности и среды, которая усиливается все теми же всемогущими эдификаторами.

Не менее замечательным образом делались выводы о совпадении границ контуров почвенной карты и карты растительности. Работая вместе, почвовед и фитоценолог тут же согласовывали свои точки зрения, причем поскольку растительность более легко наблюдается, чем почва, то, естественно, границы почвенной карты приводили в полном соответствии с характером растительности, а еще чаще - по рельефу, который, обуславливая характер увлажнения, в равной мере влиял и на почву и на растительность. "Золушка" периода смены парадигм - А. А. Ниценко в уже упомянутой статье "О спорных положениях фитоценологии" раскрыл ошибочность такого подхода достаточно четко и показал, что для вывода об уровне связи растительности и среды нужна статистика, массовый материал, изучение вариации среды в пределах сообществ одной ассоциации.

В этот период положение усугублялось еще и тем, что ассоциации в доминантном понимании были очень дробными и исчислялись сотнями и тысячами, а формации - экологически аморфными. Поэтому для выводов о жесткой взаимообусловленности растительности и почв надо было быть немалым фантазером и слепо верить в дедуктивно сформулированные истины.

В 60-е годы в нашей стране расцветает индикационная геоботаника. По растительности начинают оценивать увлажнение почвы, богатство почвы, засоление, динамику неотектонических процессов (интенсивность перевевания песков в пустыне, движение селей, развитие речных долин и т. д.). Возглавлявший это направление С. В. Викторов сформулировал ряд общих положений индикационной геоботаники, наметил основные пути изучения связей, но методический уровень его исследований был астатистичен, хотя он и предлагал некоторые количественные меры. Тем не менее даже эти меры большинству специалистов по связям растительности и среды казались излишними. В нескольких опубликованных в эти годы подряд сборниках по индикационной геоботанике вообще не было ни одной таблицы (!!!). В. И. Василевич в это время с немалым удивлением заметил в одной из работ, что, как это ни парадоксально, вероятностные по своей природе задачи индикационной геоботаники решаются вообще без всякой статистики.

В это время стали говорить о возможности индикации составом растительности даже залежей полезных ископаемых, укрытых многометровой (а часто и километровой) толщей пород. Я как-то должен был прорецензировать (и, естественно, "с треском завернуть") статью одного профессора, который утверждал, что каменистые степи Башкирского Предуралья являются... индикатором запасов нефти (!!!). Логика подобного вывода, который должен был, по мнению автора, полностью революционизировать стратегию поиска нефти, была довольно странной: в

районе вышек, где качают нефть, автор наблюдал каменистые степи. Во-первых, совпадение в этом случае было чисто случайным, так как каменистые степи, как и залежи нефти, вообще широко распространены в предгорьях Урала. Во-вторых, автор должен бы был обратить внимание, что вышки широко представлены и вне территории равнины, где нет вообще степей, а вся округа нефтедобывающих площадок занята пашней на прекрасных выщелоченных черноземах. Получился один из вариантов ситуаций, при которых можно (как очень остроумно заметил англичанин П. Грейг-Смит) доказать наличие экологического оптимума у телеграфного столба.

Впрочем, доказательства экологического оптимума телеграфного столба в это время было никак не редкостью. Группа латвийских исследователей, к примеру, сделала очень любопытный вывод о том, что почти все виды луговых трав являются индикаторами почв, бедных микроэлементами. Когда на представленные аргументы взглянули люди, умудренные знанием элементарной статистики (а она в начале 60-х годов только нащупывала себе дорогу благодаря деятельности таких энтузиастов применения статистики в фитоценологии, как В. И. Василевич, В. С. Ипатов и Т. Э. А. Фрей), то все встало на место. Авторы рассчитывали среднее значение микроэлементов в почвах, образцы которых брались у корней растений. А поскольку в Латвии почвы, как правило, бедны молибденом и медью, то только за счет большей вероятности встречи растений на более распространенной почве получался этот поражающий "научной новизной" вывод!

В середине 60-х годов положение начало постепенно меняться, хотя субъективные методы геоботанической индикации (в сопровождении все более пышной терминологии!) полностью себя не изжили и до наших дней. Тогда в Уфе закончили аспирантуру Д. Н. Карпов, Г. С. Розенберг, а затем представительница Якутии Е. А. Бурцева. Все трое выполняли темы по количественному анализу связи растительности и среды, причем Г. С. Розенбергу удалось в этом деле достигнуть наиболее значительных успехов. Весьма характерно, что его оппонентом был С. В. Виктор, истинный "рыцарь индикационной геоботаники", для которого любовь к науке была много выше, чем не особенно приятная критика методов его учеников.

Г. С. Розенберг разработал достаточно строгий подход к оценке среды по растительности с использованием распознавания образов. Подход в принципе новым не был, и опознание с использованием ЭВМ болезней, горных минералов и даже букв при машинном чтении текста и его переводе было представлено достаточно широко. Но в фитоценологии этот метод первым использовал Розенберг. Если исключить некоторые тонкости (впрочем также достаточно элементарные) метода, то он предельно прост. В ЭВМ вводилось несколько наборов геоботанических описаний, причем каждый набор соответствовал определенному классу условий среды. Скажем, вводились описания для почв с засолением до 0,50% (т. е. с общим содержанием солей, измеряемых в процентах от веса почв), с засолением 0,5-1%; 1,01-1,5% и т. д. Когда в такую "обученную" ЭВМ вводилось новое описание (проводился "экзамен"), ЭВМ сопоставляла это описание с ранее введенными группами и определяла, к какой группе оно наиболее близко. Этот метод был объективен и хорошо оснащен аппаратом оптимизации, который позволял определить масштаб возможной оценки среды по растительности, потребность в материале для "обучения" и т. д.

Как только статистика поставила геоботаническую индикацию на строгие рельсы объективности, гипноз тесной связи развеялся как утренний туман в жаркий день. Растительность реагирует на совокупность факторов, ее состав несет в себе элемент случайности (скажем, развиваются далеко не все виды, которые могли бы быть, или, напротив, вид заскакивает в чужое сообщество, когда там была какая-то "дырка" в ткани конкурентных отношений, но удерживается в нем до естественной смерти, хотя и не возобновляется и т. д.). Наконец, большинство видов очень пластичны и имеют широкие экологические амплитуды за

счет генетической гетерогенности популяций. В общем, многократные апробации строгого по статистической основе подхода "распознавания образов" показали, что градаций среды по растительности можно распознавать сравнительно немного^{*}, однако все эти градации были очень ценными, так как позволяли оценивать градиенты среды не в физических единицах (процентах увлажнения, засоления, гумусированности, содержания хряща в горных почвах и т. д.), а в естественной шкале самого отношения растений к факторам среды.

** (Помнится, что когда в Уфе мы придумывали "распознавание образов", Василевич в личном письме писал мне, что "образы у растительности очень смутные", в чем был, конечно, прав.)*

Стало очевидным, что растительность воспринимает среду в логарифмической шкале, т. е., например, лучше распознает почвы при слабом засолении, а с определенного уровня становится индифферентной к этому фактору. Такой вывод вполне биологичен и соответствует тому, что мы знаем о своем отношении к факторам среды. Вы легко различите суп недосоленный, нормальный и слегка пересоленный, но после определенного количества соли начнете плевать независимо от того, пять или шесть ложек бухнул рассеянный повар в кастрюлю.

Скажем, засоление почв (засоление различается в зависимости от характера ионов, которые диссоциируют в почвенном растворе, в данном случае засоление было хлоридно-сульфатным) в условиях Башкирского Зауралья по растительности распознается в четырех градациях: 0-0,5%; 0,51-1; 1-2,0 и свыше 2,0%. Скелетность (количество щебня почвы в процентах) в условиях склоновых степей Хангая (Монголия) распознавалась по растительности всего в двух градациях: до 30% и свыше этого порога. В дальнейшем независимо от того, было ли хряща 40, 45 или 50%, растительность сохранялась примерно той же.

Таким образом, градации среды, распознаваемые по растительности, имеют глубокий экологический смысл и очень полезны при определении размещения сельскохозяйственных культур, при определении прочих способов использования и улучшения и т. д.

В дальнейшем Розенберг разработал ряд других подходов для оценки среды по растительности на основе регрессионных моделей и так называемых самоорганизующих моделей, во всех случаях результат получался примерно сходным и удавалось лишь на несколько процентов повысить правильность распознавания условий среды. Статистический характер связи среды и растительности исключает более дробные оценки, что не противоречит возможностям практически абсолютной индикации в экстремальных условиях (тростник в пустыне как показатель близкого уровня грунтовых вод, поташник - засоления почвы с высоким участием соды и т. д.). В конечном итоге подходы Викторова формировались именно в "идеальных" для фитоиндикации условиях пустыни, где связи очень крепкие и те нововведения, которые предлагали уфимские фитоценологи, были, по существу, адаптацией подходов Викторова к условиям лесостепи, где благоприятность условий размывает эти связи и делает их весьма рыхлыми.

В зарубежной литературе работ по индикационной геоботанике довольно мало, что связано с развитой техникой экологической классификации растительности. Ассоциации и субассоциации и даже фации системы Браун-Бланке в отличие от единиц доминантной классификации являются очень хорошими индикаторами, так как, по существу, являются уже готовыми "образами" растительности, организованными условиями среды. Вероятность опознания вариантов среды по ним, как и масштаб распознавания типов местообитаний, примерно соответствует эффективности подхода распознавания образов. В нашей стране синтаксоны флористической классификации для индикации различных условий среды успешно использовал В. В. Корженевский, изучающий растительность Крыма. Он по составу растительности оценивал динамические фазы дюн, интенсивность осыпей, характер растительности грязевых вулканов. О

последнем примере использования флористической классификации для целей индикационной геоботаники стоит сказать более подробно.

Грязевые вулканы - это уникальные явления природы, связанные, по мнению большинства геологов, с залеганием на глубинах нефтегазоносных пород. Грязевые массы под действием закупоренных в недрах газов выбрасываются на поверхность. Продолжительные извержения приводят к образованию грязевого конуса, достигающего высоты нескольких десятков метров. После бурного извержения грязевулканические массы в виде потока покрывают сопку и таким образом создается "слоеный пирог" из грязевулканических выбросов разного возраста. При этом разные слои не только перекрывают друг друга, но и выходят на дневную поверхность, причем различать их несложно по характеру растительности, так как они имеют разную концентрацию растворимых солей: чем слой старше, тем больше вымыто из него солей.

На рис. 19 показано отражение возраста грязевых выбросов характером растительности. Шесть частей вулкана, включая его кратер и старый склон, индицируются различными единицами классификации, выделенными на флористической основе. Они имеют ранг ассоциаций и субассоциаций, и их названия даются на латинском языке и потому опущены, дабы не усложнять содержание книги.

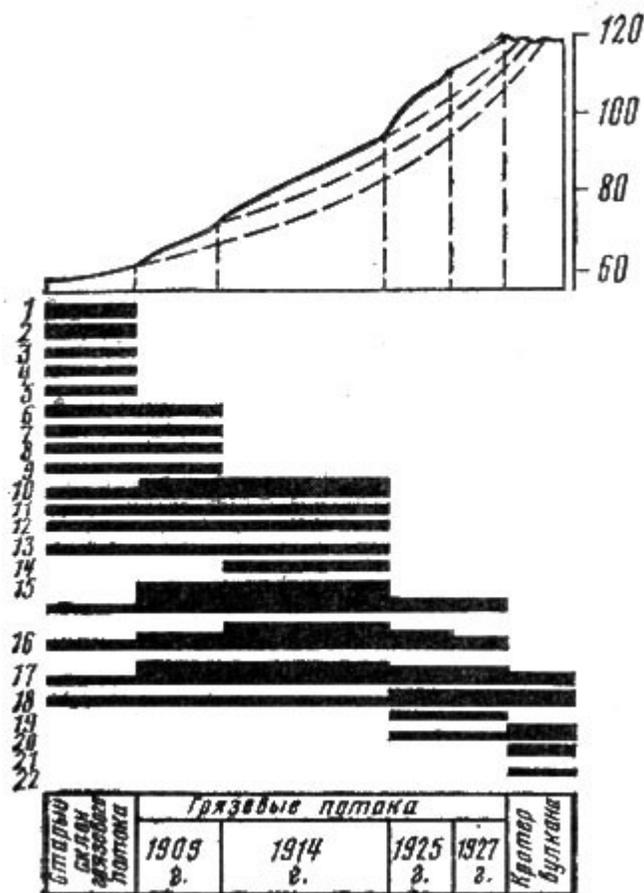


Рис. 19. Отражение характером растительности разных по возрасту грязевулканических выбросов грязевого вулкана Джау-Тепе (Крым, по: [Корженевский]). 1 - тонконог гребенчатый; 2 - валериана клубненосная; 3 - вика чинолистная; 4 - торилис узловатый; 5 - пастернак теневой; 6 - козелец разрезной; 7 - клевер полевой; 8 - костер мягкий; 9 - житняк пустынный; 10 - мортук

восточный; 11 - костенец зонтичный; 12 - ясколка крымская; 13 - кермек Мейера; 14 - скерда мелкоцветковая; 15 - комфоросма монпельйская; 16 - бескильница расставленная; 17 - полынь веничная; 18 - солянка южная; 19 - сведа стелющаяся; 20 - петросимония супротиволистная; 21 - солянка трагус; 22 - лебеда лоснящаяся

Геоботаники ГДР имеют большой опыт оценки по синтаксонам классификации условий почвенной среды агросообществ - реакции почвенного раствора, обеспечения азотом, засоления. Много работ за рубежом и по индикации увлажнения характером сообществ, большую роль при этом обычно играют низшие единицы синтаксономической иерархии - варианты и фации.

В заключение несколько слов об "экологических шкалах", т. е. специальном приеме оценки условий увлажнения, богатства почвы, пастбищной нагрузки и т. д. по специальным таблицам, где для каждого вида указаны интервалы его распространения по факторам. Взяв конкретный список описаний, отыскивают оценки факторов для входящих в сообщество видов и с использованием определенной методики вычисляют среднее. Первые такие шкалы составил Л. Г. Раменский с учениками, затем в ФРГ шкалы, получившие всемирную известность, составил Х. Элленберг. В ГДР такие же шкалы составил Р. Хундт. Неоднократно обзор состояния дел на этом фронте реферировал Т. А. Работнов, который также подчеркивал, что и по шкалам можно определить сравнительно небольшое число четко экологически различимых градаций. Таким образом, при использовании любого метода индикации среды по растительности можно получить определенную информацию, но во много меньшем количестве, чем это представлялось в период расцвета организмизма. Растениям можно верить, но с большой осторожностью, так как рассказать они могут не обо всем.

Глава 17. Динамический бум в фитоценологии (Динамика растительности)

Растительное сообщество - явление очень динамичное. О некоторых чертах его динамики мы уже говорили, когда обсуждали вопросы разногодичной и сезонной изменчивости, постоянно подлаживающей сообщество к изменениям климата. Эти изменения обратимы: весна и осень случаются каждый год и даже более засушливые годы также рано или поздно повторяются, и потому, то состояние растительности, которое наиболее соответствовало этому сухому варианту климата (со снижением продуктивности, недоразвитием требовательных к влаге растений и т. д.), также рано или поздно обязательно повторится. Впрочем, естественно, уже усвоенный нами принцип индивидуальности видов и сообществ наводит на мысль, что, строго говоря, полного повторения не может быть и сообщество при обратимых изменениях каждый год в чем-то своеобразно. Тем не менее в годы со сходным климатом, при условии что предшествующие годы также отличались несильно, сообщество будет иметь примерно тот же вид, а этого при следовании парадигме континуума уже достаточно, чтобы отнести сообщество к одной и той же низшей классификационной единице.

Однако наряду с такими чисто обратимыми колебаниями состава и структуры сообщества вокруг какого-то среднего уровня существуют еще и другие изменения, которые носят названия необратимых. Создано несколько вариантов классификации таких изменений, но мы условимся делить их на два больших класса: эволюции и сукцессии. В первом случае в результате изменений растительности возникают совершенно новые сообщества в результате появления новых видов или из-за их миграции из других районов и формирования новых сочетаний популяций, во втором - формирования новых сочетаний популяций не происходит и вследствие процесса возникают сообщества, которые в данном районе уже имеются. Таким образом,

сукцессии всегда в большей или меньшей степени - повторение пройденного.

Динамика растительности всегда была излюбленным вопросом фитоценологов, однако в последние 20 лет, соответствующие воцарению новой парадигмы, во всем мире произошло резкое возрастание интереса к вопросам динамики. И это отражало не столько новое видение растительности (хотя это тоже подталкивало фитоценологов к разработке вопросов теории динамики), сколько повышение плотности населения земного шара и резкое увеличение воздействия человека на биосферу. Ранее, когда человечество не было таким энерговооруженным и буферные свойства природы позволяли ей выдерживать давление антропогенного пресса, биосфера была подобна батуту, который, прогибаясь под давлением человека, был способен вернуться в прежнее состояние. Такие "прыжки на батуте" были безопасными вплоть до начала нынешнего столетия. Сегодня же положение меняется и озабоченное человечество говорит об экологическом кризисе, ищет пути его преодоления и потому, естественно, что вопросы о том, как меняются растительные сообщества под влиянием человека и как происходит восстановление растительности после нарушения, стали центральными для фитоценологов.

Увеличение народонаселения повлекло, с одной стороны, расширение площади пашни, а с другой - возрастание поголовья скота. Однако поскольку площадь земного шара при этом не изменилась и под пашню осваивались чаще земли, которые раньше использовались как пастбища, то их оставшаяся часть оказывалась как бы в тисках повышения пастбищной нагрузки из-за факторов сокращения площадей и одновременного возрастания поголовья пасущегося скота. Вырваться из этих тисков можно было только благодаря вовлечению в сельскохозяйственное использование лесов, занятые ими площади непосредственно превращались в пашню или становились лесными пастбищами, что вызывало их нарушение. Таким образом, перевыпас стал одним из самых главных факторов нарушения естественной растительности.

Однако увеличение плотности популяции человека на планете сопровождалось не только перевыпасом и сведением лесов, одновременно повышалась его энерговооруженность (а каждая новая тысяча калорий энергии - это новое загрязнение атмосферы, почвы, вод) и расширение использования средств химии для повышения урожая и борьбы с сорняками и вредителями.

Все эти факторы влияния человека на биосферу, взятые воедино, называются антропогенным прессом. Процессы в растительности, протекающие под его влиянием, и стали основным объектом исследований фитоценологов второй половины XX в., причем интерес их к этим процессам был столь велик, что можно даже говорить о своеобразном динамическом буме в фитоценологии.

Основным мерилом результативности ученого является объем печатной продукции. Было бы, конечно, чрезмерным оптимизмом считать любую научную статью истинным вкладом в науку (увы, создается немало и "научной макулатуры"), но все-таки по количеству научных публикаций, посвященных тому или иному вопросу, можно судить о том, насколько он привлекает внимание ученых.

Для того чтобы показать динамический бум в фитоценологии, я попросил своих сотрудников проанализировать динамику изменения публикаций по вопросам динамики растительности за последние десять лет по "Реферативному журналу". Это оригинальное научное издание, которое опирается на активность большого числа энтузиастов-референтов (к их числу относятся и автор), публикует краткое содержание статей и книг, которые появляются в нашей стране и за рубежом. На рис. 20 приведена диаграмма, показывающая, насколько резко вырос интерес к вопросам динамики растительности, особенно антропогенной, за рубежом и в нашей стране. К

примеру, общее число публикаций о динамике растительности в нашей стране возросло за этот период более чем в 10 раз, а число публикаций по антропогенной динамике - в 30 раз (!). За рубежом интерес к антропогенным изменениям в растительности пробудился несколько раньше, и потому при увеличении абсолютного количества работ о динамике растительности доля публикаций о влиянии антропогенного пресса сохранялась примерно такой же.

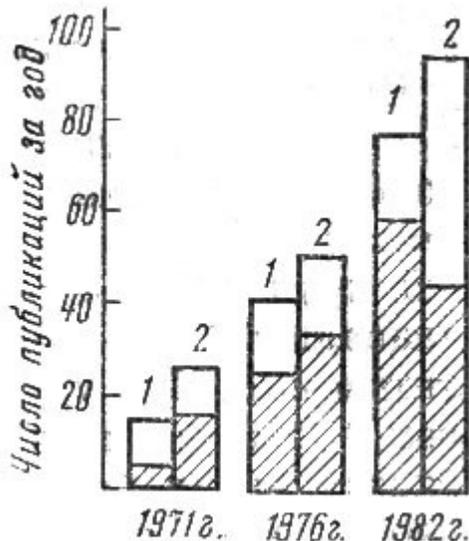


Рис. 20. "Валовая" печатная продукция отечественных (1) и зарубежных (2) фитоценологов, исследующих процессы динамики растительности. Заштрихованная часть столбиков - доля публикаций, посвященных вопросам антропогенной динамики

Однако о динамическом буме можно судить не только по таким формальным показателям. За последние годы вопросам динамики был посвящен ряд международных симпозиумов. В США переизданы заново фундаментальный труд Ф. Клементса о растительных сукцессиях и специальный факсимильный (т. е. воспроизводящий офсетным способом труды так, как они были изданы в свое время) выпуск наиболее значительных работ по этому вопросу, начиная от первых статей Ф. Клементса и вплоть до публикаций 70-х годов. Воззрения на сукцессии, как будет видно из дальнейших экскурсов в этот вопрос, у сторонников новой парадигмы вовсе не те, что были у организмистов. Тем не менее новая парадигма не может не впитывать все то, что дала старая, и потому подчеркнутое внимание к работам организмистов помогало разработке новой концепции. Самый авторитетный журнал фитоценологов - "Vegetatio" посвятил за эти годы проблемам динамики несколько выпусков, где публиковались работы континуалистов. В нашей стране появился целый ряд монографий, посвященных антропогенной динамике под влиянием осушения, сооружения гидротехнических комплексов на реках, изменению луговой растительности под влиянием удобрений и т. д.

Понятие "эволюция" применительно к растительности трактовалось организмистами в соответствии с аналогией эволюции растений. Считалось, что главным фактором эволюции является коадаптация, взаимоприспособление гидов, причем в целом сообщества развиваются под контролем все тех же "всемогущих" эдификаторов, и потому все сообщества одной формации представляют генетическое единство. Организмисты любили говорить о типах растительности-вкладчиках, которые объединяя свои виды (как растения свои гены), дают новый тип растительности. Наряду с эволюцией сообществ как целостных явлений подразумевалась и принципиальная возможность "гибридизации" типов растительности. Скажем, луга рассматривались как "гибрид" степей, альпийских высокотравий и сообществ

лесных опушек.

Р. Уиттекер сформулировал иные представления об эволюции, которые как бы поставили точки над "и" в понимании растительности континуалистами. Эволюция носит сеткообразный характер, т. е. имеет место такое же индивидуальное распределение видов по градиенту эволюционного времени, как и вдоль экологических градиентов местообитаний. Таким образом, каждый вид приходит в сообщество своим путем и по-своему из него уходит, хотя, естественно, совместное сосуществование может датироваться многими тысячами лет. Но предпочтение пациентом какого-то виолента (скажем, пристрастие черники, кислицы и т. д. к обществу ели) не связано с какой-то внутренней фитоценологической связью, а определяется лишь тем режимом, который создает виолент. По этой причине, если несколько виолентов создают сходные режимы, то соответственно с этими режимами могут быть связаны одни и те же пациенты.

Перечисленные виды встречаются и под пихтой, и даже под сосной, черника, кроме того, в условиях альпийской растительности вообще покидает полог деревьев и становится самостоятельным доминантом альпийских травяно-кустарниковых сообществ. На рис. 21 показаны две модели эволюции растительности - организмистская и континуальная.

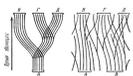


Рис. 21. Организмистская (коадаптационная) и континуальная (с дивергенцией ниш, сеткообразная) модели эволюции (по: [Уиттекер, 1980]), А-Д - типы сообществ

В первом случае виды коэволюционируют комплектами, и в итоге следует ожидать формирования дискретных сообществ. Во втором - все виды эволюционируют индивидуально, часть их в ходе эволюции теряется и замещается вновь появляющимися вследствие миграции или видообразования видами. Из двух нечетко выраженных типов сообществ вследствие эволюции возникло три столь же нечетко различимых сообщества.

Природная эволюция - изменения растительности геологического масштаба времени, десятков и сотен тысяч лет, однако последние столетия проявился новый процесс, который называют по-разному - синантропизацией, антропогенизацией и т. д., но мне кажется, что называть его предпочтительнее антропогенной эволюцией. При этом происходят и появление новых видов (скажем, выведение новых сортов культурных растений, отличия которых от ранее существовавших нередко имеют масштаб вида), и целенаправленное комбинирование видов в новые сочетания (разные типы лесных посадок, сеяных лугов, пашенных сообществ), и сопутствующие деятельности человека гигантские стихийные перестройки растительности в результате миграции многих видов из одного района в другой и из-за уничтожения многих компонентов естественных сообществ. Эволюция не предполагает обязательный прогресс (скажем, формирование паразитных червей с упрощением их организмов из-за перехода на харчи хозяина, как, впрочем, и утеря хлорофилла и сокращение поверхности у паразитных растений - заразихи и повилики, - это также эволюция). По этой причине, несмотря на всю нежелательность таких изменений, сопровождающихся выпадением видов (недаром сейчас существует целая армия ботаников, занимающаяся проблемой мониторинга за редкими и исчезающими видами!), эти изменения также вполне правомерно подвести под широкую рубрику антропогенной эволюции. В этом случае также изменения протекают сеткообразно, и как результат происходит переупаковка ниш, хотя если при прогрессивной эволюции ниши все более сужаются и происходит "втискивание" новых популяций и даже порой "выталкивание" более слабых, не обладающих достаточным "чувством коллективизма", то в этом случае ниши видов, наиболее адаптированных к антропогенному воздействию, расширяются.

Примеров антропогенной эволюции приведено в фитоценологической литературе великое

множество. Так, появление европейцев и их черных спутников-рабов в Южной Америке вызвало процесс, который в научной литературе получил название "африканизация американских саванн". Крупные стада, которые появились вместе с европейцами, вызвали разрушение травяного яруса саванн. И в эти нарушенные местообитания на правах R-стратегов-эксплерентов стали внедряться африканские виды злаков, семена которых попали в Америку вместе с черными рабами. В Австралии одичала и широко распространилась опунция (кактус), которую завезли туда для создания колючих изгородей.

Новые и неведомые ранее человеку сообщества появились на техногенных субстратах, химический состав которых в корне отличался от свойств покрывающих планету почв. В водоемах Европы появились новые сообщества, где европейские виды обитают совместно с элодеей канадской и т. д.

Антропогенной эволюцией можно считать и создание новых типов полевых и лесных сообществ, но об этом - в заключающей книгу главе.

Что касается прогрессивной антропогенной эволюции, то ее достижения не менее значительны и иллюстрируются любым фактом интродукции новых видов. Над решением этой проблемы трудятся многочисленные коллективы ботанических садов, и если, скажем, взглянуть на немалые площади побережья Крыма, где вместе с видами местной флоры произрастают многие американские виды, подобные секвойдендронам, средиземноморские кипарисы, пальмы из Океании и десятки других "гостей", то в целом весь этот сложный комплекс видов должен рассматриваться как результат целенаправленной эволюции растительности под влиянием человека.

В отличие от "новаторств эволюции" сукцессии повторяют уже пройденные пути, и если после зарастания болота формируется лес, то такой лес уже где-то поблизости существует, как существуют сообщества скал или тополевого леса, развившиеся на новых отложениях песка вдоль русла.

Интерес к сукцессиям в период становления органицистской парадигмы был очень велик, и наиболее полно выразил органицистские представления о сукцессии выдающийся американский ученый Ф. Клементс. То, что среди трех фотографий фитоценологов в последнем издании книги Т. А. Работнова ("Фитоценология") помещен портрет Ф. Клементса (вместе с ним помещены портреты Ж. Браун-Бланке и В. Н. Сукачева), не случайно и вполне заслуженно, так как без поиска "философского камня" не возникли бы современные представления о природе сукцессий.

По своему характеру Ф. Клементс был дедуктивист с железной логикой. Он сформулировал представления о сукцессии, которая протекает под влиянием чисто внутренних факторов сообщества, которое меняется (в целом в соответствии со вторым законом термодинамики, хотя это скажут последователи Клементса уже после его смерти) в направлении достижения состояния наибольшего соответствия климату. Таким образом, по Клементсу, в районе с более или менее однородным климатом все сообщества должны рано или поздно прийти к одному и тому же состоянию, преобразовав местообитания и сделав их также равновесными с климатом. Озера должны зарастать и высохнуть, пески - оглиниться, камни - выветриться, сухие местообитания - стать более увлажненными и т. д. Если климат соответствует, скажем, тайге, то везде сформируются сообщества ельников, если степи - разнотравно-ковыльная степь, пустыне - сообщества ксерофильных кустарников. В какой-то степени районы климакса Ф. Клементса похожи на зонобиомы Г. Вальтера, хотя в отличие от Клементса Вальтер допускает в пределах своего зонобиома и сообщества, которые значительно отличаются от преобладающих зональных (например, болота, сообщества солончаков).

Эта концепция заключительного сообщества получила название концепции моноклимакса. Ее заслуженно критиковали многие ученые с самого момента появления, но Ф. Клементс был увлечен этой идеей и преданно пронес ее, как знамя, через всю свою научную биографию. К тому времени, как в самом начале 50-х годов на фитоценологическом горизонте вспыхнула ослепительная звезда Р. Уиттекера, Ф. Клементс уже ушел из жизни, хотя в последней работе вновь подтвердил свою верность идее моноклимакса и назвал ее ""Сезам, открой дверь" для фитоценологии". Р. Уиттекер очень остроумно дополнил эту фразу словами "в пустую комнату". Развивая сформулированное оппонентами Ф. Клементса положение о поликлимаксе (принципиальной возможности формирования в одном районе нескольких устойчивых сообществ, соответствующих данному климату, но связанных с разными субстратами), Уиттекер сформулировал положение о климаксе-континууме, т. е. гамме постепенных переходов между разными климаксовыми сообществами.

Однако, если концепция моноклимакса была раскритикована уже в 50-х годах, серьезные возражения к ней периодически случаются. Так, в 1981 г. была опубликована монография С. М. Разумовского о концепции моноклимакса и дискретности в растительности. Кстати, С. М. Разумовский был также блестящим дедуктивистом, способным к выстраиванию безупречных в отношении логики последовательностей представлений, но с неверной первой посылкой.

Тем не менее в теоретическом наследии Клементса наряду с концепцией моноклимакса были еще и представления о том, как протекают сукцессии, т. е. о "механике сукцессий". Очередь критики этих представлений настала лишь в 70-х годах, когда на них обрушился шквал критики континуалистов.

Как виделась сукцессия Ф. Клементсу? Он считал, что если сообщество неравновесно по отношению к климату (сформировалось на скалах, в озере и т. д.), то оно будет перестраивать среду до тех пор, пока не достигнет уровня максимальной для данной зоны продуктивности и наиболее развитой структуры. Под сообществом возникает почва с развитым профилем (подзол, чернозем и т. д.). При этом будут происходить процессы конвергенции сообществ разных исходных местообитаний и климаксовое сообщество станет преобладающим по площади. Виды при этом как бы разбиваются на четкие группы, которые постепенно сменяют друг друга вследствие того, что их предшественники настолько изменили среду, что она стала неблагоприятной для них, но гостеприимным кровом для видов последующей группы. Классическим примером тому было зарастание скал: группа накипных лишайников, после того как в достаточной мере выветрит скалу, сменялась кустовыми лишайниками и мхами. Те активно брались за дело и продолжали выветривание до тех пор, пока слой мелкозема не позволял поселиться травам. Далее следовали кустарники и затем - деревья. Так же мыслился процесс зарастания озера, когда четко сменялись группы плавающих растений (рдест и пр.), потом - прикрепленных ко дну кувшинок, лилий и т. д., потом - полупогруженных растений - рогоза, тростника, камыша и т. д., далее - осок. После этого озеро превращалось в низинное травяное болото, и, по мере того как слой торфа увеличивался, он обеднялся минеральными элементами (связь с минеральным дном уже была прервана, так как корни растений не достигают дна и, питаясь за счет торфа, растения не могут извлечь все накопленные в торфе минеральные элементы), на смену такому низинному болоту приходило вначале переходное, а затем и верховое, со сфагновыми мхами и сосной. В свою очередь, верховое болото могло постепенно перейти в климакс таежной зоны - еловый лес.

Эта безупречная в отношении логики схема никогда и никем не была подкреплена фактическим материалом. Основным методом изучения сукцессий был дедуктивный. Последовательность сосуществующих в пространстве сообществ интерпретировалась как временной ряд, который никто не оспаривал, но и никто не проверял. Просто к этому привыкли и считали, что иначе не

может быть! Если кто-то видел ряд поясов на озере - от центра к берегу как раз и расположены последовательно те группы растений, о которых только что говорилось, - то он считал, что по мере зарастания в результате отложений органического вещества "трупов" растений озеро будет мелеть и все пояса начнут постепенно смещаться к центру, причем в обязательной и строгой последовательности. Когда виды группы А сменяют виды группы В, виды группы С - виды группы В, виды группы D - виды группы С и т. д., и при этом смена будет происходить потому, что эффекты влияния на среду предшествующей группы всегда полезны для той, что идет за ней по пятам.

Р. Уиттекер смог увидеть, что в логической конструкции Клементса неверен сам фундамент - организмистские представления о целостности и жесткой детерминированности сообществ и последовательности их смены во времени. Впрочем, начав с язвительной полемики с Клементсом, Р. Уиттекер в последних работах давал ему высокую оценку и уже упомянутое переиздание наиболее фундаментальной научной монографии Ф. Клементса "Сукцессии и растения-индикаторы" также является данью уважения этому неутомимому искателю "философского камня".

В 70-е годы представления о климаксе-континууме уже стали привычными и настала очередь критики второго фундаментального положения концепции Ф. Клементса - жесткой детерминированности сукцессии. В это время, как образно заметил один из видных современных фитоценологов Дж. Майлс, "изучение сукцессий перешло от стадии догматизма к прагматизму". В данном случае не следует рассматривать прагматизм в чисто философском плане, Майлс имел в виду в первую очередь реалистичность подхода, стремление обосновать высказываемые точки зрения фактами. В основу анализа сукцессий в это время были положены не косвенные методы пространственных экстраполяций во временные ряды, на основании которых, к примеру, была создана схема зарастания озер, а прямые наблюдения за изменениями сообществ, сюда входили анализ геоботанических карт, составленных в разные годы, ботанический анализ торфов, хранящих историю смены тех растений из "трупов", которые формировали его разные слои, спорово-пыльцевой анализ, позволяющий по наборам спор, накапливающимся, скажем, в отложениях на дне озера, выявить последовательность смены видов в сукцессиях.

В результате использования этих прямых методов были накоплены данные, показавшие, что модель Клементса верна не всегда.

Во-первых, было установлено, что последовательность видов может варьировать в достаточно широких пределах. Дело дошло до того, что для описания сукцессий стали применять широко распространенную в математике модель марковских цепей, т. е. такой последовательности событий, когда взаимообусловленность всех звеньев ряда А-В-С-D-E и т. д. очень низкая и В зависит только от А, С - от В, D - от С и т. д.

Во-вторых, оказалось, что случаи "патриотичности" поведения видов в сукцессии также весьма часты и далеко не всегда предшественники так "заботятся" о своих последователях. Сплошь и рядом отношения могут носить обратный характер и предшественники "не пускают" виды следующей стадии, которые водворяются только в том случае, если, скажем, ствол негостеприимных предшественников потопнут ногами оленя и создадут необходимые "дырки" в сообществе. Так бывает, к примеру, на пустошах, где после гарей разрастаются мхи, через которые не могут пробиться вересковые кустарнички. Кроме того, иногда виды последующих фаз могут внедриться лишь потому, что они оказываются более и более устойчивыми к неблагоприятному режиму предшественников. Вначале селятся деревья-солнцелюбы, а под их полог постепенно "набиваются" все более и более тенелюбивые пациенты. Руководствуясь этим принципом, ставропольский ботаник В. В. Скрипчинский смог воспроизвести близкие к

естественным участки лесов.

Наконец, возможен случай, когда предшественники вообще не влияют на поселенцев и смена происходит просто вследствие того, что у этих видов разные стратегии. Первые поселенцы могут представлять растения-эксплеренты с банком семян и слабо выраженным свойством К, а последующие виды, семена которых притащили муравьи или принесли птицы. Эти виды имеют более развитое свойство К и потому, протиснувшись в сообщество, занимают ниши, изгоняя из него эксплерентов.

Работа американских фитоценологов Коннела и Слайтера, которая была опубликована в журнале "Американский натуралист" в 1977 г. и содержит описание различных моделей сукцессий, так понравилась континуалистам, что стала, пожалуй, на сегодня своего рода рекордсменом цитируемости.

Таким образом, ревизия воззрений Клементса коснулась и понимания климакса, и трактовки механизма сукцессий, причем его оппоненты усиленно экспериментировали (особенно часто исследовались сукцессии зарастания заброшенной пашни, вспомним и описанные в главе о стратегиях остроумные эксперименты Периша и Безаса). Кроме того, сам центр тяжести интересов фитоценологов-континуалистов сместился с исследования первичных сукцессий, которые были объектом для умозаключений Ф. Клементса, на вторичные антропогенные сукцессии, которые были связаны с деятельностью человека.

Среди антропогенных сукцессий различают две большие группы. Первая группа - это изменения, которые протекают под непосредственным воздействием одного из антропогенных факторов - постоянного выпаса, осушения, орошения, удобрения, действия атмосферных загрязнителей, радиации и т. д. В этом случае изменения могут сопровождаться повышением продуктивности (если внешний фактор увеличивает гиперпространство ниш), как при удобрении или орошении, или, напротив, снижать ее. В последнем случае процесс носит название ретрогрессии. Классическим примером ретрогрессии является изменение состава растительности под влиянием выпаса. В степях, где при сенокосном использовании господствуют ковыли и разнотравье, в этом случае вначале доминирование переходит к типчаку, который значительно устойчивее ко всему комплексу факторов выпаса: уплотнению почвы, вытаптыванию и постоянному скусыванию побегов. Однако если интенсивность выпаса еще выше, то не выдерживает и типчак и массово развивается полынь австрийская, которая в условиях степной зоны является своеобразным чемпионом устойчивости к выпасу. При внесении удобрений чемпионами могут быть одуванчик лекарственный, виды подорожника, клевер ползучий и "чемпион чемпионов" спорыш, или птичья гречишка. Примерно так же протекают сукцессии под влиянием рекреационных нагрузок, т. е. туризма, выездов за город и т. д. В травостое лесов происходит постепенная замена типичных лесных видов пастбищными луговыми, исчезает возобновление древесных пород, и потому древостой со временем становится более редким.

Очень интересны сукцессии под влиянием радиации, которые описали Р. Уиттекер и Дж. Вудвелл в эксперименте на о-ве Лонг. Оказалось, что по мере увеличения дозы радиации сукцессия оказывается как бы зеркальным отражением той, что протекает при зарастании скал, и это было положено Ф. Клементсом в основу его общих представлений о данном процессе. Вначале исчезают деревья, потом кустарники, мхи и лишайники, и, наконец, наиболее устойчивыми к действию радиации оказываются сохраняющиеся в почве одноклеточные водоросли. В такой же последовательности, кстати, происходят изменения состава и структуры сообществ и при сильном загрязнении например при осаждении пыли некоторых предприятий горнодобывающей промышленности и при "переудобрении" - на территории вокруг предприятий, производящих минеральные удобрения.

Однако, если действие вызвавшего сукцессию фактора прекратилось, начинается обратный процесс восстановления. Причем восстановительный процесс протекает уже, как говорят фитоценологи, чисто автогепетически, т. е. аналогично первичной сукцессии Ф. Клементса по причине, заложенной в самом сообществе и экосистеме, которые "стремятся" прийти в соответствие с тем комплексом факторов среды, который восстанавливался после действия антропогенного фактора.

На пастбище начинается процесс постпастбищной демутации - постепенно вновь появляются (или из-за сохранившихся в почве подземных органов вегетативного размножения "банка семян", или из-за семян, доставляемых животными и ветром) те же виды, которые характерны для сенокосной степи. В лесу после сведения древостоя, после рубки или пожара начинается процесс восстановления, причем вначале буйно развиваются травы, которые получили дополнительные ресурсы в результате исчезновения полога деревьев, разложения их корней или минеральных веществ, вымываемых в почву из золы. Далее могут восстановиться те породы, которые были уничтожены, или появляется "буферная" порода, как, например, ольха в ельниках. И уже под пологом обладающей свойством R ольхи начинается восстановление ели, которая из-за свойства S хорошо чувствует себя под сенью полога ольхи и затем, когда растения вырастут, за счет свойств K подавляет ее.

Полное восстановление возможно не во всех случаях, и потому после сильных воздействий человека экосистема может не приходить к прежнему состоянию. На границе лесов и степи сведение леса способствует формированию уже не лесной, а степной растительности. После пожара и выпаса на месте тропического леса может формироваться саванна. После забрасывания пашни залежи многие десятки лет остаются отличными по видовому составу от исходной степи или прерии. Плохо восстанавливаются сообщества тундры после выпаса крупных стад оленей; наконец, перевыпас в горах может вызвать развитие процессов эрозии, и в этом случае после потери мелкоземистого слоя восстановление затягивается на тысячелетия.

Иными словами, далеко не после всякого воздействия человека "экологический батут" может восстановить растительность. В ряде случаев человеку приходится помогать ликвидации последствий собственного (часто неосмотрительного) воздействия на природу - проводить посадку леса, высевать травосмеси. Особой заботой для человечества является восстановление растительности на промышленных техногенных субстратах - отвалах дорог, намытых грунтах, выбросах пустой породы из шахт и т. д. Площадь их непрерывно увеличивается, и потому превратить их в полезные экосистемы, дающие кислород и растительную массу,- задача весьма актуальная.

В ряде случаев, если субстрат более или менее благоприятен, природа справляется сама и возникновение сомкнутой растительности происходит чисто автогенетически, причем постепенно в такой породе формируется зачаточный гумусовый слой и сукцессия идет по клементовскому типу стимуляции. Однако нередко такой сукцессии помогают - покрывают породу слоем чернозема и высевают травы или высаживают деревья. В США покрывают отвалы слоем лесной почвы, которая содержит банк семян, и тогда происходит быстрое и успешное восстановление древесной растительности. Оригинальный быстрый способ заселения нарушенных участков предложил советский фитоценолог Д. С. Дзыбов. Он покрывает такой участок слоем мелкого высушенного и нарезанного, скошенного в три срока степного сена. В результате семена сразу десятков видов трав попадают в почву в тесном естественном комплексе и за 2-3 года восстанавливается травостой, состав которого очень близок к истинной степи. В Прибалтике на терриконах пустой породы, образующихся при добыче сланцев, после покрытия их слоем плодородной почвы и посадки деревьев создают скверы и парки.

Изучение антропогенных смен растительности - дело очень интересное. Объектов для

исследования много, смены протекают достаточно быстро, и несложно измерить время действия фактора и его интенсивность. Тем не менее не это является движителем динамической проблематики в фитоценологии, которая привела к "буму". Все эти исследования нацелены на организацию мониторинга состояния растительности, разработку мер расчета устойчивости разных типов сообществ к разным воздействиям человека, разработку способов стимулирования восстановительной сукцессии и подтормаживания нарушающих биосферу аллогенных смен. Если таких исследований не вести и если практикам не учитывать их результатов и рекомендаций науки, батут может не выдержать... и среда существования человечества уподобится тому варианту модели сукцессии, который называется ретрогрессией. Нашим потомкам придется жить хуже, чем нам. Но этого не должно случиться.

Глава 18. Два столетия экологических ошибок, которые пора исправить (Фитоценология и земледелие)

Заканчивая рассказ о поисках "философского камня" в науке о растительности, нельзя не обсудить еще одну очень важную составляющую часть современной фитоценологии, которая занимается растительностью пашен. Нередко этот раздел фитоценологии именуют агрофитоценологией. Агрофитоценология - это пока еще весьма юная ветвь на стволе фитоценологического дерева, и, пожалуй, ни в одном другом разделе фитоценологии не было таких вопиющих экологических нарушений в практике и ошибок в теории, как в пей.

Агрофитоценология уходит истоками в те древние времена (историки датируют их отдаленность от наших дней двадцатью тысячами лет), когда по крохотным "полям", разрыхленным острой палкой, ходил одетый в шкуры и изрядно обросший предок современного агронома. Однако и перед ним стояли примерно те же вопросы, что и перед современным элегантно одетым дипломированным специалистом сельского хозяйства:

1. Какие виды отобрать из дикой флоры для создания посева?
2. Какие растения этих видов отбирать на семена?
3. Сколько растений высевать, в какие сроки?
4. Высевать ли полезные виды порознь или в смесях?
5. Как быть с сорняками, насекомыми, вредителями, болезнями?
6. Как восстанавливать плодородие почвы?

Кроме того, естественно, стоял и ряд более частных вопросов: на какую глубину и какой конструкцией палки (и ее потомков - лопат, мотыг, сох, плугов, культиваторов, плоскорезов и т. д.) обрабатывать почву, на какую глубину помещать в почву семена и т. д.

Отвечать на эти вопросы чисто агрономически, т. е. только исходя из особенностей культурного растения, было невозможно, так как за ними стояла фитоценология - отношения между особями внутри популяции культурных растений, отношения между популяциями культурных и сорных растений и, наконец, экология как общее представление об экосистемах.

Степень экологичности земледелия за двадцать тысяч лет его истории можно изобразить U-образной кривой. Вначале человек шел по стопам самой природы и стремился создавать пашенные сообщества в соответствии с ее законами. Раннее земледелие было достаточно экологичным - культурные растения и по своим свойствам и по условиям произрастания были близки к своим диким предкам. Наряду с нужным человеку свойством R (хотя, строго говоря,

искусственный отбор стимулировал не то свойство, которое формирует природа: отбирались растения не с большим числом, а с большой массой семян) первые культурные растения сохраняли в себе также способность к конкурентному подавлению сорных компонентов (К) и к неблагоприятным условиям среды (S). Популяции культурных растений в это время были внутренне гетерогенны и, таким образом, способны к внутривидовой дифференциации ниш, повышающей устойчивость посевов к колебаниям условий среды. В это время чаще выращивалась смесь культур. Профессор В. В. Туганаев, один из наиболее авторитетных современных советских агрофитоценологов, пишет, что еще двести лет назад в умеренной полосе России выращивалась смесь злаковых культур (по преимуществу выращивались "кашные" культуры: просо, полба-двузернянка, а рожь и пшеница были для них сопутствующими, дополняющими культурами, спасавшими урожай в годы с неблагоприятным климатом). Монокультуры ржи, пшеницы, проса и т. д. - следствие перехода к товарному капиталистическому производству. Сорные компоненты в это время были постоянными и достаточно обильными спутниками культур, но они, несколько снижая урожай, играли и положительную роль - осуществляли обмен минеральными элементами поверхностных слоев почвы с более глубокими горизонтами, куда проникают их корневые системы, принимали на себя удар многих насекомых-вредителей, отвлекая их от культурных растений, создавали в почве благоприятную биологическую среду для развития организмов, разрушавших пожнивные остатки и возвращающих минеральные элементы в почвенный раствор. В тропических странах, где выращиваются по преимуществу крупные растения: кукуруза, сорго, соя и т. д., сорные растения надежно защищали почву между рядами от эрозии в периоды тропических ливней.

В это время не возникало особых проблем с восстановлением почвенного плодородия, так как система была залежно-переложной. После того как участок использовался несколько лет под пашню и урожай снижались, его забрасывали, он зарастал естественной растительностью (как правило, лесом) и его плодородие восстанавливалось. Таким образом, все системы земледелия, начиная от периода "агрономии в шкурах" и вплоть до начала развития капитализма, были в какой-то мере экологичными и в свойствах нашей растительности ощутимо проглядывала ее внутренняя связь с принципами организации естественных растительных сообществ.

В период появления "индустриального сельского хозяйства" с его колоссальными вложениями энергии, батареями химических средств поддержания плодородия почвы и защиты растений от сорняков, насекомых-вредителей и болезней, ирригационной техники положение в корне изменилось. Человек почувствовал себя властелином природы и в опьянении этой иллюзией стал создавать систему, которая от начала и до конца была антиэкологичной. По этой причине последние двести лет были периодом экологических ошибок и лишь совсем недавно, всего 10-20 лет назад, наконец наступил период экологического протрезвления. Стало очевидным, что запасы энергии не беспредельны и, кроме того, каждая новая тысяча калорий - это новое загрязнение среды. Высокопродуктивные монокультуры на обогащенных удобрениями и поливом почвах с подавленными сорными растениями оказались настолько капризными и неустойчивыми, что любая оплошность делала их объектом нападения болезней и вредителей. Эти "капризные неженки" были не способны противостоять колебаниям климатических условий, и, лишенные внутривидовой гетерогенности и потому однородные, как полки полиэтиленовых наштампованных солдатиков, такие популяции разом гибли. Сорные растения, напротив, все более изощренно адаптировались к любым мерам борьбы с ними - развивали банки гетерогенных семян, которые могли постепенно всходить десятки лет (а банки эти поразительно богаты и включают многие миллионы и даже миллиарды семян на 1 га). Это нетрудно представить себе, если знать о тех рекордах R-стратегии, которые достигаются сорными растениями. Например, одно растение дескурайнии Софии способно дать до 1 млн семян.

По мере углубления плуга заглублялись корневища и прочие органы вегетативного размножения сорных видов. Сорняки принаравливались обсеменяться и зацветать или до культурного растения, или, напротив, после него. На смену уничтоженным гербицидами сорным видам тут же приходили другие, которые устойчивы к этим веществам, причем, захватывая ниши, освободившиеся после гибели своих собратьев, они компенсировали их смерть повышением своей численности. Приходилось менять гербициды, применять их многократно, что нарушало биологический режим почвы, уменьшало скорость минерализации пожнивных остатков. Смертоносные капли гербицидов и других химических веществ (пестицидов), особенно при использовании самолетов, разносимые ветром, наносили вред окружающим лесам, лугам и другим естественным экосистемам. Все это усугублялось попыткой истребить сорняки за счет глубокой отвальной вспашки, вследствие которой терялась влага и питательные вещества, почва теряла присущую ей структуру и выдувалась ветром.

Казалось бы, что для исправления этих экологических ошибок нужно срочно мобилизовать арсенал фитоценологических знаний и попытаться наделить посева хотя бы частью тех ценнейших свойств, которые природа дает естественным сообществам, способным поддерживать свою стабильность за счет "самообслуживания", - гетерогенностью популяций, выраженностью у растений всей стратегической триады KRS, усложненной структурой сообщества с дифференциацией ниш, замкнутостью циклов элементов минерального питания и т. д. Однако еще сравнительно недавно в агрофитоценологии процветали весьма своеобразные подходы, о которых уже говорилось при рассмотрении вопросов классификации.

Толчком к расцвету формализма в агрофитоценологии послужила дискуссия, которая состоялась в Ботаническом институте АН СССР в 1934 г. по докладу В. Н. Сукачева "Что считать фитоценозом?". Говоря в общем плане, поскольку то, что считать фитоценозом и что не считать им, вопрос коллективной договоренности, такая дискуссия была полезной. Однако в силу организмистской направленности ее результаты выдвинули в число основных критериев разделения фитоценозов и нефитоценозов не обусловленность состава сообщества условиями внешней среды, а наличие и отсутствие взаимоотношений. Поскольку в агросообществе, естественно, взаимоотношения имели место, оно попало в разряд фитоценозов. Для дополнительной аргументации фитоценологической природы посева агрофитоценологами привлекались также такие признаки сообществ, как наличие ярусности. Тем не менее, как и в луговых сообществах, здесь часто имел место вполне очевидный вертикальный континуум различия феноритмики видов смены аспектов (поочередность зацветания видов). Все эти признаки сходства естественных сообществ и агрофитоценозов были формальными и, строго говоря, ярусность и феноритмика могли быть выявлены и в открытой группировке, где нет сплошной ткани взаимоотношений между растениями.

Усматривая многие черты чисто формального сходства, агрофитоценологи в период 40-60-х годов не видели существенной разницы между посевами и естественными растительными сообществами. В обоих случаях организующим началом считался все тот же всемогущий эдификатор, но если, скажем, эдификаторы еще как-то определяли состав видов-спутников в лесах прямо (через формирование соответствующей фитосреды - режима затенения, выщелачивания почвы опадом и т. д.) и косвенно (индицировали те условия, где вместе могут произрастать виды-спутники), то этого никак нельзя было сказать о пшенице или тем более кукурузе с ее разомкнутым стеблестоем, междурядья которого многократно подвергаются действию механической и химической обработки.

Долгие годы агрофитоценологи видели "философский камень" в идее сопряженной эволюции культурных растений и сорных видов, аргументируя это положение сравнительно небольшим числом фактов существования сорняков-специалистов, подобных рыжику в посевах льна.

Организмистами игнорировалось даже то, что можно было утверждать априори, - устойчивость состава многолетних сорняков за счет банка вегетативных зачатков многолетников и семян, причем оба банка определяются именно свойствами почвы и климатом, а не культурами, которые сменяют друг друга в севообороте. Организмисты голословно продолжали утверждать идею сопряженной эволюции и без каких-либо фактических аргументов доказывать естественность формации ржи, пшеницы, кукурузы и т. д. О носящих характер анекдотичных классификациях организмистов-агрофитоценологов было рассказано в гл. 13.

Этот подход к агрообществам можно назвать "гиперфитоценологическим", так как агрофитоценологи видели в посевах слишком много черт, сближающих их с естественными сообществами, которые, в свою очередь понимались ими в организмистском ключе. Их оппонентами (правда, находившимся еще в 70-е годы в меньшинстве, как и положено представителям экстраординарной науки) были ученые-"гипофитоценологи", которые (так бывает, когда хотят разогнуть согнутую палку), увы, совсем не хотели видеть общих черт посевов и естественных фитоценозов. И тем не менее, несмотря на такой обскурантизм, они были много ближе к истине, чем "гиперфитоценологи".

В области "гипофитоценологии" весьма оригинальные высказывания принадлежат ученым, работавшим еще в начале XX в. В частности, В. В. Алехин и И. К. Пачоский рассматривали состав сорных компонентов сообщества как совершенно случайный, подобный толпе зевак, которые никогда не соберутся вместе, если их разогнать. Естественные сообщества в силу способности их к самовосстановлению они, напротив, считали аналогом неких организованных и потому устойчивых по своему составу "коллективов". Уже в наши дни такие "гипофитоценологические" нотки прорывались в некоторых работах А. М. Гродзинского, который с возмущением смотрел на формальные, в равной степени лишённые и практического и теоретического интереса классификации организмистов и призывал их увидеть наконец принципиальную разницу между доминантами агрофитоценозов и естественных сообществ. В полемическом пылу А. М. Гродзинский утверждал, что все признаки сообщества отражают только волю человека, а взгляды тех, кто интересовался ролью и закономерностями сорных компонентов, третировал, как "сорняковую фитоценологию", которая "поощряет размножение сорняков" (!!). Аналогично отрицательно отзывался о сорняковедах и П. В. Юрин.

Несмотря на то что "гипофитоценологи" конечно же были ближе к истине, они были также неправы. Если воля человека определяет географию и топографию культурных доминантов (часто, увы, с большими нарушениями принципа дифференциации местообитания кукурузу одно время пытались сеять едва ли не у полярного круга), то сорные компоненты распределены по экологическим законам дифференциации местообитаний и дифференциации ниш. При этом нет никакого резона добиваться полного уничтожения сорных компонентов агрообществ - это неоправданно дорого и экологически бесперспективно. Крупный австрийский специалист по сорной растительности А. Хальцнер пишет в статье в изданной в 1982 г. монографии, посвященной сорным растениям, что "надо не уничтожать сорняки, а использовать их", так как при невысокой численности у сорных видов больше пользы, чем вреда. Другое дело, что их численность должна быть поставлена под эффективный контроль, но контроль этот не может быть чисто химическим. Гербициды должны использоваться лишь в отдельные годы как некая "пожарная мера", в основном же борьба должна вестись на чисто фитоценологической основе за счет создания режима ценотической замкнутости агрообщества. Этого можно достигнуть высевом интенсивных культур (т. е. культур с ранним развитием и потому большей виолентностью (К), способной подавлять сорные виды), гетерогенности их популяций (в смеси сортов разных видов или выведения специальных сортов с внутренней гетерогенностью) похожих, кстати, на те, что были в старину до начала индустриализации сельского хозяйства.

Сельское хозяйство сегодня как бы повторяет историю растительности нашей планеты, которая происходила в течение мелового периода, когда формировались многовидовые сообщества цветковых, и переходит на создание сообществ на основе принципа дифференциации по нишам, причем намечается два основных подхода: дифференциация временных ниш и дифференциация пространственно-ресурсных ниш.

В тропическом поясе земледелия смешанные посевы, по существу, уже полностью вытеснили чистые одновидовые - и это в условиях гигантского количества ресурсов тепла и влаги, которые позволяют использовать почву круглый год и получать по три урожая, что дало немалый экономический эффект. В умеренной полосе особенно перспективно создание дифференцированных по нишам агрообществ для целей кормопроизводства, когда различия сроков плодоношения не играют роли и ставится задачей получение максимальной растительной массы. В нашей стране разработаны десятки вариантов смешанных посевов однолетних и многолетних трав, однако подбор компонентов проводится более или менее эмпирически и предстоит еще сложная задача разработки теории смешанного посева на основе описания ниш разных видов и построения математических моделей прогноза совместимости разных компонентов такого сообщества.

Создание смешанных посевов однолетних культур проще, хотя и в этом случае возникает задача оптимальной дифференциации ниш и некоторого стратегического баланса между компонентами смеси. За рубежом уже проводятся работы по параллельной селекции умеренно виолентных сортов кукурузы и фасоли, приспособленных к совместному произрастанию, которое позволяет наиболее полно использовать ресурсы среды и получать максимальный доход с каждого гектара. Исследователи из Института экспериментальной ботаники АН Белорусской ССР И. А. Кауров и И. Ф. Минько целой серией экспериментов и производственных испытаний показали, что чистые посевы овса, пелюшки, мелкоплодного гороха или люпина намного уступают по урожайности смеси пелюшки с овсом или смеси овса с люпином. В смешанных посевах не только в полтора раза повышался выход кормовой массы - в результате дифференциации ниш в два с половиной раза снижалась численность сорных компонентов, а ведь это только начало и возможности "замыкания" гиперпространства ниш от нежелательных пришельцев воистину безграничны. Сообщества, созданные природой, не знают сорняков и дают человеку завидный пример для подражания.

Иногда можно разомкнуть фенологические пики развития в результате разновременного высева, что резко снизит конкуренцию и повысит КПД использования среды. В Белоруссии имеется прекрасный опыт высадки в междурядья кукурузы трех рядков люпина в момент, когда растения кукурузы уже достигли 30 см, т. е. уже не столь чувствительны к конкуренции, но еще позволяют использовать для посадки сельскохозяйственную технику. В Украинском филиале Института кормов за две недели до высева озимой ржи сеют вику и таким путем, разводя пики максимальной потребности в ресурсах, получают урожай вики в два раза выше, чем при одновременном высеве при том же урожае ржи.

Размыкание пиков фенологического развития может быть и более полным, когда одна культура сменяет другую. В умеренной полосе в большинстве случаев возможны повторные посевы для использования той энергии солнца, которая пропадала, когда его лучи бесцельно нагревали пустую пашню. Озимые культуры ныне часто сеют после раннего картофеля, кукурузы или бобов на силос. После уборки озимой ржи успевают вызреть помидоры, кормовая капуста, турнепс и т. д. Любой садовод-любитель также стремится получить два урожая, высаживая после редиса огурцы или после молодого картофеля - зонтичные на зелень. Два урожая для средней полосы (не говоря уже о юге) - реальность, и нужно только умело подобрать культуры севооборота.

Смешанные посевы не только менее засорены, но не знают еще и такого неприятного для агрономов явления, как "почвоутомление", когда при бессменном выращивании одной культуры в ней накапливаются нежелательные корневые выделения, патогенные микроорганизмы и урожайность начинает падать при самой тщательной агротехнике. В особенности часто утомляются почвы после посева льна. Работы учеников академика А. М. Гродзинского показали, что достаточно появиться небольшой примеси клевера в посевах льна, как почва начинает трудиться с новой силой и вовсе не устает!

Очень эффективным оказывается и выращивание смесей культур одного и того же вида, в США применяют "бленды" кукурузы, в состав которых входят сорта с разным типом строения надземной и подземной частей и некоторыми различиями ритмики развития, но одновременным приходом всех растений к финишу (стадии зрелости). Агрофитоценолог из МГУ Н. В. Юрин своими исследованиями убедительно показал существенные преимущества таких смесей над чистыми посевами и внедрил посевы смеси сортов в ряде хозяйств Московской области.

На экспериментальной базе МГУ за 17 лет опытов Юрина урожай односортовых плантаций кукурузы в среднем составил 343 ц/га зеленой массы, а в смешанных посевах из нескольких сортов, которые различались по высоте и неодновременно зацветали, - 472 ц/га, причем из-за пластичности гетерогенных популяций урожай в таких оптимизированных популяциях меньше зависел от погодных условий. Вариация урожая традиционных одновидовых посадок за это время составила 46% (максимальный и минимальный урожай зеленой массы - соответственно 138 и 847 ц/га), а в смешанных - лишь 26% (урожай менялся в более узких пределах: от 239 до 750 ц/га). В производственных условиях на массивах с общей площадью 4000 га Юрин получал урожай пшеницы при гетерогенной популяции в среднем 43,3 ц/га, а при высеве "солдатиков" - только 33,7 ц/га.

Весьма интересны данные Юрина о дифференциации временных ниш в агрообществе за счет высева материала, который в разной степени готов к прорастанию, например посадка смеси клубней картофеля, половина которого была обработана на свету, а половина содержалась в темноте, моркови и свеклы, когда половина семян предварительно замачивалась, а половина оставалась сухой, огурцов, когда часть высаживалась рассадой, а часть семенами, и т. д. В этом случае гетерогенность достигалась не за счет объединения разных сортов, а за счет одного сорта, но при устранении такого характернейшего признака культурных растений, как синхронность прохождения фаз.

Во всех случаях прибавка урожая почти ничего не стоила, что резко снижало себестоимость продукции, а это в конечном итоге является одним из самых важных параметров при оценке новой экологической системы растениеводства.

Сложнейший вопрос "экологической бионики" - восполнение ресурсов, уносимых из почвы с урожаем. В природных экосистемах существуют замкнутые цепи элементов минерального питания, когда после разрушения тел растений или животных микроорганизмы возвращают накопленные ими вещества в почвенный раствор и они, таким образом, продолжают свое вечное движение по циклам жизни и смерти организмов. В современном сельском хозяйстве задача восполнения ресурсов решается в основном благодаря применению удобрений, причем их дозы все более и более возрастают, повышенные концентрации элементов в почвенном растворе вызывают нарушения метаболизма и в конечном итоге снижают качество продуктов (вспомним гигантские арбузы, выращиваемые при усиленном азотном питании), кроме того, излишки удобрений смываются в водоемы и вызывают уже вторичные нарушения из-за зацветания воды и изменений состава их флоры и фауны.

Понятно, что создать механизмы, которые при оттоке питательных веществ с урожаем целиком

компенсировали бы потери ресурсов благодаря внутренним потенциям, - задача утопическая, однако во много раз снизить нормы применения удобрений из-за естественного самовосстановления ресурсов - дело возможное. Расходы азота в почве практически целиком можно компенсировать за счет жизнедеятельности бобовых. Запашка всего одного урожая люпина дает почве на 1 га пашни 200 кг минерального азота, который, кроме того, переходит в почвенный раствор постепенно, по мере разложения растений, и потому не вымывается, а почти нацело утилизируется растениями. В условиях тропиков, где выращивается три-четыре урожая в год, возврат в почву азота через бобовые, по существу, уже вошел в практику.

Более того, в тропических странах (Коста-Рика) существуют проекты сорокалетних плодосмен, когда одновременно высаживаются кукуруза, соя, банан, маниок, кокосовая пальма, гевея и, таким образом, постепенно убирая один урожай за другим (а для деревьев соответственно убирая урожай по несколько лет) и освобождая жизненное пространство для более крупных и долголетних растений, человек как бы моделирует восстановительную сукцессию тропического леса, когда после его уничтожения на смену однолетним травам приходят многолетние, сменяемые затем кустарниками и деревьями. Такой сорокалетний плодосмен не нуждается в удобрении.

Задачу восстановления плодородия можно решать в умеренных шпротах пожнивьем и раннелетним уплотняющим посевом бобовых, хотя селекционерам еще предстоит вывести специальные питающие азотом сорта бобовых, воспользовавшись, видимо, разнообразнейшим материалом, который может поставить им природа так же, как она когда-то поставила предков культурной кукурузы или картофеля.

Современные возможности генной инженерии позволяют верить в пока еще фантастические посевы многолетних злаковых культур с добавлением в их состав низкого бобового, которое может оказываться ниже линии среза во время уборки основного урожая. В конечном итоге такие создаваемые один раз в пять-шесть лет хлебные поля не менее реальны в будущем, чем орбитальные станции, которые 50-70 лет тому назад казались фантастикой и где наконец теперь даже удалось заставить зацвести и плодоносить растения.

Созданные И. Г. Хантимером и Н. С. Котелиной посевы из выходцев с северных пойменных лугов сортов мятлика лугового и лисохвоста лугового на почвах, которые окультуривались со знанием экологии - без оборота пласта, а путем многократного измельчения дернины дискованием, оказались намного рентабельнее, чем посевы овса или гороха, которые постоянно вымерзали. Посевы сохраняются чистыми и почти не засоряются, а семена луговых трав можно получать тут же, в условиях тундры, так как эти экотипы трав адаптированы к короткому, не солнечному (полярный день!) вегетационному периоду. Этот замечательный опыт ныне дополняется введением в культуру местных экотипов канареечника тростниковидного, причем если мятливо-лисохвостные луга дают 25-30 ц/га сена, то канареечник - в два раза больше. И все это - за полярным кругом на широте Воркуты! В любом случае, прежде чем вкладывать неимоверно большие суммы на переделку условий почвенной среды, надо вначале попытаться найти растения, свойства которых соответствовали бы этим условиям. Это дает колоссальную экономию энергии.

Итак, за время поиска "философского камня" в агрофитоценологии случилось немало неожиданных поворотов, во время которых даже казалось, что наука о пашенных сообществах схоластична по своей природе и сводится к механическому перетягиванию закономерностей, присущих естественной растительности на посевы. Более того, как это ни парадоксально, больше для этой науки сделали не дипломированные агрофитоценологи, а фитоценологически мыслящие агрономы, что, однако, не меняет сути дела. Очевидно лишь одно, сегодня фитоценология посевов вступает в наиболее плодотворный период своей биографии и способна

в самом ближайшем будущем полностью экологизировать и революционизировать систему растениеводства.

Заключение. Стоило ли городить огород?

У некоторых читателей после рассмотрения процесса смены парадигм в фитоценологии мог возникнуть вопрос: а настолько ли новая парадигма лучше старой, чтобы ломать весь теоретический скелет науки, окупилась ли эта ломка и, вспоминая поговорку, "стоило ли вообще городить огород"?

Мне бы не хотелось, чтобы таких читателей было много. Наверное, будет не лишним в заключение книги еще раз подчеркнуть основные преимущества видения растительности новой парадигмы, чтобы и читатель и автор окончательно удостоверились в том, что тратили время на эту книгу не зря.

Во-первых, она сняла схоластический вопрос о поисках естественных границ между сообществами и дала фитоценологу уверенность в том, что выделение фитоценоза - это всегда и неизбежно субъективная операция. Но деваться фитоценологу некуда, иного пути у него нет, и он должен редуцировать непрерывность до дискретных сообществ.

Во-вторых, новая парадигма объяснила природу растительного сообщества не загадочными взаимодействиями популяций, а процессом дифференциации ниш в результате конкуренции. Силы фитоценологов были переключены с изучения сообщества как целого на его популяционный анализ, исследование типов стратегий растений и т. д. Такое объяснение было более адекватным естественной растительности и дало правильное направление поискам при решении задач создания искусственных сообществ. Следует начинать не с анализа взаимовлияния компонентов, а с изучения их стратегии, отражающей генетические предпосылки и норму их реакции под влиянием условий среды. Взаимодействия также играют роль (в том числе и аллелопатические), но в подавляющем большинстве случаев много меньшую, чем генетических предпосылок, определяющих развитие популяций.

В-третьих, новая парадигма поставила на реалистические рельсы проблему классификации и картографирования растительности. Фитоценозов и типов фитоценозов существует в природе столько, сколько это нужно практике. Никаких фитоценозов-особей или их типов-видов в природе нет, континуум расчленяется в масштабе, выработанном коллективной договоренностью, и классификационная иерархия не более чем удобная форма выражения результата, которая ничего общего с филогенетическим деревом видов растений не имеет. А стало быть, опять-таки не стоит особо затрачивать силы на споры о том, какая из классификаций лучше и какая хуже. Лучше та классификация и та карта, отражающая воплощение классификации в пространстве, которая удобнее для большинства исследователей. В этом случае руководящим должен быть прагматический подход, хотя и не следует трактовать его как отражение идеалистической философии.

В-четвертых, под действием новой парадигмы спала с глаз фитоценологов пелена в вопросе об уровне связи растительности и среды и возможностях индикационной геоботаники. Оценить среду по растительности можно, но в определенных пределах, а главное, при скептическом отношении к результату и его тщательной статистической проверке.

В-пятых, изменилось представление о механике сукцессий. Никакого жесткого сцепления стадий сукцессии нет, и что вовсе не всегда предшественники улучшают условия своих потомков. Этот реалистический взгляд на сукцессию сделал прогнозы изменений

растительности более достоверными и дал более правильное направление поиску методов формирования изменений растительности на новых субстратах - нарушенных, техногенных и т. д. Произошла переориентация от нередко навязанного сплошными дедукциями и безудержной фантазией подхода к изучению смен растительности за счет динамической интерпретации пространственных рядов к изучению этих смен прямыми методами. Разумеется, прямые наблюдения возможны не всегда; тем не менее лучше иногда реалистически сказать "не знаю", чем сбивать друг друга с толку, выдавая беспочвенные гипотезы за обоснованные теории.

Каждый из названных моментов столь существен для фитоценологии, что для него одного стоило бы сменить парадигму. А мы были свидетелями того, как сменилась вся система представлений. "Огород городить стоило..."

Миркин Борис Михайлович - Что такое растительные сообщества
Серия "Человек и окружающая среда"

Ответственный редактор академик В. Е. Соколов

Рецензенты:

Член-корреспондент ЭССР Х. Х. Трасс

доктор биологических наук Т. А. Работнов

Редактор К. О. Коротков

Редактор издательства Е. К. Исаев

Художник А. П. Дегтярев

Художественный редактор В. Ю. Кученков

Технический редактор Н. И. Плохова

Корректоры Р. З. Землянская, Г. И. Лащ

ИБ № 31661. Сдано в набор 01.07.86. Подписано к печати 18.08.86. Т-15242. Формат 84x108 1/32.

Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная Печать высокая. Усл. печ. л. 8,4.

Усл. кр. отт. 8,61. Уч.-изд. л. 9,2. Тираж 29.500 экз. Тип. зак. 2736. Цепя 60 коп. Ордена
Трудового Красного Знамени издательство "Наука" 117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
2-я тип. издательства "Наука", 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6.