

Т . А . Работнов

**ИСТОРИЯ
ФИТОЦЕНОЛОГИИ**

**Москва
Аргус
1995**

ББК 28.58.
Р13
УДК 581.55

Научный редактор д.б.н., профессор *В.Н.Павлов*

Р13 Работнов Т.А. История фитоценологии: Учебное пособие. -
М.: Аргус, 1995. - 158 с.
ISBN 5-85549-074-2

В учебном пособии рассмотрены основные этапы развития фитоценологии, включая современный период, детально охарактеризовано совершенствование методических подходов к исследованию растительности, сделан обзор важнейших направлений этой науки в настоящее время. Автор, в течение многих десятилетий активно участвовавший в развитии теории, методов и практических приложений фитоценологии, анализирует и оценивает вклад различных учёных в формирование современной науки о растительном покрове.

Работа адресована студентам, преподавателям, научным сотрудникам и читателям, интересующимся историей науки.

Издание осуществлено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту 95-04-28655.

Р 1906000000 - 068 Без объявл.
Я46(03) - 95

ББК 28.58

ISBN 5-85549-074-2

© Т.А.Работнов, текст, 1995
© А.А.Маслов, оформление, 1995
© Издательство "Аргус", 1995

Предисловие редактора

Книга "История фитоценологии" - самая новая по времени написания (1991-1992 гг.) работа Заслуженного профессора Московского университета, Почётного Соросовского профессора, Почётного члена Русского ботанического и Британского экологического обществ, а также Московского общества испытателей природы Тихона Александровича Работнова.

Задуманная, как пишет автор, в качестве учебного пособия для студентов, она, на мой взгляд, превратилась не только в оригинальное пособие по истории развития одной из сложнейших ветвей ботаники, но и в довольно полный критический обзор существующих в настоящее время направлений, понятий, терминов и методов фитоценологии.

Ценность труда Т.А.Работнова, одного из крупнейших фитоценологов XX столетия (его перу принадлежит более 500 публикаций по вопросам фитоценологии, экологии растений, биоценологии, луговедения и луговодства, истории науки и ряду других проблем), в том, что он - один из последних ныне здравствующих свидетелей и активных участников развития фитоценологии не только в нашей стране, но и в других странах мира. Учёный с мировой известностью, он на протяжении многих десятилетий обсуждал научные проблемы с крупнейшими научными авторитетами Германии, Великобритании, Голландии, США, Канады, Финляндии, Швеции, Японии и многих других стран. Со многими известными зарубежными геоботаниками (Г.Гамсом, Г.Элленбергом, Р.Тюксеном, Г.Вальтером, Р.Уитеккером, Д.Харпером, П.Грейг-Смитом и др.) Т.А.Работнов был знаком лично, постоянно переписывался, а также общался с ними на различных международных конгрессах, конференциях и симпозиумах. Подобная "сопричастность" к описываемому предмету и делает эту скромную по замыслу работу, особенно её последнюю главу, оригинальной.

На русском языке до сих пор было опубликовано всего две общих сводки по истории фитоценологии: Х.Х.Трасса (1979), охватывающая всю мировую науку и Г.И.Дохман (1973), посвященная российской и советской геоботанике. В отличие от книги Х.Х.Трасса, работа Т.А.Работнова, не претендуя на полноту, больше отражает авторские пристрастия (особенно в выборе авторов и обсуждаемых работ).

У меня нет сомнений, что эту книгу с интересом прочтут не только студенты, начинающие ботаники, но и преподаватели, и опытные исследователи, равнодушные к проблемам становления своей науки.

Профессор Московского университета *В.Н.Павлов*.

Предисловие

В учебный план кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета включён семинар по истории фитоценологии для студентов пятого курса. Опыт проведения семинарских занятий по истории фитоценологии показал, что они не обеспечивают приобретения студентами знаний, достаточно полных по этому вопросу. Возникла необходимость в создании краткого учебного пособия по истории фитоценологии.

Начальный период разработки основ ботанической географии

Фитоценология (учение о растительных сообществах) возникла в процессе развития ботанической географии, основой которой послужили работы Александра Гумбольдта (Humboldt, 1769-1859). У Гумбольдта были предшественники, среди них: греческий естествоиспытатель Теофраст (370-285 гг. до н.э.), сообщивший интересные данные о распространении растений, французский ботаник Жозеф П. Турнефор (1656-1708), установивший при восхождении на гору Арарат в 1700 г. существование высотной поясности в распределении растительности, и ряд других. Достаточно определённое представление о высотном распределении растительности в сопоставлении с широтными зонами было дано швейцарским ботаником Альбрехтом Галлером (1708-1777) в его книге "История растительности Швейцарии" в 1768 г.

Многочисленные ботанико-географические данные содержатся в трудах Карла Линнея (Linné, 1707-1778). Линней обращал внимание на условия произрастания растений, отмечая: "Ботаническая топография учит нас, что определённые местообитания благоприятствуют определённым травам". Характеризуя распределение растений, он придавал значение как почве, так и климату, всем условиям, которые, по Линнею, определяют жизнь растений. Линней выделял (хотя и недостаточно определённо) группировки растений, а также три широтные зоны (жаркого, умеренного и холодного климата); им также была отмечена высотная поясность растительности в горах и др.

Однако "это были отдельные, разбросанные факты, случайно брошенные мысли в произведениях, посвящённых систематике растений или общей ботанике. Географического подхода к растению ещё не существовало" (Вульф, 1938, с.6). Лишь у учителя А.Гумбольдта Карла Вильденова в книге "Grundriss der Krauterkunde" (1792) в разделе "история растений" уже содержались зачатки будущих основных разделов ботанической географии. Под историей растений Вильденон понимал "влияние климата на растительность, изменения, которые растения претерпевают во время революций нашего земного шара, их распределение и распространение по Земле". Вильденон также впервые отметил, что одни растения произрастают общественно, а другие единично.

Задачу по созданию основ ботанической географии выполнил немецкий учёный Александр Гумбольдт. Он не получил ботанического образования. Окончив Фрейбергский университет, он стал горным инженером и несколько лет проработал по этой специальности. Однако под влиянием Вильденова и сына участника кругосветного плавания Джеймса Кука, Георга Форстера, у него рано возник интерес к географии растений, а на основе ознакомления с описаниями растительности отдельных стран, содержащимися в литературе, возникли мысли об основных закономерностях широтного и зонального распределения растений. Получив после смерти матери большое наследство, он смог на свои средства осуществить пятилетнее (с 1799 по 1804 г.) путешествие по Центральной и Южной Америке, в то время совершенно не изученных в ботанико-географическом отношении. Отплавляясь в путешествие, Гумбольдт захватил с собой инструменты и приборы для проведения метеорологических наблюдений, определения абсолютной высоты, широты и долготы местности, что позволило ему на

протяжении 9000 миль пройденного им маршрута провести многочисленные точные измерения. Было осуществлено восхождение на высочайшую вершину Анд - г.Чимборасо (высотой 6267 м), что позволило выяснить закономерность высотного распределения растительности. Были изучены обширные территории льяносов (саванн) и тропических дождевых лесов.

Особое внимание Гумбольдт уделил изучению климатических факторов, определяющих распределение растений. При подробном анализе температур было установлено, что для распределения растений основное значение имеют не крайние, а средние температуры и длительность периода их воздействия. Огромный фактический материал об изменении температуры в отдельных местностях послужил основанием для понимания широтного распределения растений, а на основе барометрических определений высотных границ их обитания в горах были установлены закономерности изменений растительности в зависимости от высоты над уровнем моря, в том числе смены высотных поясов растительности в Андах, горах Мексики, на о-ве Teneriffe (при посещении его по дороге из Европы в Америку). На основании огромного фактического материала (собранный гербарий включал около 6000 видов растений, из которых более половины оказались новыми для науки) Гумбольдт смог сделать ряд существенных ботанико-географических выводов, изложенных им в ряде публикаций, прежде всего в работе "Идеи о географии растений" (1807). Полученное им геологическое образование помогло понять связь распределения растений не только с современными условиями произрастания, но и с прошлыми. В его работах содержатся данные и мысли и по этому вопросу. Гумбольдта справедливо относят к основоположникам исторической географии растений.

Гумбольдт из экологических факторов изучал только влияние на растения теплового режима, в частности изменения его с абсолютной высотой местности; значению остальных экологических условий, как климатических, так и эдафических, он уделял мало внимания. Тем не менее он был первым, изучавшим с применением точных методов распределение растений в зависимости от условий произрастания. Он заложил основы экологической географии растений.

Впервые высказанное Вильденовым положение об общественно и единично произрастающих растениях получило дальнейшее развитие в работах Гумбольдта, составившего перечень общественно произрастающих растений и отметившего значение их изучения, в том числе картирования. В этом заключены зачатки будущих представлений о растительных сообществах.

Группы общественно произрастающих растений определяют характер ландшафта и могут быть основанием для выделения и характеристики растительных областей. Для изученных им регионов Гумбольдт выделил вначале 17, а затем 19 форм растений, включая форму мхов, лишайников, шляпочных грибов. Тем самым Гумбольдт заложил начало выделению жизненных форм растений.

Изучив и блестяще описав растительность обширных территорий Южной Америки, Гумбольдт внёс значительный вклад во флористическую географию растений. Таким образом, Гумбольдт обосновал основные направления ботанической географии; его можно также считать основоположником географии растений. Его работы оказали большое влияние на первые этапы разработки проблем ботанической географии.

В дальнейшем шло интенсивное накопление данных в области флористической географии растений. Однако в некоторых работах содержались положения и общего значения. Так, датский ботаник Иоаким Ф. Скоу (1789-1852) в сводной работе "Ortlehre der Pflanzen" (Schouw, 1822) предложил для обозначения групп растений применять латинские названия, используя родовые названия господствующих растений с добавлением суффиксов -etum, -eta, например: Ericeta, Coryleta, Fagetum и т.д. Он также различал *plantae socialis*, *plantae gregariae*, *plantae solitariae* (социальные, групповые и одиночные растения).

Значительно дальше в понимании организации растительного покрова пошёл швейцарский ботаник Освальд Геер (1809-1883). В работе, посвящённой растительности кантона Гларус (Heer, 1835) он выделил следующие высотные пояса: монтанный, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный - и охарактеризовал каждый из них количеством видов деревьев, кустарников, полукустарников и трав, входящих в состав их растительности. В пределах высотных поясов он выделил "локалитеты", что соответствует растительным сообществам. Для характеристики участия видов в локалитетах им использовались обилие и общественность по десятибалльной шкале. Таким образом, в работах Скоу и Геера уже содержались элементы будущей фитоценологии.

Наибольшее развитие идеи Гумбольдта получили в работах немецкого ботаника Августа **Гризебаха** (Grisebach, 1814-1879). Будучи ещё молодым исследователем, он ввёл представление о ботанико-географических формациях. Под ними он понимал группировки растений, обладающих определённой физиономией (например, луг, лес) и характеризующихся либо одним доминирующим видом, либо группой родственных видов или даже совокупностью неродственных видов. Формации Гризебаха соответствуют пониманию растительного сообщества в широком смысле. Изучая верховые болота, Гризебах установил комплексность растительности - закономерное сочетание растительных группировок по элементам микрорельефа: на повышениях, на ровных местах, в понижениях. Гризебаху принадлежит первая сводная работа о растительности земного шара (Grisebach, 1872), переведённая на русский язык А.Н.Бекетовым (Гризебах, 1874-1877). В ней Гризебах продолжил начатое Гумбольдтом выделение основных форм растений; всего он выделил 54 формы, объединённые в 7 групп. В другой своей работе Гризебах различал уже 60 основных форм, объединив их по-прежнему в 7 групп (леса, кустарниковые формации, луга, тростниковые заросли, саванны, степи, пустыни).

В монографии "Растительность Земли" Гризебах, используя представление о формациях и об основных формах, охарактеризовал растительный покров нашей планеты. Эта книга долго была основным источником знаний о растительности земного шара. Исследования Гризебаха "привели обоснованную Гумбольдтом науку в новую блестящую эпоху...и претворили неопределённую физиономию растительности в науку о конкретных растительных сообществах" (Du Rietz, 1921). Гризебах был одним из первых, использовавших наименование "*геоботаника*" для учения о растительном покрове. Гризебах признавал его синонимом ботанической географии. Одновременно с Гризебахом этот термин применил и Ф.И.рупрехт (1814-1870), понимая под ним науку, изучающую взаимоотношения растительности с физико-географической средой.

Начальный период формирования фитоценологии

Наряду с Гризебахом несколько исследователей, работавших одновременно с ним, опубликовали работы, способствовавшие оформлению фитоценологии в недрах ботанической географии. Г.Лекок, изучавший луга Франции, выделил растительные группировки, назвав их ассоциациями, и употребил для обозначения участия отдельных видов в сложении растительности десятибалльную шкалу. Виды, имеющие балл 10, он называл доминантами; виды с баллами 6-9 - основными; с баллами 3-5 - дополнительными, а с баллами 1-2 - случайными (Lecoq, 1844). Следуя Гееру и Лекоку, десятибалльную шкалу участия растений использовал также Ю.Турман (Thurman, 1849).

Значительный вклад в формирование более точного представления о растительных сообществах внесён разносторонним исследователем, шведом **Хампусом фон Постом** (1833-1911). В 1851 г. он на основе изучения растительности Центральной Швеции сформулировал ряд важных положений. Объектом исследования он считал участки однородной растительности ("локали растительности"), которые объединялись в более крупные образования - "группы растительности". При описании локалей участие

каждого вида обозначалось по шестибальной шкале: г - очень мало; г - мало; р - местами; рf - довольно много; f - много; ff - очень много (Post, 1851).

Постом выделялись три группы растений: древесные (деревья, кустарники, кустарнички), разнотравье, злаковидные. Единицей изучения в ботанической географии признавались не виды, а группы растений, совокупность особей, одинаково приспособленных к определённым местообитаниям. Как основную задачу ботанической географии Пост рассматривал изучение объединений видов, произрастающих на определённой территории. Изучение мест произрастания растений (Pflanzenwohntort - стаций) - это первая задача ботанической географии. Определённые выше "станции" Пост подразделял на локалы растительности. Дю Ри* (Du Rietz, 1921, с.47) очень высоко оценил вклад Поста в зарождение фитоценологии. Он писал: "Среди создателей фитосоциологии Хампусу фон Посту принадлежит одно из первых мест. По научной ясности и методической точности он был значительно выше Гризебаха, а выделенные и описанные им растительные сообщества находятся на таком же уровне, как у Лоренца и Кернера. Он был первый, кто выделил разнотравные растительные сообщества и применял при их анализе точную методику на ограниченных площадях..."

Дальнейшее развитие учение о растительных сообществах получило в исследованиях **Лоренца** (J. R. Lorenz, 1858) и Кернера. Лоренц изучал растительность болот в предальпийской области. Отдельные болотные массивы он трактовал как "форму растительности" с подразделением её на "подформы" (верховые болота, травяные болота, типичные ольшанники, влажные верещатники), с последующим разделением их на типы, например на Eriophoreto-Sphagnetum, Calluneto-Sphagnetum, Cariceto-Hypnetum и т.п. Типы характеризуются их видовым составом и часто образуют комбинации, комплексы ассоциаций. По Гамсу (Gams, 1970), комбинации соответствуют его синузиям 1-го порядка (Gams, 1918). Исследования Лоренца были одними из первых, в которых выделялись мелкие единицы растительности, связанные с определёнными экологическими условиями. По ценотической значимости Лоренц выделял две группы видов: организующие, или доминирующие (Konstituierende), и случайные.

Антон **Кернер** (1831-1899) в книге, посвящённой описанию растительности придунайских стран (Kerner, 1863), считал, что растения объединены в формации и возникла необходимость выделения ботанической дисциплины для их изучения - "растительной физиогномики". Развивая положение Гумбольдта и Гризебаха об основных формах растений, он выделил 12 основных жизненных форм (Grundformen), в том числе деревья, кустарники, кустарнички, разнотравье и др. Растения, относящиеся к одной и той же жизненной форме, входящие в состав одной и той же формации, по Кернеру, образуют группировки, названные им "Bestand" - "бештанд", а в последующих публикациях - "Genossenschaft" ("сотоварищества"). Это положение Кернера в дальнейшем послужило основой для разработки учения о синузиях. Бештанды могут образовывать слои (Schichten), располагающиеся друг над другом. Так возникло представление о ярусности. Кернер привёл пример - еловый лес, где имеются три яруса: древесный, образованный елью, травяной, образованный папоротниками, и моховой**. Бештанды могут существовать как самостоятельно, так и входить в состав других растительных сообществ. Так, бештанд "Calluna" может существовать самостоятельно в верещатниках и входить в леса как ярус.

Иные подходы к изучению растительности осуществлял **Сендтнер** (O.Sendtner, 1814-1853). Он изучал "группировки растений" (Pflanzengruppen), приуроченные к различным местообитаниям, выясняя распределение их в зависимости от экологических условий. Сендтнер - один из первых представителей эколого-топологического (по А.П.Шенникову - фитотопологического) направления в фитоценологии. Участие

* Выступая на 10-м Международном ботаническом конгрессе, Du Rietz заявил, что его фамилия произносится как "Дю Ри". Смотри также статью В.С.Доктуровского от 1925 г.

** Ярусное сложение лесных и луговых сообществ было ранее описано лесоводами и луговодами, но это не оказало влияния на разработку вопроса геоботаниками.

отдельных видов растений Сендтнер оценивал по пятибалльной шкале: 1 - изолированно, 2 - редко, 3 - рассеянно, 4 - распространено, 5 - обычно.

Изучение ярусности, начатое Кернером, было продолжено шведом Рагнором Гультом (1857-1899), работавшим в Финляндии. В работе, посвящённой растительности Северной Финляндии (Hult, 1881), он выделил 43 жизненные формы растений, объединив их в 10 основных форм (Grundform). В понимании Гульта, могут существовать как одноярусные формации (например, *Cladineta pura* и *Diapensieta pura*), так и многоярусные, к которым относятся леса. Для лесов Северной Финляндии Гульт выделил 7 ярусов: 1-й ярус - напочвенный (высотой до 3 см), 2-й ярус - низких травянистых растений (до 10 см), 3-й ярус - травянистых растений средней высоты (до 30 см), 4-й ярус - высоких травянистых растений (до 80 см), 5-й ярус - кустарников (высотой до 2 м), 6-й ярус - низких деревьев (до 6 м), 7-й ярус - высоких деревьев (до 15 м). Кустарнички, очевидно, вошли у Гульта в травяные ярусы. Растения одних жизненных форм входят в состав только доного яруса, например мхи и лишайники, а растения других жизненных форм могут входить в состав двух ярусов, например форма *Ledum* - во 2-й и 3-й ярусы, а форма *Myrtillus* - в 3-й и 4-й ярусы.

Группировки жизненных форм, образующих ярусы, Гульт подразделил на

- чистые, сложенные растениями одной жизненной формы (*Pinus-formen*; *Myrtillus-formen* и др.);
- смешанные, состоящие из растений двух или большего числа жизненных форм в пределах одного и того же яруса (например, *Pinus-formen* + *Betula-formen*; *Polytrichum-formen* + *Cladonia-formen*);
- сгруппированные, состоящие из растений двух или более жизненных форм в слившихся воедино ярусах (например, *Salix-Milium-* и *Geranium-formen*).

Гульт обратил внимание на то, что ярусы, образованные одним и тем же видом, могут входить в состав различных формаций. Им обосновано представление о близнецовых формациях, в которых имеются общий ярус (образованный одним и тем же видом) и ярусы, образованные другими видами. Например, близнецами будут группы сообществ, имеющих общий ярус, образованный *Vaccinium myrtillus*, с древесным ярусом, образованным елью, либо сосной, либо берёзой. Гульт учитывал горизонтальную выраженность ярусов по пятибалльной шкале покрытия (в %), усовершенствованной его учеником Р.Сернандером; эта шкала получила название шкалы Гульта-Сернандера (1 балл - до 6.25%; 2 балла - 6.25-12.5%; 3 балла - 12.5-25%; 4 балла - 25-50%; 5 баллов - более 50%)*.

Для обозначения участия отдельных видов в сообществах Гульт применял двенадцатибалльную шкалу, генерализованную в пятибалльную: $r+rr = 1$ балл (*solitarius* - единично); $1+2 = 2$ балла (*parcus* - редкий); $3+4 = 3$ балла (*sparsus* - рассеянный); $5+6+7 = 4$ балла (*copiosus* - обильный); $8+9+10 = 5$ баллов (*socialis* - сплошной покров).

Гульт также разработал метод графического отображения ярусности, который даёт представление о числе ярусов и выраженности их вертикальной мощности, горизонтальной развитости, о слагающих их жизненных формах растений.

По Клементсу (Clements, 1916), Гульт был первым исследователем, осознавшим значение развития растительности и проводившим систематическое изучение сукцессий растительности в пределах определённого региона. Он пришёл к выводу, что распределение растительных сообществ может быть понято только при прослеживании развития растительности от голой почвы или воды до доминирующих в настоящее время в регионе формаций. Он заложил некоторые общие принципы изучения растительности и первым выявил сущность климакса. В своём классическом исследовании растительности Блекинга в Южной Финляндии (Hult, 1885), Гульт проследил сукцессии каждой промежуточной формации к климаксу. Он описал сукцессии на лугах, в верещатниках,

* Более удобна для практического применения шкала Сернандера: 1 балл - 0-5%; 2 балла - 5-10%; 3 балла - 10-20%; 4 балла - 20-50%; 5 баллов - 50-100%.

лесах, на болотах, при зарастании водоёмов, выделив семь климаксов; особое внимание он уделил изучению сукцессий, возникающих после пожаров в лесах.

Работами Гульта завершается ботанико-географический период становления фитоценологии. За это время определился основной объект фитоценологии - растительное сообщество, описанное под разными названиями отдельными исследователями (формация, локаль растительности) и характеризующееся видовым составом растений, участие которых определялось по рёх-, пяти- и десятибалльным шкалам. Было разработано представление о ярусности, начато изучение сукцессий. В то же время возник другой очень мощный источник формирования фитоценологии - учение Ч.Дарвина.

Влияние Дарвина на развитие фитоценологии

Основное значение для развития фитоценологии имело обоснование Дарвином распределения организмов в зависимости от трёх групп факторов: свойств организмов, внешней среды, взаимоотношений с другими организмами. Причём свойства организмов, по Дарвину, в значительной степени определяются их взаимоотношениями с другими организмами, с которыми они совместно обитают. Дарвин писал: "Строение каждого органического существа самым существенным, хотя иногда и скрытым, образом связано со всеми другими органическими существами, с которыми они конкурируют из-за пищи или местообитания и которыми они питаются или от которых спасаются" (с.323)*.

По Дарвину, "так как производится более особей, чем может выжить, в таком случае должна возникать борьба за существование между особями того же вида, либо между особями различных видов, либо с физическими условиями жизни" (с.316). Дарвин внёс существенный вклад в выяснение отдельных форм "борьбы за существование". Влияние внешних факторов он рассматривал на примере значения климатических условий, отметив, что воздействие климата на организм нельзя признать независимым от борьбы за существование в силу того, что климат влияет главным образом на сокращение пищи, он вызывает самую жестокую борьбу между особями, всё равно - одного и того же или различных видов, питающихся одной и той же пищей. Даже в тех случаях, когда климатические условия, например сильный холод, действуют непосредственно, всегда более страдают менее сильные особи" (с.319). Это высказывание Дарвина относится как к животным, так и к растениям.

Ещё более определённо своё отношение к значению абиотической среды Дарвин высказал следующими словами: "Передвигаясь с юга на север или из влажной страны в сухую, мы неизменно замечаем, что некоторые виды мало-помалу редуют и наконец исчезают; так как перемена климата бросается в глаза, то мы склонны приписать все явления его непосредственному действию. Но такое воззрение ложно; мы забываем, что каждый вид, даже там, где он всего изобильнее, в какой-нибудь период своего существования постоянно подвергается громадному истреблению врагами или конкурентами за то же место и пищу; если же ничтожное различие в климате будет сколько-нибудь благоприятствовать этим врагам или конкурентам, то число их начинает увеличиваться, а так как каждая область уже перенаселена обитателями, то численность других видов должна убывать. Что климат действует главным образом косвенно, благоприятствуя другим видам, сы ясно видим из того громадного числа растений, которые превосходно выносят климат в наших садах, но которые никогда не натурализуются, так как не могут конкурировать с нашими местными растениями или противостоять истреблению их нашими животными" (с.320). Только в крайних условиях (полярные страны, снеговые вершины, настоящие пустыни) "борьба за жизнь ведётся исключительно со стихиями" (с.320).

* Здесь и далее указаны страницы из книги "Происхождение видов" Ч.Дарвина (Соч. Т.3. М., 1939).

Дарвин отметил значение численности особей для успеха вида в борьбе за существование. Он писал: "Во многих случаях значительное число особей одного и того же вида, сравнительно с числом его врагов, представляет абсолютно необходимое условие для его сохранения" (с.320). Очевидно, что имеет значение не только число врагов, но и число конкурентов. Дарвин обосновал необходимость изучения изменений численности видов и особей и сам провёл наблюдения и эксперименты, имеющие значение для важного отдела фитоценологии - демографии организмов (раздела, который интенсивно разрабатывался фитоценологами в XX столетии).

Дарвин проследил судьбу всходов, возникающих из семян в растительных сообществах, установил их огромную гибель и её причины. Он писал: "У растений наблюдается в широких размерах истребление семян, но на основании некоторых сделанных мною наблюдений оказывается, что проросшие семена чаще всего погибают оттого, что проросли на почве, уже густо заросшей растениями" (с.319). Но всходы погибают не только в результате конкуренции со взрослыми растениями. Дарвин писал: "Сеянцы истребляются также в большом количестве различными врагами, так, на клочке земли в три фута длиной и в два шириной, вскопанном и расчищенном, где появившиеся растения не могли быть заглушены другими, я сосчитал все сеянцы наших сорных трав, и оказалось, что из 357 взошедших не менее чем 295 были истреблены главным образом слизняками и насекомыми" (с.319). Это было первое использование площадок определённого размера для выяснения изменения численности особей растений, и поскольку при этом были изменены условия произрастания растений, а именно устранена конкуренция со взрослыми растениями (участок был "вскопан и расчищен"), то Дарвина можно рассматривать как основоположника экспериментальной фитоценологии.

Особый интерес представляют результаты наблюдений Дарвина над изменениями, которые произошли в течение 25 лет на вересчатнике площадью в несколько сот акров, засаженном сосной и огороженным, что исключало влияние выпаса скота. Дарвин писал: "перемены в природной растительности в засаженной сосной части были значительны и превышали то различие, которое обыкновенно наблюдается при переходе от одной почвы на совершенно иную; не только относительное число растений вересковой формации совершенно изменилось, но появилось 20 новых видов (не считая злаков и осок), не встречающихся на вересковой равнине. Но влияние на насекомых было ещё бóльшим: так в сосновой посадке стали обычными шесть видов насекомоядных птиц, не встречающихся на остальной равнине" (с.321). Таким образом, Дарвин одним из первых описал сукцессию растительности, обусловленную внедрением нового вида.

Однако необходимо вспомнить, что намного раньше Дарвина обосновал положения о существовании взаимоотношений, особенно о конкуренции между растениями при их совместном произрастании, Огюст Пирам Декандоль (De Candolle, 1820). Это было известно Дарвину, он писал: "Старшие Декандоль и Лайель обстоятельно и филозофски показали, что все органические существа подвергаются суровой конкуренции" (с.315).

Огюст Пирам Декандоль подчёркивал значение борьбы за существование между растениями при их распределении. Он писал (De Candolle, 1820, цит. по: Шенников, 1948): "Все растения страны, как и все растения данной станции, находятся в состоянии войны друг с другом; все способны здесь питаться и размножаться, но одно, случайно занявшее это место первым, исключает ряд других; более крупное замещает маленьких, долголетнее - малолетних, плодовитое - менее плодовитых или не очень быстро размножающихся. В этой постоянной борьбе есть две главные особенности, которые обуславливают местное распределение растений. Первое - потребность каждого растения в зависимости от его организации в определённых условиях существования; без них они не могут существовать. Второе - неодинаковая способность различных видов удерживать занимаемые места. У одних видов границы пригодных для них условий очень узкие, у других - широкие. Если растение оказывается в неподходящих для него

условиях, оно слабеет. Поэтому, побеждая в одних условиях, в других оно бывает побеждённым".

Таким образом, О.П.Декандоль показал значение борьбы за существование между растениями для организации растительного покрова. Он выделил и охарактеризовал отдельные формы взаимоотношений между растениями при их совместном произрастании, а также обосновал выделение особой научной дисциплины - экологии растений, названной им "эпирреологией". Однако его работы не оказали влияния на становление фитоценологии, вероятно, потому, что в то время ботаники не были подготовлены к восприятию содержащихся в них идей. Даже после опубликования "Происхождения видов" Ч.Дарвина потребовалось несколько десятилетий для осознания значения для организации растительных сообществ взаимных отношений между растениями, входящими в их состав".

Очень интересная теоретическая работа немецкого ботаника Карла Негели (Naegeli, 1874) не оказала влияния на развитие фитоценологии; о ней вспомнили лишь через 100 лет (Harper, 1975). Негели впервые в фитоценологии использовал математику при изучении взаимоотношений между растениями.

Идеи Дарвина были широко использованы Сергеем Ивановичем **Коржинским** (1861-1900) в его монографии "Северная граница чернозёмно-степной области восточной половины европейской России в ботанико-географическом отношении" (1888-1891). Этот труд, особенно вторая его часть, оказал большое влияние на развитие фитоценологии в России. В нём обосновано значение для организации растительного покрова борьбы за существование между растениями. С.И.Коржинский писал: "Признавая на словах борьбу за существование, на самом деле относить все явления за счёт климатических и почвенных условий есть, по моему мнению, большая логическая ошибка" (1891, с.173). "Исход борьбы за существование зависит всегда от двух сфер явлений: во-первых, от отношения конкурирующих форм к внешним условиям, т.е. к климату, почве и т.п.; во-вторых, от их внутренних жизненных свойств, дающих те или иные шансы на борьбу" (там же). "Не отрицая, конечно, зависимости растительности от климатических и других физико-географических элементов, я позволю себе высказать моё убеждение, что растительный покров сам заключает в себе нечто самобытное, самостоятельное, что даёт ему возможность до известной степени бороться с неблагоприятными внешними условиями, что создаёт само требуемую обстановку, что позволяет существовать одним видам, вытесняет другие и т.п., что растительный покров может сам в себе сочетать зачатки изменений вследствие постепенно нарабатывающихся социальных отношений между различными формами, их взаимных приспособлений, внедрения и укоренения новых пришельцев и т.п., в силу чего смена как отдельных видов, так и целых формаций и глубокие изменения характера растительности могут происходить совершенно самостоятельно, помимо всяких изменений климата" (1891, с.64). "Растительный покров, одевающий землю, не представляет чего-либо постоянного, неподвижного, но изменяется непрерывно в своём составе и характере" (1891, с.144). И ещё: "Во многих случаях мы не можем признать существующее распределение формаций за постоянное, обусловленное физическими факторами, но скорее лишь за одну стадию в непрерывном изменении растительного покрова" (1891, с.50). Таким образом, Коржинский отмечает широкое распространение сукцессий, обращая особое внимание на эндогенные.

Коржинский дал определение формации, в котором проявилось влияние Дарвина: "Как результат многовековой борьбы за существование, в каждой стране вырабатываются из видов, наиболее жизненных и приспособленных к данным климатическим условиям, особые комбинации форм, образующие так называемые растительные формации. Эти формации суть устойчивые формы общежития растений, формации суть ботанико-географические единицы. Они определяют своим составом характер растительного покрова страны. Присутствие или отсутствие какого-либо вида в данной местности обуславливаются кроме климатических и топографических условий также присутствием или отсутствием соответствующей формации... растительного

царства" (1888, с.78). Слово "ассоциация" в смысле "растительное сообщество" Коржинский употребляет в ряде мест своей монографии. Формации Коржинский объединяет в фации. Он пишет: "Фацией я называю комплекс родственных формаций, обуславливающих своей сложностью тот или другой характер флоры" (1888, с.82). В изученном им регионе он выделил две фации - лесную и степную.

В лесных формациях Коржинский выделял четыре горизонта (яруса), отмечая, что "этим расположением органов в различных горизонтах достигается более полная утилизация пространства, что на известном участке может существовать большое число индивидуумов" (1888, с.100). В многоярусности Коржинский видел признак совершенства: чем больше ярусов в формации, тем более она выработана и "закрыта" для вторжения чужих видов. В сложной ярусной организации леса Коржинский видел причину, обуславливающую победу леса над степью. Коржинский, в отличие от И.К.Пачоского, не говорил об особой "науке о растительных сообществах", но, видимо, понимал необходимость такой научной дисциплины. Он писал: "В настоящее время в науке всё более и более укореняется воззрение, что растительный покров каждой страны не представляет случайную смесь видов, из которой каждый зависит лишь от климатических и вообще физико-географических условий, но состоит из организованного комплекса форм, ассоциированного по известным законам, раскрытие которых составляет одну из великих задач ботанической географии" (1888, с.77).

К сожалению, Коржинский не продолжил столь блестяще начатых исследований в области ботанической географии. Его работы, как, впрочем, и другие работы, опубликованные на русском языке, остались неизвестными для зарубежных учёных.

Вскоре после опубликования Ч.Дарвином "Происхождения видов" (1859), в 1866 г., Эрнст Геккель обосновал создание экологии - науки об отношениях организмов к окружающей среде, а в 1877 г. Мебиус ввёл в биологию представление о биоценозе. В 1895 г. в Копенгагене на датском языке была опубликована книга профессора Копенгагенского университета Евгения Варминга (1841-1924) "Plantensamfund: Grundtraek af den økologiske Plantegeografi", что, судя по переводу книги на немецкий язык в 1896 г. (второе издание в 1902 г.), означает "Учебник экологической географии растений: Введение в познание экологии растительных сообществ". Книга была переведена на польский язык (в 1900 г.), дважды (в 1901 и 1902 гг.) на русский язык (с первого и со второго немецких изданий), а позднее (в 1909 и 1925 гг.) на английский язык. Она оказала огромное влияние на дальнейшее развитие фитоценологии во многих странах, в частности повлияла на американских учёных Г.Клауса (Чикаго) и Ф.Клементса (Небраска), а также на крупнейшего английского фитоценолога А.Тенсли (Кембридж). Н.И.Кузнецов (1901) назвал книгу Варминга замечательной и полагал, что она должна стать настольной для ботаников, изучающих растительный покров.

Варминг (Warming) родился в западной части Дании, в Ютландии. Сразу после окончания Копенгагенского университета он три года (с 1863 по 1866) провёл в Бразилии, изучая саванны (кмапосы) и тропические дождевые леса. Помимо Бразилии он посетил Гренландию, Финляндию, европейское Средиземноморье, многие другие регионы Западной Европы, Антильские острова, Венесуэлу и, конечно, многие районы Дании. Он смог ознакомиться с разнообразной растительностью от Арктики до тропиков. Повсюду он изучал (и не только как морфолог, но и как анатом и физиолог растений) жизненные формы растений, приспособления, обеспечивающие им возможность произрастать в разнообразной среде. Он был разносторонним исследователем, сочетая в себе не только широкий географический кругозор, но и глубокое понимание жизни растений. Основными объектами исследования Варминга были не только жизненные формы растений, но и растительные сообщества (Verein) и классы растительных сообществ. Сообщества характеризовались тремя признаками: внешним видом (физиономией), составом жизненных форм и "экономией", являющейся "функцией биотических и абиотических признаков сообщества".

В основу рассматриваемой книги Варминга положены его лекции в Копенгагенском университете. Во вводной части книги определяются задачи экологической географии растений, которые состоят в выяснении, каким образом растения и растительные сообщества создают свой внешний вид и жизненные отправления в зависимости от воздействия внешних экологических факторов. Самой важной задачей экологической географии растений признаётся анализ жизненных форм. Следующая задача экологической географии растений - изучение растительных сообществ, в состав которых обыкновенно входят виды очень разнообразных жизненных форм. Здесь Варминг отмечает, что "между растительными сообществами, само собой разумеется, почти никогда нет резких разграничений, но существуют многочисленные переходы" (Варминг, 1901, с.9)*. В этом положении Варминг, по существу, предваряет развитое впоследствии представление о непрерывности растительного покрова. Варминг включил в свою формулировку слова "само собой разумеется". Очевидно, что в то время вопрос о дискретности растительных сообществ ещё не возникал.

Следующий большой раздел книги посвящён экологии растений. В нём рассмотрены, для своего времени разносторонне и глубоко, воздействия отдельных экологических факторов на растения. Особое внимание уделено водному режиму. Подчёркнуто значение взаимоотношений между растениями в их отношении к отдельным экологическим факторам.

Очень интересен и содержателен второй раздел книги, посвящённый сожительству организмов. В нём рассматриваются вопросы, получившие в настоящее время наименование "консортивные отношения". Среди них: взаимоотношения растений с животными (опыление, распространение диаспор и др.); паразитизм; мутуализм; комменсализм. Среди явлений мутуализма рассмотрены: образование микоризы; соительство бобовых с клубеньковыми бактериями; ольхи, лоха и др. с актиномицетом *Frankia*; связь растений с сине-зелёными водорослями (цианобактериями), в частности, проникновение *Nostoc* в ткани сфагновых мхов; эпифиты; лианы. Под комменсализмом Варминг, в отличие от современной трактовки этого термина, понимал "связь между видами, разделяющими между собой запас пищи в воздухе и в почве, едящими за одним столом" (с.133), т.е. конкуренцию за ресурсы. О достаточно глубоком понимании Вармингом этого явления свидетельствуют следующие высказывания: "В каждом сообществе есть виды, в высшей степени различающиеся между собой по своим требованиям к свету, теплу, пище и пр. ... можно даже представить себе случай, что один вид будет нуждаться именно в том, чем другой пренебрегает: оба вида дополняют друг друга в деле заполнения и использования почвы" (с.136). "Обыкновенно некоторые виды оказываются более мощными... другие стоят в зависимости от первых, например они находят наиболее подходящее для себя место произрастания в их тени или на их остатках" (с.137). "Известную роль может играть то обстоятельство, что разные виды принимают пищу не в одно и то же время" (с.137).

Учитывая "зависимость растения от воды и отношение растения к воде" (с.142), Варминг выделил четыре класса сообществ: гидрофитную растительность, ксерофитную растительность, галофитную растительность и мезофитную растительность - и дал обстоятельное описание этих типов с упором на экологию.

Впоследствии Варминг (по-видимому, совместно с М.Валем) создал развёрнутую экологическую классификацию растительности, в которой учтено влияние не только увлажнения, но и других экологических факторов (Warming, 1909).

А. Очень сырая почва.

1. Гидрофиты (водные ассоциации).
2. Гелофиты (болота травяные и лесные, но не сфагновые).

В. Физиологически сухая почва.

3. Оксифиты (на кислой почве, например сфагновые болота).

* Ниже все ссылки на страницы также даны на издание 1901 г.

4. Психрофиты (на холодной почве, например растительность тундр).
 5. Галофиты (на засоленной почве).
- С. Физически сухая почва.
6. Литофиты (на камнях).
 7. Псаммофиты (на песках).
 8. Ксерофиты (на сухих местах).
- Д. Очень сухой климат.
9. Эремофиты (пустыни и степи).
 10. Псилофиты (саванны).
 11. Скирофиты (жестколистные деревья и кустарники).
- Е. Физически или физиологически сухая почва.
12. Хвойный лес.
- Ф. Мезофитная растительность.
13. Мезофиты.

В этой классификации чувствуется влияние Шимпера (физиологическая сухость). Многие термины, использованные Вармингом (иногда в несколько ином смысле), и сейчас широко применяются в экологии растений и в фитоценологии*.

Последний раздел книги озаглавлен "Борьба между растительными сообществами", под которой Варминг понимал сукцессии растительности. Во вводной части к этому разделу он пишет: "Каждое небольшое изменение в жизненных условиях тотчас же нарушает устойчивое до сих пор равновесие, т.е. вызывает немедленно перемещение и изменение во взаимоотношениях групп" (с.464).

Клементс (Clements, 1916) рассматривает варминга как пионера изучения сукцессии на песчаных дюнах морских побережий, выделившего восемь стадий: 1) водоросли; 2) железосерные бактерии; 3) псаммофильные галофиты; 4) подвижные белопесчаные дюны; 5) стационарные серые дюны; 6) дюнные верещатники; 7) дюнные кустаники; 8) дюнные леса. В книге кратко описана эта сукцессия, а также ряд других первичных сукцессий. Отмечено участие в начальных стадиях сине-зелёных водорослей (цианобактерий). Много внимания уделено пирогенным сукцессиям. Рассмотрены некоторые закономерности, в том числе возможность выделения "первоначальных, переходных и окончательных растительных сообществ".

Как отмечает Варминг, смены сообществ происходят в результате медленного изменения почвы под воздействием растений. Этот вопрос рассмотрен в особой главе. Изменения, происходящие при сукцессиях, обусловлены изменениями во взаимоотношениях видов растений, а они связаны с различиями в отношении видов к "экологическим факторам... и с разнообразием биологических особенностей жизненных форм" (с.492). Значение имеет также более раннее поселение видов. В результате происходящих процессов достаются: 1) распределение видов в естественные сообщества; 2) непрерывное изменение состава растительности по всей Земле (с.494).

И в настоящее время многое в книге Варминга звучит современно, эта работа была очень крупным продвижением в разработке проблем фитоценологии в конце XIX столетия. Книга Варминга - по существу, первое учебное пособие по геоботанике в широком её понимании. Варминг опубликовал много других ценных работ, но они были изданы на датском языке и не оказали должного влияния на развитие науки в других странах.

Почти одновременно с книгой Варминга а именно в 1898 г., был опубликован труд **Шимпера** (A. Schimper, 1856-1901) "География растений на физиологической основе", которую точнее можно было бы назвать "География растений на физиолого-экологической основе". В подходах Варминга и Шимпера много общего, их часто объединяют как основоположников экологического подхода в геоботанике. Шимпер

* Термины "hydrophyle" и "xerophyle" были ранее предложены Турманом.

провёл многочисленные экспедиции, особенно в тропические страны. На основе своих наблюдений, а также имеющихся в литературе сведений он дал описание растительности земного шара, значительно превосходящее по глубине сводку Гризебаха. Для Шимпера характерны широта и глубина описания растительности. Он уделял много внимания эпифитам, лианам, паразитам, а также взаимоотношениям между растениями и животными. Группы лиан, эпифитов, паразитных растений, сапрофитов он выделял в сотоварищества (*Genossenschaft*), входящие в состав растительных сообществ. Группу сапрофитов выделял и Варминг. В настоящее время известно, что сапрофиты являются специализированными микосимбиотрофами, которые иногда паразитируют на деревьях, используя грибной симбионт, как это установлено для поддельника.

Шимпер, как и Варминг, из всех экологических факторов, влияющих на распределение растений, придавал наибольшее значение увлажнению. Он различал три группы растений: гигрофиты, ксерофиты и трофофиты. Под трофофитами он понимал растения, произрастающие, смотря по сезону года, то при обильном, то при скудном обеспечении водой. Водный режим через особенности транспирации определяет жизненные формы растений. Обеспечение растений водой зависит как от климата, так и от почвы; в определённых условиях, несмотря на обилие воды, растения имеют ксероморфное строение, так как испытывают физиологическую сухость. Книга Шимпера (она переиздавалась, в том числе с дополнениями) долго служила основным источником сведений о растительности земного шара и способствовала физиолого-экологическому подходу к изучению растительности.

Влияние на разработку проблем фитоценологии, особенно в Германии, Австрии, Венгрии в конце XIX - начале XX столетия, оказал ученик Гризебаха Оскар Друде (*Drude*, 1852-1933). Его работы были посвящены развитию представлений Гризебаха о формации и об основных (жизненных) формах растений. В окончательном виде он дал следующее определение формации (*Drude*, 1913, с.217): "Формация - это отвечающие определённым климатическим и почвенным условиям единицы, характеризующиеся определёнными господствующими и направляющими физиономическими жизненными формами". По объёму они более или менее соответствуют современным группам формаций (Трасс, 1977).

Книга Друде (*Drude*, 1896) "Фитогеография Германии" послужила образцом для создания фитогеографических монографий, в частности "Фитогеографии Небраски" (*Pound, Clements*, 1898). Друде предложил безразмерную шестибалльную шкалу обилия, очень близкую к шкале Гульта. Она не получила широкого распространения в странах Западной Европы, но широко использовалась в России, где впервые была использована А.Я.Гордягиным (1900-1901).

Датский ботаник Христиан **Раункьер** (*Raunkier*, 1860-1938) вошёл в историю геоботаники как создатель оригинальной классификации жизненных форм растений и метода определения встречаемости видов растений в растительных сообществах. В обоих случаях Раункьер стремился к введению в геоботанику объективных подходов и методов: жизненные формы растений он предложил выделять по положению почек возобновления над поверхностью почвы в течение периодов, неблагоприятных для роста растений (низкие температуры, недостаточное обеспечение водой). В его системе жизненных форм пять групп: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты, терофиты - с дальнейшими подразделениями (подробнее см. в разделе о жизненных формах). Эта система получила широкое признание и используется по настоящее время.

Раункьер распределил выделенные им типы в девять классов жизненных форм растений (мега-, мезо-, микро- и нанофанерофиты, эпифиты, стеблевые суккуленты, хамефиты, гемикриптофиты, геофиты, гело- и гидрофиты, терофиты). Процентные соотношения видов - представителей этих классов во флоре соответствующего региона составляют её "биологический спектр", отражающий особенности климата региона. В соответствии с особенностями биологических спектров выделялись климаты фанерофитов, хамефитов и т.п. Биологические спектры отдельных регионов

сравнивались с "нормальным биологическим спектром", выведенным вначале из 400, а затем из 1000 видов мировой флоры. Представление о "биологических спектрах" подверглось критике, в частности со стороны Варминга. Отмечалось, что состав спектров определяется не только климатом, но и эдафотопическими условиями, а также историей формирования флоры и деятельностью человека. Подчёркивалось также, что наибольшее отражение климат получает в составе преобладающих видов растений. Тем не менее составление биологических спектров (для регионов, типов растительности) получило широкое распространение).

Метод определения встречаемости видов был разработан Раункьером с целью дать количественную оценку участия видов, входящих в состав растительных сообществ. Он состоял в учёте присутствия отдельных видов на учётных площадках определённого размера, закладываемых в повторном сообществе в определённой повторности. В результате получались числа (процент встречаемости) видов в изучаемых сообществах. По наблюдениям Раункьера, проведённым в буковом лесу, для получения точных данных о встречаемости видов достаточно провести учёты на 10 площадках по 10 м², на 20 площадках по 1 м², или на 50 площадках по 0.1 м², или на 200 - по 0.01 м².

Метод Раункьера позволяет более полно выявлять видовой состав изучаемых сообществ, так как при внимательном рассмотрении мелких учётных площадок можно было учесть виды, присутствующие лишь в угнетённом или в виргинильном состоянии. Однако метод не всегда даёт точное представление об участии видов растений в сообществе; более того, он может дать искажённую оценку их участия, в частности, при неравномерном распределении особей в виде групп. Метод даёт представление не об участии видов в сообществах, а об их распределении в пределах сообщества. Его ценность возрастает, если на площадках учитывается не только присутствие, но и проективное покрытие видов, хотя бы по упрощённой, например пятибалльной, шкале.

Против применения метода Раункьера высказался ряд исследователей. Л.Г.Раменский писал, что встречаемость, определённая методом Раункьера, имеет, "несомненно, различный смысл для растений крупных и мелких, распространённых по территории равномерно, диффузно, скученных в заросли разной величины. Встречаемость представляет чрезвычайно сложную функцию размеров, числового обилия и характера распределения растений по территории" (Раменский, 1927, с.108).

Фитоценологические школы в Западной Европе

В начале XX столетия в Западной Европе возникли две фитоценологические школы: уппсальская и франко-швейцарская (школа Цюрих-Монпелье). Возникновение *уппсальской школы* тесно связано с работами Поста, Гульта, Сернандера. Наибольшее развитие направление уппсальской школы получило в трудах Г.Эйнара **Дю Ри** (Du Rietz, 1895-1967).

Особенно полно основные положения уппсальской школы были сформулированы в работе четырёх авторов - "уппсальского квартета" (Du Rietz, Fries, Oswald, Tengwall, 1920), а также в докторской диссертации Дю Ри (Du Rietz, 1921). В работе "уппсальского квартета" сформулированы законы константности видов. Константными признаются виды, встречающиеся в 90% учётных площадок в пределах изучаемой ассоциации. В пределах ассоциаций константы обычно представлены значительным числом видов (35-82% от общего их числа), они часто преобладают в сложении сообществ. Помимо константных в состав ассоциации входят аксессуарные (дополнительные) и акцидентные (случайные) виды. Аксессуарные виды могут переходить в константные при увеличении размеров учётных площадок. Акцидентные виды в константы не переходят.

Ими же было предложено следующее определение ассоциации: "Ассоциация - это растительное сообщество с определёнными константами и определённой физиономией". Введено представление о минимальном ареале ассоциации, т.е. о наименьшей площади, на которой выявляются все константы данной ассоциации. Для установления

минимального ареала ассоциации проводятся учётные площадки возрастающих размеров, например 0.25 м², 1.0 м², 4 м², 16 м². Проведя соответствующие исследования, Дю Ри (Du Rietz, 1921) пришёл к выводу, что в относительно бедных видами сообществах Скандинавии минимальные ареалы обычно равны 1-4 м².

Дю Ри считал, что "отдельные виды прошли бóльшую часть их филогенетического развития внутри ассоциаций, в которых они теперь живут, или в ныне вымерших ассоциациях, из которых настоящие постепенно развились. Закономерная внутренняя структура в каждой ассоциации возникла и развилась в связи с процессами отбора и новообразования в интенсивной борьбе за существование" (Доктуровский, 1925, с.94).

Дю Ри был сторонником наличия резких границ между сообществами. Даже после признания большинством фитоценологов концепции непрерывности растительного покрова в 1964 г. он, выступая на 10-м Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге, утверждал, что где бы он ни работал (от Скандинавии до Новой Зеландии), он везде наблюдал резкие границы между растительными сообществами.

Проверка данных Дю Ри о константных видах и о размерах минимального ареала ассоциаций, проведённая многочисленными исследователями как в нашей стране, так и за рубежом, не подтвердила выводы Дю Ри. Было показано, что число констант возрастает при увеличении размеров учётной площади и, как правило, минимальный ареал значительно превышает тот, что установлен Дю Ри. М.С.Шалыт (1935), изучив степную растительность, пришёл к выводу, что минимальный ареал ассоциаций установить невозможно, а число констант возрастает с увеличением площади учёта.

Л.Г.Раменский (1927) на разнотравном лугу изучил 640 площадок по 0.25 м², составляющих вместе сплошную площадь в 160 м² (10 квадратов по 16 м²), и установил, что "кривые нарастания встречаемости для отдельных видов растений при переходе от площадок в 0.25 м² к метровым и последовательно к 4- и 16-метровым чрезвычайно разнохарактерны и в простую форму логарифмической кривой уложены быть не могут. Некоторые кривые дают замедленное восхождение, многие - ускоренное или близкое к равномерному. Дифференциации на классы константности не имеется; наоборот, при дальнейшем увеличении размеров учётных площадок всё новые виды будут входить в высший класс константности" (с.108).

Постепенно Дю Ри и его последователи отказались от первоначальных положений о значении константных видов и стали признавать значение характерных и дифференциальных видов, т.е. приблизились к положениям, развиваемым представителями школы Браун-Бланке.

Уппсальской школой был развит подход к выделению мелких таксономических единиц - социаций (термин Э.Рюбеля) - как основных единиц растительного покрова; критерий для выделения социации - одни и те же доминанты во всех ярусах. Описания проводились на площадках в 1 м² и даже в 0.25 м², чем достигалась гомогенность описываемой растительности. При таком подходе выделялось очень большое число социаций. Так, Освальд (Oswald, 1923) при изучении болотного массива Комоссе площадью в 40 квадратных миль выделил 164 социации. Н.Я.Кац (Katz, 1929) при изучении шести небольших низинных болот на севере Московской губернии выделил 81 социацию.

На 6-м Международном ботаническом конгрессе в Амстердаме в 1935 г. по предложению Дю Ри были приняты следующие рекомендации: 1) использовать термин "социация" для единиц растительности, характеризуемых главным образом доминантами различных ярусов; 2) использовать термин "ассоциация" для единиц растительности, характеризуемых главным образом с помощью характерных и дифференциальных видов в смысле фитосоциологии Цюрих-Монпелье. Социационный метод получил довольно широкое распространение в ряде стран, в особенности в СССР, в частности у представителей так называемой московской школы (Н.Я.Кац), но был раскритикован и не получил дальнейшего развития.

Работы представителей уппсальской школы, несмотря на неподтвердившиеся теоретические основы, оказали положительное влияние на развитие фитоценологии. Они "помогли исследователям обратить внимание на необходимость анализировать состав растительности, её строение точными и -сравнимыми методами на основе массового аналитического материала" (Трасс, 1977, с.132). Под влиянием исследований уппсальской школы, а также в результате проверки основных её положений были детально изучены разнообразные растительные сообщества во многих регионах.

Франко-швейцарская школа возникла одновременно в Монпелье (Франция), где её возглавил Шари **Флао** (Flaougl), и в Цюрихе (Швейцария) под руководством Карла Шрётера (Schroeter). Между французскими и швейцарскими фитоценологами установились тесные связи - вплоть до публикации совместных работ. К ним относятся совместный доклад Флао и Шрётера на 3-м Международном ботаническом конгрессе в 1910 г. в Брюсселе, а также очень важная в методическом и терминологическом отношении совместная работа Браун-Бланке и Павияра (Braun-Blanquet, Pavillard, 1923, 1925, 1928). С переездом Браун-Бланке в Монпелье, по существу, произошло слияние французской и швейцарской школ.

Учителем Ш.Флао был Гастон Боннье (Bonnier), разносторонний ботаник. Для фитоценологии имели значение его исследования по пересадке растений из высокогорий на более низкие высоты и, наоборот, с низких высот в высокогорье, проведённые в Альпах и Пиренеях. Он пришёл к следующим выводам (Bonnier, 1890, 1920): 1) многие равнинные виды при пересадке в высокогорье изменяют форму роста в направлении, идентичном альпийским растениям; 2) все растения высокогорий довольно быстро утрачивают часть приспособительных признаков к альпийскому климату при переходе на равнины; 3) все виды характеризуются определённой оптимальной абсолютной высотой для лучшего их произрастания; 4) некоторые однолетние равнинные виды при перемещении их в высокогорье превращаются в двулетние и многолетние.

Флао внёс существенный вклад в разработку методов картирования растительности, им составлена карта растительности Южной Франции. Он оказал влияние на работы Смита (Smith), работавшего по картированию растительности Шотландии (Sheal, 1987). Для фитоценологии особое значение имел его совместный доклад с К.Шрётером на 3-м Международном ботаническом конгрессе в 1910 г. в Брюсселе об основной таксономической единице растительности - ассоциации. По докладу Флао и Шрётера было принято следующее определение ассоциации: "Ассоциация (тип участков) - это растительное сообщество с определённым флористическим составом и с однородной физиономией... она обусловлена местоположением, таким образом, она - экологическая единица" (Flaougl, Schroeter, 1910; цит. по: Трасс, 1977). На конгрессе ассоциация была признана основной таксономической единицей растительности.

В развитии фитоценологии в Швейцарии выдающуюся роль сыграл Карл **Шрётер** (Schroeter, 1855-1939), профессор ботаники в Цюрихе с 1879 по 1925 г., немец по национальности, всю жизнь проживший в Швейцарии. Шрётер был одним из основоположников луговедения. Совместно с агрономом Ф.Штеблером (Stebler) он в течение ряда лет изучал луговую растительность Швейцарии. На основе преобладающих растений им выделен 21 тип лугов, объединённых в две группы по условиям произрастания: бедные (неудобренные) и тучные (регулярно удобряемые). Бедные луга по условиям увлажнения подразделяются на сухие, свежие, влажные и сырые. Отдельные типы лугов охарактеризованы по составу их травостоев на основе подсчёта побегов на площадках в один квадратный фут, а также на основе весового анализа.

Большую ценность представляют исследования Штеблера и Шрётера по учёту местного опыта улучшения и использования лугов. Для этого они изучали растительность расположенных рядом участков с внесением и без внесения удобрений (главным образом навоза и гюлле); с применением орошения и без орошения;

используемых как пастбище или как сенокос (Stebler, Schroeter, 1887). Была установлена различная реакция отдельных видов на удобрение, орошение, выпас скота, т.е. их экологическая индивидуальность. Виды растений по их реакции на отдельные воздействия были разделены на пять групп. Например, по реакции на внесение удобрений были выделены группы видов: а) требующие удобрений; б) любящие их; в) индифферентные к ним; г) избегающие их; д) боящиеся их. Сами названия неудачны. Правильнее было бы говорить о весьма положительной, положительной, индифферентной, отрицательной реакции видов на внесение удобрений. Под влиянием внесения удобрений была установлена мезофитизация сухих лугов, а также продвижение термофильных видов, приуроченных к низким абсолютным высотам, в высокогорья.

Результаты наблюдений Штеблера и Шрётера дополнили данные, полученные на Ротамстедской опытной станции (Англия), где в 1856 г. был заложен опыт с ежегодным внесением удобрений на луг, продолжающийся по настоящее время. Штеблер и Шрётер (Stebler, Schroeter, 1889) организовали в Фюрстенальце на высоте 1782 м питомник, в котором на отдельных делянках были высеяны семена большого числа видов кормовых трав, в том числе видов, свойственных только более низким абсолютным высотам. Было установлено, что некоторые виды не способны произрастать в условиях данного экотопа, т.е. их отсутствие было обусловлено экотопически, даже если они росли вне конкуренции с местными видами, т.е. при этом исследовании было показано значение наблюдений в питомниках как метода экспериментальной фитоценологии. Несколько ранее, в 1877 г., аналогичный питомник был создан А.Кернером в Тироле.

Штеблер и Шрётер пришли к выводу, что большинство видов растений-индикаторов ограничено в своём распространении конкуренцией с другими видами, в монокультуре они имеют более широкий экологический ареал. Следовательно, немецкие учёные, как и сотрудники Ротамстедской опытной станции, обосновали необходимость различать экологические ареалы видов в отсутствие и при наличии конкуренции с другими видами. Анализ содержания работ, опубликованных Штеблером, даёт основание для заключения о том, что наиболее ценное в теоретическом отношении в совместных публикациях Штеблера и Шрётера принадлежит Шрётеру. Совместная работа Шрётера со Штеблером по изучению лугов имела большое значение для Шрётера для формирования его как фитоценолога и биолога, она определила его интерес к экологии и биологии растений и изучению влияния на растительность деятельности человека. Свои наблюдения над биологией и экологией растений Шрётер обобщил в фундаментальной монографии "Pflanzenleben der Alpen" (1904-1908, 1923-1926). Это направление деятельности Шрётера нашло завершение в организации совместно с Кирхнером и Лёвом издания "Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas".

В совместной с Кирхнером монографии "Растительность Боденского озера" (1902) Шрётер обосновал выделение особой научной дисциплины - учения о формациях (Formationlehre), или синэкологии, и предложил детально разработанную систему единиц растительности, использованную в совместных с Флао предложениях на 3-м Международном ботаническом конгрессе в 1910 г. Вокруг Шрётера сформировалась группа его учеников и последователей, возникла школа Шрётера, или цюрихская школа. Некоторые из учеников Шрётера, в частности Г.Брокман-Ерош (1879-1939) и Э.Рюбель (1876-1960), стали впоследствии крупными учёными.

Эдуард Рюбель (E.Rubel), химик по образованию, занимавшийся предпринимательской деятельностью, под влиянием Шрётера увлёкся ботаническими исследованиями. Изучая флору и растительность ряда регионов Швейцарии, он опубликовал много работ, в том числе "Растительные сообщества земного шара" (Rubel, 1930) и очень ценное для своего времени руководство по методике геоботанических исследований (Rubel, 1922). Будучи состоятельным человеком, он организовал в 1918 г. в Цюрихе на свои средства геоботанический исследовательский институт, перешедший в 1958 г. в ведение федерального правительства и названный в честь Рюбеля (Geobotanisches Institute ETH Stiftung Rubel in Zurich). Сейчас это один из самых

известных международных центров проведения геоботанических исследований. К заслугам Рюбеля следует отнести и то, что он "открыл" Браун-Бланке, помог молодому Брауну, не имевшему специального образования, сделать первые шаги в научной карьере.

Брокман-Ерош (Brokman-Jerosch) был ближайшим предшественником Браун-Бланке. В своей монографии, посвящённой флоре и растительности Пушлага (Швейцарские Альпы) (Brokman-Jerosch, 1907), он обосновал физиономически-флористическое направление изучения растительности. При сравнении описаний растительности им выделялись константные виды (т.е. виды со встречаемостью 50% и более), а среди константных видов выделялись виды с более узкой локальной приуроченностью - характерные виды. На основе характерных видов конкретные описания объединяются в основные единицы растительности (Bestandtyp), представляющие абстрактные понятия, как и ассоциации (в отличие от положений uppsальской школы, рассматривавшей ассоциацию как конкретное явление). Брокман-Ерош совместно с Рюбелем написал крупную сводку о закономерностях растительности земного шара.

Особое место в истории швейцарской фитоценологии занимают В.Люди и П.Жаккар. Вернер **Люди** (W.Ludi, 1888-1968), в отличие от других представителей франко-швейцарской школы, большое внимание уделял изучению местообитаний. Он провёл длительные экспериментальные работы на стационаре Шинеплате в районе Интерлакена, где организовал комплексное экосистемное (биогеоценологическое) исследование. Были изучены не только растительность, но и почвы, микроклимат, зоокомпоненты, микроорганизмы. Это было одно из первых комплексных биогеоценологических исследований. В опубликованной книге содержится ценный фактический материал, но общие, теоретические выводы отсутствуют (Ludi, 1948). Люди провёл многочисленные эксперименты, в том числе для выяснения влияния минеральных удобрений на луговую растительность. Он проводил многолетние наблюдения над растительностью, учитывал покрытие и обилие отдельных видов на квадратах в 1 м². Большую известность получили его работы по изучению сукцессий растительности, в том числе в местах отступления ледников. Им опубликовано первое методическое руководство по изучению сукцессий (Ludi, 1932). Люди был директором Рюбелевского геоботанического института в Цюрихе с 1931 по 1958 г.

Женевский ботаник Поль Жаккар (P.Jaccard, 1908-1944) известен главным образом из-за предложенного им простого метода определения коэффициента флористической общности сравниваемых описаний растительности (сообществ, микрогруппировок). Зная количество видов на каждой из двух площадок, общее число видов и число общих видов в двух описаниях, он предложил выяснять процентное отношение числа общих видов к общему числу видов; это число получило наименование коэффициента флористической общности. Данный метод широко использовался и продолжает использоваться по настоящее время.

В пределах цюрихской геоботанической школы сформировалось направление, развитое Жозья **Браун-Бланке** (Braun-Blanquet, 1884-1980). У Брауна (такова была первоначально его фамилия) рано возник интерес к изучению растений, и он с увлечением собирал и определял их. Решающее значение для него имела встреча с Э.Рюбелем, приехавшим для ботанических исследований на его родину в кантон Граубунден. В 1910 г. по поручению Рюбеля он в течение года проводил ботанические и метеорологические наблюдения. В 1915 г. он закончил ботаническое образование в университете Монпелье, где преподавал Ш.Флао. В Монпелье Браун женился на француженке Габриель Бланке, присоединил её фамилию к своей и с тех пор стал называться Браун-Бланке. С 1915 по 1926 г. он работал в Рюбелевском геоботаническом институте, где испытал влияние Рюбеля и Брокман-Ероша. Вернувшись в Монпелье, он организовал в 1930 г. Международную геоботаническую средиземноморскую и

альпийскую станцию (Station Internationale de geobotanique Mediterranean et Alpine), сокращённо SIGMA.

В 1913 г. вышла в свет его совместная статья с Е.Фуррером (Braun-Blanquet, Furrer, 1913), в которой содержался ряд важных положений, развитых в последующих публикациях. Авторы критикуют выделение типов сообществ по доминантам. В развитие положения Брокман-Ероша о характерных видах и в дополнение к определению ассоциации, данному Флао и Шрётером на 3-м Международном ботаническом конгрессе, признаётся, что коренным свойством ассоциации является её флористическое своеобразие. Оно отражается во флористическом составе, причём лучшими индикаторами экологического своеобразия ассоциации являются виды с узкой амплитудой - характерные виды. Предшественниками Браун-Бланке в учении о характерных видах были Брокман-Ерош и Градман (Gradman, 1909). Именно характерные виды, по их мнению, должны быть использованы для выделения таксономических единиц растительности и для их классификации.

Браун-Бланке придавал большое значение доминантам, как средообразователям, но в силу их, как правило, широкого экологического диапазона не считал возможным использовать их для классификации растительных сообществ, за исключением некоторых стенотопных доминантов, способных быть характерными видами. По Браун-Бланке, характерные виды дают представление о соответствующем таксоне растительности в экологическом, динамическом, хорологическом и историческом отношении.

Браун-Бланке различал следующую иерархию таксономических единиц растительности: ассоциация - союз (альянс) - порядок - класс. Ассоциация - основная, но не наименьшая таксономическая единица, она подразделяется на субассоциации, варианты ассоциации и фации, которые не имеют своих характерных видов, а различаются по дифференциальным видам.

По Браун-Бланке, описания растительности производятся в типичных местах, при этом признаётся необходимым полное выявление флористического состава. Для выявления участия видов в сообществе используется шкала покрытия-обилия.

Для выяснения, к какой ассоциации относится изучаемое растительное сообщество, рекомендуется иметь не менее 10 описаний, которые сводятся в таблицы и подвергаются довольно сложной обработке для выявления характерных и дифференциальных видов. Как и в систематике растений, при установлении нового таксона к его названию присоединяется фамилия автора, его описавшего. Подходы Браун-Бланке, несмотря на ряд критических выступлений в его адрес, постепенно получили широкое распространение. Этому способствовало то, что организованная Браун-Бланке Международная геоботаническая станция (SIGMA) стала центром, в котором ботаники из разных стран могли знакомиться с методикой проведения исследований по системе Браун-Бланке. Аналогичный центр был создан в Ринтельне (ФРГ) Рейнольдом Тюксеном (Tüxen, 1899-1980), который сделал больше, чем кто-либо другой, для распространения идей и методов Браун-Бланке. Многие ботаники из разных стран познакомились с направлением Браун-Бланке в Ринтельне у Тюксена.

Тюксен был разносторонним исследователем. Велик его вклад в применение геоботаники для прикладных целей (мелиорации, луговодства, лесного хозяйства, охраны природы). Широкое признание получило представление Тюксена о "природной потенциальной растительности", под которой он понимал растительность, формирующуюся после завершения всех сукцессионных стадий без влияния человека в соответствующих климатических и эдафических условиях.

В нашей стране подходы Браун-Бланке начали получать признание лишь в семидесятых годах XX столетия. Этому способствовал Олег Сергеевич Гребенщиков, московский ботаник, работавший ранее в Югославии и Чехословакии, где он смог ознакомиться с методикой выделения синтаксонов по Браун-Бланке. Большой вклад в распространение подходов Браун-Бланке в СССР внёс также Б.М.Миркин.

Браун-Бланке опубликовал ценное обобщение по фитоценологии "Pflanzensoziologie" (вышедшее тремя изданиями - в 1928, 1951 и 1964 гг.), переведённое на английский и испанский языки и оказавшее большое влияние на развитие фитоценологии во многих странах.

Развитие фитоценологии в США и Англии

В начальный период становления фитоценологических исследований (он наступил в США позже, чем в Западной Европе) наибольшее значение имели работы Каулса (Cowles), Клементса (Clements) и Глисона (Gleason).

Генри **Каулс** (Cowles, 1869-1939) вначале специализировался в области геологии, но затем стал ботаником. Превосходное геологическое образование, а также воспринятое им экологическое направление, развиваемое в книгах Варминга и Шимпера, повлияло на изучение им растительности. Он создал "физиографическую экологию" - особое направление, в котором обращалось специальное внимание на распределение растительности в зависимости не только от климата, но и от геоморфологии и поверхностных горных пород. Признавая вслед за Вармингом значение для распределения растительности водного режима, Каулс отмечал, что водный режим отдельных сообществ тесно связан с их положением в рельефе и с поверхностными почвообразующими горными породами.

Значительный вклад сделан Каулсом в учение о сукцессиях, которые он изучал на песчаных дюнах по побережью озера Мичиган. Он высказал ряд положений, развитых спустя несколько лет Клементсом. В частности, он писал (Cowles, 1901, с.73): "Различные растительные сообщества проходят серии сукцессионных типов от сообществ, развитых в исходных условиях, к мезофитному лесу, который может рассматриваться как климакс, или кульминационный тип. Эти стадии могут быть медленными или быстрыми: некоторые местообитания могут быть мезофитными вначале; бессточные озёра и болота могут стать мезофитными сравнительно быстро, в то время как гранитные холмы могут в течение столетий или даже геологических эпох не достигнуть мезофитного уровня. Такие изменения могут быть прямыми или извилистыми; можно видеть, как под действием эрозии мезофитные места превращаются в ксерофитные; меандрирование реки может стать причиной возврата к гидрофитным условиям, а мезофитные участки поймы могут превращаться в ксерофитные террасы. Однако во всех этих изменениях ясно видна общая мезофитная тенденция". Вместе с тем Каулс допускал, что в некоторых регионах мезофитизации при сукцессиях не происходит.

Каулсом установлен очень важный принцип - возможность использования данных о последовательности распределения в пространстве отдельных сукцессионных стадий для выяснения смен растительности в прошлом, так как современное горизонтальное распределение сукцессионных стадий во многих, если не в большинстве случаев сходно с "вертикальным" (т.е. во времени) их распределением.

Клементс (Clements, 1916) высоко оценил работу Каулса о сукцессиях на песчаных дюнах по побережью озера Мичиган, назвав её первым обстоятельным изучением сукцессий в Америке. Во второй своей работе, "Физиографическая экология в Чикаго и в его окрестностях", Каулс особенно полно отразил сущность развиваемого им направления, подчеркнув, в частности, что "эколог должен изучать сукцессии в развитии региона и пытаться обнаружить законы, управляющие изменением ландшафтов". Помимо этих двух работ, оказавших большое влияние на развитие геоботаники в США в первые десятилетия XX столетия, Каулс опубликовал немного. Будучи профессором Чикагского университета, он воспитал многих исследователей растительности Северной Америки.

Фредерик **Клементс** (Clements, 1874-1945) - разносторонний и очень продуктивный исследователь, изучавший растительность как маршрутным методом, так

и на стационарах, в том числе и с применением эксперимента. Он внёс большой вклад в разработку теоретических вопросов фитоценологии, а также в развитие методики исследования растительности, оказал большое влияние на развитие фитоценологии в США и за их пределами.

Он родился в Линкольне (штат Небраска) и окончил в 1894 г. университет Небраски. Работать он начал под руководством профессора Ч.Бесси (Bessey), который, заимствуя опыт Германии, вводил в США подходы "новой ботаники": взамен флористических наблюдений - исследования в области физиологии и морфологии растений (в широком смысле) с применением лабораторных методов и эксперимента. Бесси был первым ботаником в США, организовавшим для студентов лабораторные занятия. Он также уделял много внимания разработке прикладных вопросов. Клементс воспринял от него широкое использование в исследованиях эксперимента, а также интерес к решению прикладных проблем; последнее особенно проявилось в его монографии "Plant indicators" (Clements, 1920).

Первые исследования были проведены Клементсом на его родине в штате Небраска (зона прерий). В его первой крупной, опубликованной совместно с Р.Паундом работе "Phytogeography of Nebraska" (Pound, Clements, 1898) он обосновал применение метода квадратов при изучении растительности. В этой работе чувствуется влияние монографии О.Друде ("Deutschlands Pflanzengeographie", 1896), которой Клементс восхищался. Уже в 1904 г. в работе "The development and structure of vegetation" Клементс приступил к разработке общих вопросов учения о растительности, в частности проблемы сукцессий. В 1905 г. он опубликовал очень важное в методическом и теоретическом отношении пособие "Research methods in ecology", в котором обосновывал значение эксперимента при исследовании растительного покрова. Он писал: "Экология*, по существу, - экспериментальная наука в противоположность гербарной таксономике с её "средневековыми методами"; таксономист должен использовать статистические и экспериментальные методы, т.е. быть экологом". В письме к А.Тенсли (Tansley) от 30 июля 1905 г. он писал: "Вы увидите из текста (т.е. из "Research methods in ecology"), как глубоко моё желание видеть экологию настоящей наукой. Большинство моих американских коллег находится в значительной степени в стадии описательной экологии. Для того, чтобы экология стала наукой, она должна быть более экспериментальной, хорошо системной и дедуктивной".

Наибольшую известность получила монография Клементса "Plant succession: An analysis of the development of vegetation" (Clements, 1916). В ней Клементс создал систему представлений о сукцессиях растительности, начиная с заселения растениями безжизненных субстратов вплоть до образования устойчивых самовозобновляющихся растительных сообществ - климаксов. Достижение климакса проходит через ряд стадий - сменяющих друг друга сериальных сообществ, составляющих предклимаксальную серию. По Клементсу, климаксальная "формация зарождается, растёт, созревает и отмирает как организм... Каждая климакс-формация способна вновь самозарождаться, повторяя точно в более важных чертах степни своего развития. Ход жизни формации - сложный, но твёрдо установленных процесс: в основных чертах его можно сравнить с жизнью растительного индивидуума".

"Климакс-формация - взрослый организм, совершенно сформировавшееся сообщество, в отношении которого все начальные и промежуточные стадии являются лишь отдельными ступенями развития. Сукцессии - процесс репродукции формации, и конечным результатом этого репродуктивного процесса является взрослая форма, отклонения от которой могут в растительности быть такими же мелкими, как и при индивидуальном развитии растений" (Clements, 1916, с.124-125). В этих положениях достаточно точно отражена сущность сукцессий. Неправомерно лишь уподобление климакса организму. Организм - целостная система, его части - органы - неразрывно

* По содержанию книги ясно, что под экологией Клементс понимал учение о растительных сообществах, или экологию растений (Т.А.Работнов).

связаны друг с другом и раздельно существовать не могут. Целостность в растительном сообществе выражена намного слабее, его части - особи растений обладают автономностью, могут существовать (за исключением паразитных растений) отдельно друг от друга, хотя некоторые из них тесно связаны в своём распространении с определёнными растительными сообществами. Что касается положений Клементса о стадиях развития сообществ при сукцессиях, об их постепенном "взрослении" (т.е. увеличении приспособленности к местным условиям), о том, что "каждая климакс-формация способна вновь самозарождаться, повторяя точно в более важных чертах ступени своего развития", то они вполне правомерны, если бы Клементс вместо слова "организм" применил неизвестный в то время термин "система" (мнение В.В.Мазинга).

Клементс полагал, что, где бы ни возникала сукцессия, будь то при зарастании водоёма или на скальном грунте, в конце концов через очень длительный период времени в пределах однородного по климату региона сформируется один и тот же климакс: в условиях лесной зоны - мезофитный лес. Это положение Клементса получило название "теория моноклимакса". Однако оно не подтвердилось дальнейшими исследованиями, и господствующим стало представление о поликлимаксе, в соответствии с которым в пределах однородного по климату региона возникает ряд климаксов в зависимости от многих причин (особенностей геоморфологии, воздействия огня, животных, человека и т.п.).

В соответствии с наблюдениями в природе Клементс выделил две серии первичных сукцессий: 1) водную (hydrosere) с подразделением на сукцессии в засоленных (halosere) и в пресных водоёмах (oxysere); 2) сухопутную (xerosere) с подразделением на сукцессии на скальном (lithosere) и на песчаном грунте (psammosere). Позднее он выделил ряд проклимаксов (субклимакс, дисклимакс, преклимакс, постклимакс) - климаксов, которые не достигают уровня климатического климакса в силу той или иной причины (Clements, 1936).

Учение о сукцессиях, развитое Клементсом, послужило основой для особого направления, получившего название "динамическая экология". Работы Клементса, несмотря на критику ряда высказанных им положений, оказали влияние на многих исследователей, особенно в англоязычных странах. Однако на развитие фитоценологии в нашей стране они сколько-нибудь существенно не повлияли. Наиболее последовательным сторонником учения Клементса в нашей стране был Б.Н.Городков (1944).

Клементс внёс значительный вклад в разработку методики изучения растительности, в частности методики экспериментальных исследований. Его книга "Research methods in ecology" (Clements, 1905) - первое руководство по методике проведения геоботанических исследований. В ней обоснована целесообразность проведения наблюдений на площадках квадратной формы при углублённых изучениях растительности ("метод квадратов"). Для изучения лишайников и мхов на скальном грунте Клементс рекомендовал использовать площадки размером в 1 дм²; в травяных сообществах - 1 м²; в кустарниковой и древесной растительности - 4, 16 и 100 м²; для изучения всходов - 100 кв. дюймов.

Клементсом выделялись следующие типы квадратов: 1) для выяснения состава сообщества (list quadrat), в котором отмечались виды растений и число их особей; 2) для картирования растений, в котором точно определяется и наносится на план положение каждой особи в пределах квадрата (chart quadrat); 3) для длительных наблюдений (permanent quadrat), в котором ежегодно проводится описание растительности или картирование растений; 4) "обнажённый квадрат" (denuded quadrat), на котором растения удалялись, с тем чтобы проследить, как происходит восстановление растительности после её нарушения, иногда удаляются лишь особи определённых видов. Для выяснения распределения растений в пределах сообществ Клементс предложил использовать линейные и ленточные трансекты.

В "Research methods of ecology" Клементс уделил большое внимание вопросам экспериментальной фитоценологии, в частности методам изучения конкуренции. Он впервые в мировой литературе определил, что входит в понятие "конкуренция". Он писал: "Конкуренция - отношение между растениями, занимающими одно и то же пространство и зависящими от одного и того же запаса физических факторов". Клементс также ввёл представление о "сфере влияния" (фитогенном поле) растений, т.е. о пространстве, на которое распространяется их воздействие. Клементс наметил следующие направления экспериментального изучения фитоценозов:

1. Метод изучения природных фитоценозов, исходя из положения, что каждое сообщество представляет результат эксперимента, поставленного природой с конкуренцией между растениями. Этот метод особенно пригоден для изучения сукцессий.
2. Метод изменения условий произрастания растений в природных условиях, в частности изменения увлажнения и освещения.
3. Метод уничтожения (нарушения) растительности (denuded quadrat). Растительность уничтожается (фактически нарушается) путём подрезания корней, сжигания, затопления и др. Предварительно проводится точное картирование растений. После нарушения в течение ряда лет ведутся наблюдения над восстановлением растительности.
4. Метод введения в фитоценозы новых видов путём подсева или подсадки*.
5. Метод выращивания растений в контролируемых условиях для изучения конкуренции, включающий варианты: а) простые, или одновидовые посевы (монокультуры), иногда с различными нормами высева, например в посевах подсолнечника - 12, 25, 50 и 100 семян на 0.25 м^2 ; б) смешанные посевы растений двух или нескольких видов.

Среди смешанных посевов были варианты с посевом семян растений, различающихся по высоте; с посевом семян растений различной экологии, например ксерофита и гигрофита; гетерохронные посевы, т.е. посев семян видов, входящих в смешанный посев, в разное время и др. Все опыты с посевами проводились на квадратах площадью 1 м^2 .

Во второй период исследований по экспериментальной фитоценологии (1918-1928) Клементс проводил опыты как в посевах, так и в экспериментальных фитоценозах. Им был разработан метод фитометров, состоящий в том, что в изучаемые фитоценозы размещали вегетационные сосуды с растением-фитометром, по жизненному состоянию которого судили о различиях или сходстве условий произрастания в фитоценозах. В природных фитоценозах были проведены опыты с подсевом, в том числе с исключением, точнее, с ослаблением конкуренции с взрослыми растениями ("в канавках"); по трансплантации растений из одного фитоценоза в другой; по восстановлению растительности после её уничтожения; по прекращению выпаса скота и др. В опытах с посевами (подсолнечник, пшеница) изучались влияние густоты посева, конкуренции за свет и почвенные ресурсы.

Особое место в североамериканской фитоценологии занял Генри Аллан Глисон (Gleason, 1882-1975). В 1901 г. он окончил Иллинойский университет, где работал выдающийся американский зоолог и эколог С.А.Форбс (Forbes). С 1901 по 1910 г. Глисон преподавал в Иллинойском, а с 1910 по 1919 г. - в Мичиганском университете. На Глисона, как и на многих других американских геоботаников начала XX в., оказали влияние работы Каулса (Cowles, 1899, 1901). В 1913 г. Глисон совершил путешествие в тропики (на Цейлон, Зондский архипелаг, Филиппины), где ознакомился с тропическими дождевыми лесами. Это, по-видимому, имело значение для формирования Глисоном теоретических представлений о растительном покрове.

В своих исследованиях Глисон использовал "метод квадратов". Как и Клементс, он считал, что использование "метода квадратов" способствует объективному пониманию структуры и изменчивости растительности. Им также отмечалась степень

* Упоминания о методе удаления растений из фитоценозов у Клементса нет.

участия отдельных видов в сообществах по шкале средней численности особей в квадрате: а) 1-5 особей; б) 5-10; в) 10-25; г) 25-50; д) 50-100; е) 100-200; з) свыше 200 особей; о) вид отсутствует. Глисон рекомендовал применение стократной повторности квадратов в 1 м². На основе этих данных он определял "индекс встречаемости", учитывая его при определении коэффициента общности по Жаккару. Он был одним из первых учёных, использовавших математические методы в фитоценологии.

Важнейшим вкладом Глисона в фитоценологию является разработка им "индивидуалистической концепции" структуры растительного покрова. По этому вопросу им опубликованы три статьи (Gleason, 1917, 1920, 1939). Первая из них, посвящена критике книги Клементса "Plant succession" (Clements, 1916), в которой обосновывалось представление о растительном сообществе как организме, с чем Глисон не мог согласиться. В этой статье Глисон обосновал представление об экологической индивидуальности видов растений и о непрерывности растительного покрова. Границы между ассоциациями можно провести лишь условно; резкие границы между растительными сообществами встречаются редко. Состав сообществ определяется пространственным совпадением распределения видов растений. Виды мигрируют индивидуально, а не группами или целыми ассоциациями. Отдельные сукцессии также своеобразны, и потому Глисон отрицал положение Клементса о моноклиматизме.

В этой статье Глисон, независимо от Л.Г.Раменского, повторил положения, высказанные ранее Раменским (1910) об экологической индивидуальности видов растений и о непрерывности растительного покрова. В работах, опубликованных в 1926 и 1939 гг., Глисон внёс уточнения в свои представления о растительном покрове как о случайном объединении растений, оказавшихся вместе и способных произрастать совместно. Глисон придавал большое значение случайности распределения видов и воздействию среды, определяющей возможность произрастания растений в данном месте. "Растительное население любой территории определяется отбором окружающей средой подходящих видов из общего количества иммигрантов" (Gleason, 1926). Глисон не отрицал возможности выделения ассоциаций, но считал, что их выделение может быть только условным.

В работе, опубликованной в 1939 г., Глисон писал (с.106): "Варьирование условий местоположения на каком-либо маленьком участке, повторяясь в существенных своих чертах в нескольких мстах, создаёт некоторые ясно выделенные типы местоположения, каждый из которых характеризует сходная растительность. И мы, к сожалению, делаем из этого ограниченного факта вывод, что типы ассоциаций устойчивы. Однако, расширяя свои наблюдения на более крупные территории, мы начинаем понимать, что каждое отдельное сообщество является лишь крошечной частью бесконечного и вечно изменяющегося растительного калейдоскопа, частью, ограниченной в своей длительности, никогда не существующей вторично, исключая её настоящее непосредственное соседство, и только в виде совпадения, которое едва ли когда-нибудь повторится". Глисон отрицал возможность естественной классификации растительности. Он писал: "Вследствие того, что каждое сообщество отличается по структуре и нет двух сообществ, точно сходных друг с другом или имеющих между собой генетическую и динамическую связь, логическая классификация невозможна" (Gleason, 1926).

Идеи Глисона были раскритикованы, в частности Никольсом (Nichols, 1929), и не получили признания среди его современников в США; на них не обратили внимания и западноевропейские исследователи. Лишь в 1947 г. в журнале "Ecological monographs" одновременно были опубликованы статьи Кэйна (S.A.Cain) и Эглера (F.E.Egler) в поддержку "индивидуалистической гипотезы" Глисона, а несколько позже идеи Глисона были поддержаны Кэртисом (J.T.Curtis) и Уиттекером (R.H.Whittaker), а также рядом других североамериканских исследователей. Впоследствии эти работы получили широкое признание. Глисон же ещё в 1919 г. перешёл на работу в Нью-Йоркский ботанический сад, где в основном был занят исследованиями в области флористики и систематики растений Южной Америки. Нью-Йоркским ботаническим садом в

настоящее время учреждена ежегодная премия имени Глисона за выдающиеся работы в области фитоценологии. Интересно, что Каулс, Клементс и Глисон родились и работали в штатах Среднего Запада (Иллинойс, Небраска, Мичиган, Миннесота) - в области прерий и их контакта с лесами. Именно здесь возникли и были развиты основные теоретические идеи Каулса, Клементса и Глисона.

В то же время в США работал и ряд других крупных учёных. Так, в 1912 г., по Николсону (Nicolson, 1990), их было ещё пять: Трансо (E.H. Transeau); Шрив (F. Shreve); Харпер (R.M. Harper); Спелдинг (Spalding); Харшбергер (J.W. Harshberger). Из них Харпер (Harper, 1917) предложил назвать учение о растительных сообществах социологией растений (plant sociology), однако это предложение не получило признания в США, где, так же как в других англоязычных странах, вместо термина "фитоценология" используется название "экология растений" (plant ecology).

Своеобразен путь развития фитоценологии в Великобритании. Уже в XIX столетии в ряде работ по флоре отдельных регионов Британских островов содержался ценный фактический материал по распределению видов растений в зависимости от высоты местности над уровнем моря, климата и других физико-географических условий. В конце XIX столетия в Англии уже использовался термин "экология". Под ней понималась наука, изучающая отношение растений и животных друг к другу, к прошлым и современным условиям существования (Bordon-Sonderson, 1893; цит. по: Sheal, 1987). Были высказаны и некоторые другие существенные общие положения.

Бейкер (Beaker, 1883; цит. по: Sheal, 1987) писал: "Каждый вид обладает своей собственной возможностью приспособления к различным физическим условиям, и эта возможность очень различна в различных природных условиях, в разных родах и даже часто в различных видах одного и того же рода". В этом положении достаточно ясно сформулировано представление об эколого-биологической индивидуальности видов растений. Бейкер высказал также соображение о том, что отдельные условия произрастания растений действуют на них совместно и поэтому часто трудно выяснить, какие из них имеют наибольшее значение.

В конце XIX столетия Роберт Смит (Smith, 1873-1900) начал работы по картированию растительности Шотландии. Проводя картирование, Смит использовал методы, разработанные во Франции Флао. На его понимание растительного покрова большое влияние оказала книга Варминга. Смит считал, что при изучении растительности следует принимать во внимание: 1) каким образом каждая ассоциация входит в состав растительности отдельных территорий, различающихся по температуре, освещению, влажности, обеспечению пищей; 2) приспособления или жизненные формы видов каждой ассоциации; 3) отношения между видами среди доминантов и второстепенных социальных форм, ведущих борьбу за доминирование; 4) влияние животных и человека (Smith, 1899; цит. по: Sheal, 1987).

Смит использовал термин "ассоциация" вместо широко распространённого в то время термина "формация". Он также разделил виды по их ценотической значимости на три группы, которые в другой работе (Smith, 1898) назвал главными, подчинёнными и зависимыми. Это - одна из первых попыток выделения фитоцено типов. Интересно выделение группы зависимых видов. Все виды, произрастающие совместно, в какой-то степени зависят друг от друга. Но есть виды, зависимость которых от других растений, в первую очередь от доминантов, особенно велика (эдификатрофилы, по В.Н.Сукачеву). Некоторые из них даже не могут успешно произрастать вне влияния на них определённых доминантов. Именно такие виды, по-видимому, имел в виду Смит, назвав их зависимыми.

Выдающуюся роль в развитии фитоценологии в Британии, как учёный и как организатор науки, сыграл Артур Тенсли (A.G. Tansley, 1871-1953). Он родился в Лондоне, высшее образование получил в Лондоне и Кембридже. В 1893 г. стал работать ассистентом профессора Оливера в университетском колледже Лондона, где проработал до 1901 г. Он основательно изучал труды Дарвина и немецкую классическую

ботаническую литературу, в том числе труды физиологов растений (Сакса, де Бари, Страстбургера, Негели, Преффера и др.), что имело значение для его последующей разносторонней исследовательской деятельности.

На Тенсли, как и на многих других британских ботаников, большое влияние оказала книга Варминга. Для того, чтобы ознакомиться с ней в немецком переводе ("Lehrbuch der Ökologische Pflanzengeographie", 1896), Тенсли изучил немецкий язык. Второй работой, оказавшей на Тенсли большое влияние, была книга Шимпера "Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" (1898). Посещение Тенсли в 1900-1901 гг. Цейлона, Малайского полуострова и Египта, где он ознакомился с растительностью влажных тропиков и пустынь, помогло ему лучше понять книгу Шимпера, в которой особенно полно рассмотрена растительность тропиков. Варминга Тенсли считал "отцом новой экологии". Он писал: "Книга Варминга благодаря определённой тенденции, ясности и содержательности, по-моему, оказала большое влияние и может быть по праву рассмотрена как исходная точка нового изучения растительной экологии в Англии и Америке."

Несколько позже на Тенсли большое влияние оказали книги Клементса "Research methods in ecology" (1905) и "Plant succession" (1916). О Клементсе он писал: "Д-р Клементс дал нам теорию растительности, которая сформировала необходимую основу для наиболее плодотворных новых исследований. Он является наиболее крупным до настоящего времени создателем новой науки о растительности" (цит. по: Godwin, 1976). Таким образом, Тенсли сформировался как исследователь под влиянием работ как западноевропейских, так и североамериканских учёных. В 1904 г. в статье "Проблемы экологии" Тенсли обосновал положение о том, что виды растений распределены не случайно, а образуют географические агрегаты - растительные ассоциации. В задачи экологии входит изучение таких ассоциаций, видов и особей, их отношения друг к другу и окружающей среде. В 1913 г. при участии Тенсли было организовано Британское экологическое общество, и Тенсли был избран его первым президентом. В президентском адресе (Tansley, 1914) им была изложена программа экологических исследований.

Тенсли подчёркивал необходимость создания физиологической экологии, поскольку физиологическая проблема, безусловно, является фундаментальной проблемой экологии, ибо физиологи растений работают в лабораториях и изучают отдельные функции растений, а не растения в целом. Он также отмечал необходимость исследований в области аутоэкологии растений, важность изучения жизненного цикла растений, особенностей генеративного и вегетативного размножения. Тенсли подчёркивал необходимость создания аутоэкологических монографий, основанных на результатах полевых исследований наиболее важных видов британской флоры, особенно доминантов. В области синэкологии он считал актуальным углублённое изучение растительных сообществ, их состава, структуры, местообитаний, взаимоотношений между их компонентами.

Особое значение он придавал изучению одного из самых важных факторов, определяющих жизнь сообществ, - конкуренции, как внутривидовой, так и межвидовой. Очень важным он считал выяснение экологических потенций видов в ненарушенных сообществах. Примером может быть приуроченность близкородственных видов в природе к различным типам почв. Он приводил данные из работы A. Naegeli, который установил, что близкородственные виды *Achillea moschata* и *A. atrata* в Альпах, где они оба встречаются в одном и том же регионе, приурочены к различным почвам: первый к силикатным, второй к карбонатным. Там, где встречается только один из них, он успешно произрастает как на силикатных, так и на карбонатных почвах. Очевидно, что это обусловлено конкурентными взаимоотношениями между этими видами. Несколько позже Тенсли (Tansley, 1917) показал это экспериментально, проведя вегетационные опыты с двумя видами подмаренников: *Galium pumilum* - растением кислых почв и *G. sylvestre* - растением карбонатных почв. В монокультуре оба вида успешно росли как

на кислом торфе, так и на карбонатной почве; при совместном произрастании на кислой почве *G.pumilum* вытеснял *G.sylvestre*, а на карбонатной последний вытеснял первый. Результаты этого опыта обосновали развитое впоследствии представление об ауто- и синэкологических оптимумах и ареалах видов растений.

Высоко оценивая учение Клементса о сукцессиях, в частности рассмотрение им процессов и факторов, относящихся к развитию растительных сообществ, а также понимание Клементсом растительной формации, её структуры и изменчивости, Тенсли не мог согласиться с некоторыми положениями, высказанными американским учёным. Соглашаясь, что между организмом и растительным сообществом имеется сходство, Тенсли выступал против уподобления Клементсом растительного сообщества организму, предлагая называть растительное сообщество "квазиорганизмом". Возражал он и против теории моноклимакса Клементса, считая, что в пределах однородных по климату регионов могут формироваться несколько климаксов. Он предложил для климакс-формаций, отличающихся от зональных, вместо термина Годвина (Godwin, 1929) "отклоняющийся климакс" название "плагноклимакс". Тенсли также разделил сукцессии на две группы - автогенные и аллогенные, что соответствует эндо- и экзосукцессиям русских исследователей.

Большое значение для развития фитоценологии имела статья Тенсли, опубликованная в 1935 г. (Tansley, 1935). В ней он обосновал представление об экологической системе как о сложном природном образовании, в состав которого входят совместно обитающие организмы и среда, в которой они обитают, включая климатические и эдафические факторы. Мысли о необходимости выделения и изучения таких природных образований возникали и до Тенсли, но предлагаемые для их наименования термины не получили широкого признания. Понятие же об экосистеме и сам термин получили широкое распространение.

Самая крупная работа Тенсли - классический труд "The British Islands and their vegetation" (1939), переизданный в 1949 г. в двух томах. В нём подведён итог исследований по описанию основных типов растительности Британских островов. Тенсли оказал очень большое влияние на развитие британской фитоценологии, он развил североамериканское динамическое направление, объединив его с познанием экологических и биологических свойств растений. Британскими фитоценологами проведено много исследований для выяснения механизмов изменчивости растительных сообществ, в том числе под воздействием зоокомпонентов и человека. С 1941 г. в Англии в журнале "Journal of ecology" начала публиковаться "Биологическая флора Британских островов", послужившая моделью для аналогичных изданий в других странах.

Работы Каяндера

В первые десятилетия XX века значительный вклад в разработку проблем фитоценологии внёс финский учёный **Каяндер**, который оказал влияние на развитие фитоценологии в ряде стран, в том числе в России. Аимо Каарло Каяндер (Cajander, 1879-1943) родился в небольшом местечке в семье директора школы, преподавателя естественных наук. С детских лет у него проявился интерес к изучению ботаники. С 1896 по 1901 г. он - студент Хельсинкского университета, где ботанику преподавал основатель финской геоботанической школы Иоган Петер Норрлин (Norrlin, 1842-1917), учеником которого и стал Каяндер. Норрлин в это время отошёл от геоботаники, работая по систематике рода *Hieracium*, но сохранил интерес к её проблемам. Вопросы геоботаники он излагал в своих лекциях глубоко и интересно, что привлекало учеников, в том числе Каяндера, к их разработке. Каяндер воспринял основные идеи и методы Норрлина и стал одним из наиболее преданных его последователей. Несомненное влияние на Каяндера оказал и старший ученик Норрлина Р.Гульт. Норрлин был знатоком лесов Финляндии, и это, вероятно, оказало влияние на выбор Каяндером леса в качестве основного объекта исследования.

Научная карьера Каяндера развивалась быстро. В 1901 г. он защитил магистерскую диссертацию, в 1903 г. - докторскую, в 1904 г. он стал доцентом университета. Несколько позже он переходит на административную работу: вначале в области высшего лесного образования, а затем лесоводства. Из двух возможных для него путей - работать в области геоботаники или в области лесоводства - он выбрал последний. Он закончил Лесной колледж в Эви и непродолжительное время специализировался в области лесоводства в Германии под руководством профессора Раманна. Затем в течение многих лет он возглавлял Лесной департамент Финляндии, активно участвовал в научно-общественной деятельности, был президентом Финской академии наук, занимался политической деятельностью (возглавлял ряд министерств, был председателем Совета министров), а помимо того преподавал в университете и в Высшей школе лесоводства в Эви. Таким образом, его деятельность была очень разносторонней. И нет сомнения в том, что если бы он занимался в основном научной деятельностью, его вклад в фитоценологию был бы ее значительным.

В первые годы научной деятельности Каяндера особенно большое значение имели его исследования луговой растительности в поймах рек Лены, Онеги, Кеми и Торнео (Cajander, 1903, 1905, 1909). Наибольшую ценность представляет последняя часть (1909), в которой обобщены результаты всех исследований лугов, проведенных Каяндером. Им установлены многочисленные ассоциации, охарактеризованные описаниями растительности, сведёнными в таблицы, с указанием участия видов по десятибалльной шкале Норрлина. Общее число описаний растительности, использованных в этих работах, было весьма значительным: в пойме р.Лены - 299, в пойме р.Онеги - 112; Кеми и Тернео - 469.

Сведение описаний в таблицы - важный приём характеристики ассоциаций. Каяндер был преемником, использовавшим этот приём (Becking, 1957), получивший впоследствии широкое применение. Ассоциации в изученных поймах закономерно размещались по отношению друг к другу в зависимости от высоты над уровнем воды и интенсивности отложения ила, образуя серии, т.е. то, что получило название экологических рядов. Каяндер наряду с Б.А.Келлером - пионер применения метода экологических рядов в фитоценологии. Каяндер установил, что серии (экологические ряды) могут быть более и менее полными, т.е. в их составе могут быть все или только часть ассоциаций, составляющих серию, но высотное распределение их строго закономерно.

Каяндером сформулировано очень важное положение о том, что расположение растительных сообществ в высотных рядах нельзя признать обусловленным только непосредственным воздействием экологических факторов; оно в первую очередь обусловлено "взаимной борьбой ассоциаций друг с другом" (Cajander, 1909, с.143). Если бы не было конкурентов, то ширина полос, занятых определёнными растительными сообществами, образующими серии, была бы значительно шире по сравнению с наблюдаемой в природе. Так, по Каяндеру, заросли хвоща полевого, если бы у него не было конкурентов, занимали бы в поймах северных рек огромные пространства, тогда как на самом деле он занимает в природе только участки с незадернённой почвой.

Каяндером введено представление о климатически и эдафически замещающих ассоциациях, названных им викарирующими. Он понимал под ними такие ассоциации, которые в различных регионах в сериях (экологических рядах) более или менее замещают друг друга (Cajander, 1903, с.168). Викарирующими, по Каяндеру, являются ассоциации *Phalarideta arundinaceae* и *Beckmannieta*: первая распространена в поймах рек европейской части России, вторая замещает её в пойме р.Лены. Каяндер установил вторичность луговой растительности, возникающей в поймах рек в пределах лесной зоны на месте лесов и кустарников вследствие деятельности человека. Им также установлены зональные явления в луговой растительности в поймах рек, протекающих на большом протяжении с юга на север. В обобщающей части исследования (1909) содержится много

данных по экологии растений, в частности 422 вида растений охарактеризованы в их отношении к седиментации.

Таким образом уже в первые годы своей научной деятельности при изучении луговой растительности Каяндер установил закономерности и высказал положения, имеющие существенное значение для фитоценологии. Как ни странно, большинству русских геоботаников, в том числе и исследователям пойменных лугов, работы Каяндера о луговой растительности, которые с полным правом можно отнести к классическим, остались неизвестными. Странно также, что такой эрудит, каким был Г.И. Танфильев, в статье "Природные луга России", опубликованной в 1925 г., не зная работ Каяндера, доказывал первичность луговой растительности в поймах рек. Впрочем, эти работы Каяндера, по-видимому, остались неизвестными и для западноевропейских исследователей. Лишь В.В. Алёхин в своих луговедческих работах широко использовал работы Каяндера, они оказали на него несомненное влияние.

В поймах рек Каяндер изучал не только луговую, но и кустарниковую и лесную растительность. В пойме р.Лены им установлен следующий сукцессионный ряд: 1) песчаные отмели; 2) заросли ив (*Salicetum viminalis*); 3) сообщество из многих видов кустарников (помимо ив виды *Cornus*, *Crataegus*, *Alnus*, *Alnaster*, *Rosa*, *Ribes*, *Lonicera*); 4) берёзовые леса; 5) ельники; 6) елово-лиственничные леса. Леса были основным объектом изучения Каяндера. Уже в 1909 г. он опубликовал свой основной научный труд "Ueber Waldtypen", в котором изложил разработанную им классификацию лесов, получившую всемирную известность.

Уже в работах по изучению лугов Каяндер обосновал положение, что растительность представлена однородными участками, названными им по-немецки Bestand. Он писал: "Под словом Bestand я понимаю более или менее гомогенный участок растительного покрова, который благодаря доминированию одного или большего числа более или менее равноценных видов характеризуется как нечно целое" (Cajander, 1903, с.23). "Так, одним бештандом я называю еловый лес, другим - заросли *Salix viminalis* и др.". И далее: "Большие по площади бештанды обычно не вполне гомогенны, вообще растительность разных мест в пределах одного и того же бештанда обычно слегка различается по составу... там, где бештанды граничат один с другим, переход между ними редко отчётливо выражен, чаще на границе выражен некий переходный бештанд".

Основной таксономической единицей растительности, по Каяндеру, является ассоциация. Он пишет: "Те бештанды, в которых доминирует один и тот же вид (или одни и те же виды), рассматриваются в совокупности как некоторое единство, которое мы называем ассоциацией" (Cajander, 1903, с.24). Следовательно, он понимал под ассоциацией очень широкое образование. В пределах ассоциаций выделялись фации, ассоциации объединялись в классы ассоциаций.

Используя обоснованные им положения, Каяндер создал стройное учение о типах лесов. В основу его положено представление о биологически равноценных местообитаниях, выделение которых возможно на основе состава напочвенного и травяно-кустарничкового ярусов лесных фитоценозов; рассмотрение древесного яруса не принимается во внимание в силу его нередкой нарушенности, а также из-за широкого экологического диапазона видов деревьев. Мхи, лишайники, травы, кустарнички в силу большего видового разнообразия, а также благодаря более узкому экологическому диапазону более точно индицируют биологическую равноценность местообитаний. Исходя из этого, типы лесов выделяются на основе состава напочвенного и травяно-кустарничкового ярусов. Принимается во внимание весь состав этих ярусов, но названия типов даются по одному-двум видам.

Любой участок леса проходит в своём развитии ряд стадий, пока не достигнет полной зрелости - состояния закрытой нормальной ассоциации (что соответствует климаксу). Такой лес и характеризует определённый тип. В его состав обычно входят и все предшествующие ему возрастные стадии, а также производные образования, вызванные нарушениями. Каждый тип леса имеет буквенные обозначения в виде

начальных букв родовых или видовых названий индикаторных растений, например: Calluna-тип - СТ; Myrtillus-тип - МТ; Vaccinium-тип - VT и т.д. Работы Каяндера по лесной типологии оказали влияние на многих русских исследователей лесов, в частности на В.Н.Сукачева.

Существенный вклад внесён Каяндером в разработку проблем болотоведения. Особую ценность представляет его монография "Studien über die Moore Finland" (Cajander, 1913). Типы болот, так же как типы лесов, Каяндер выделял по характерным видам, например: Ledum-тип, Calluna-тип, Eriophorum vaginatum-тип, Paludella-тип и т.д., объединив всех их в четыре главные группы (сфагновые болота; гипновые болота; кустарничковые болота; лесные болота).

После опубликования монографии о болотах новых крупных печатных работ у Каяндера не было. Его публикации в основном касались дальнейших уточнений учения о типах леса, а также вопросов лесоводства. Таким образом, период интенсивной научной деятельности продолжался у него только с 1903 по 1913 г.

Развитие фитоценологии в России

В конце XIX столетия геоботаника в России развивалась под сильным влиянием работ В.В.Докучаева. Среди его непосредственных учеников были такие выдающиеся исследователи, как Г.И.Танфильев, А.Н.Краснов, Г.Н.Высоцкий.

Гавриил Иванович **Танфильев** (1857-1928) - разносторонний геоботаник и географ, изучавший степи, болота, тундры. Им высказаны оригинальные суждения о безлесье степей, о взаимоотношениях между лесом и тундрой на Крайнем Севере. Ему принадлежит первое сводное описание растительности России, опубликованное в виде приложения к переводу изданной в 1903 г. на русском языке книги Варминга.

Танфильев (1898) дал подробное описание внешнего вида (аспектов) степной растительности, начиная с пробуждения жизни весной и кончая замиранием степи перед долгим зимним покоем. Он первым в нашей стране применил эксперимент для решения геоботанических вопросов. Для выяснения особенностей демутации целинной степи после распашки, в 1894 г. им был организован опыт по распашке небольшого участка в Деркульской степи (б. Старобельский уезд Харьковской губ.); однако последующих наблюдений там, по-видимому, не проводилось. В 1901 г. Танфильев в целях выяснения значения климата при определении северной границы степной зоны переместил участок целинной степи в Петербург на территорию Петербургского ботанического сада. К сожалению, наблюдения были проведены только в течение одного года. Несмотря на то, что Г.И.Танфильев разрабатывал в основном географические проблемы, его работы, несомненно, оказали некоторое влияние на развитие фитоценологии в России.

Андрей Николаевич **Краснов** (1862-1914) оказал влияние на развитие геоботаники главным образом идеями, высказанными им в работе "Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня" (1888). Он полагал, что изучение растительности должно состоять из исследования формаций, а каждая формация имеет свой возраст и свои особенности. Им был поставлен вопрос об историческом развитии формаций, их флорогенезе; в схематическом виде флорогенез формаций он изобразил в виде формулы: $F = f_1 + f_2 + f_3$, где F - флористический состав формации; f_1 - виды, не изменившиеся с древних времён; f_2 - виды, изменившиеся в результате возникновения новых условий произрастания растений; f_3 - виды, внедрившиеся извне.

По Краснову (1888), формации характеризуются свойственной им средой (рельефом, почвами, водным режимом), флористическим составом, экологическими особенностями основных компонентов, физиономичностью и особым ритмом сезонного развития. Как ученик Докучаева, он подчёркивал, что "жизнь растительной формации есть функция сложных явлений, совершающихся в почве, и притом всей совокупности их" (Краснов, 1887).

Георгий Николаевич **Высоцкий** (1865-1940) - яркий, необычайно разносторонний исследователь, работавший как маршрутным методом, так и на стационаре в Велико-Анадольском лесничестве (с 1899 по 1904 г.), где он провёл комплексные исследования. Высоцкий был замечательным натуралистом, совместившим в себе лесоведа, ботаника, почвовед, климатолога, гидролога и даже зоолога, человеком, способным обобщать наблюдаемые в природе явления. Он "не мог мыслить природные явления, совершающиеся на земной поверхности, раздельно; он их схватывал сразу во всех взаимосвязях. Это и объясняет, почему Высоцкий, будучи по своим служебным обязанностям лесоводом, специалистом по степному лесоразведению, превратился в глубокого физико-географа с "предельно широким охватом природных явлений" (Лавренко, 1947, с.201). По существу, он был талантливым биогеоценологом.

Высоцкий глубоко изучил влияние леса на внешние условия, создав "учение о лесной пертиненции" (1929, 1930). Он внёс существенный вклад в почвоведение; ввёл в науку широко используемые в фитоценологии понятия "микрорельеф" и "плакор". Им изучены изменения растительности, главным образом степной, под влиянием выпаса скота и введено представление о пасквальной (первоначально пасторальной) дигрессии, а также термин "демутация" для обозначения процесса восстановления исходной растительности после забрасывания пашни и при прекращении выпаса на выбитых пастбищах (сбоях).

Для глазомерного определения участия видов в сообществах им была разработана следующая шкала покрытия-обилия (Высоцкий, 1890):

- ××××× - сплошной покров из данного вида;
- ×××× - господство над другими видами;
- ××× - обильное распространение (данный вид занимает приблизительно 20-50% общей площади покрова);
- ×× - умеренное распространение (5-20% покрова);
- × - слабое распространение (менее 5% покрова);
- III - разбросанные экземпляры в небольшом количестве;
- II - единичные экземпляры;
- I - всего лишь один-два экземпляра.

В этой шкале учитывается то, что при большом проективном покрытии его можно довольно точно определить глазомерно (в пределах широких градаций), а при малом проективном покрытии его определить трудно и целесообразно участие видов определять по их численности. Со шкалой Высоцкого почти идентична шкала Браун-Бланке, широко используемая в Западной Европе. Принятые вначале Высоцким обозначения оказались неудобны для применения, поэтому автор впоследствии упростил шкалу, введя цифровые обозначения (Высоцкий, 1915): 5 - сплошной покров; 4 - господство над другими видами (до 50% покрова); 3 - обильное распространение (20-50% покрова); 1 - слабое распространение (5% покрова); р - малое распространение, немногочисленные особи (*paululum*); n - всего несколько экземпляров (*nonnihil*); un - всего один-два экземпляра (*unice*); m - компактными группами или латками (*massaliter*).

Прочие исследования Высоцкого подробно рассматриваются в других разделах нашей книги.

У геоботаникам - ученикам В.В.Докучаева примыкает Андрей Яковлевич **Гордягин** (1865-1932), сочетавший в себе как ботаника, так и почвовед. Им изучены растительность и почвы обширных пространств востока европейской части России (Пермская и Казанская губ.), Западной Сибири и северной части Казахстана. В своих работах он подчёркивал связь растительности с почвами и деятельностью человека и установил, что многие растительные сообщества, признаваемые за природные образования, на самом деле возникли под влиянием деятельности человека на месте коренных типов растительности. Гордягин подчёркивал также влияние растительности на образование почв. Он писал (Гордягин, 1901, с.9): "Растительная ассоциация, как и всё живое, довольно непостоянна и может под влиянием изменившихся условий довольно

быстро исчезнуть; но если она существовала на данной территории достаточно долго, то она оставляет по себе памятник, который в течение ряда веков будет свидетельствовать о минувших условиях; памятник - это почва". Гордягин первым в нашей стране, описывая растительность, отмечал участие каждого вида по шкале Друде, составляя "квалифицированные списки видов". Основной труд А.Я.Гордягина "Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири" (1900-1901) содержит ценнейший фактический материал о взаимосвязях растительности и почв, о сменах растительности и особенно о влиянии деятельности человека на растительность. Состоя длительное время профессором Казанского университета, он воспитал ряд выдающихся исследователей. Из них Валерий Иванович Талиев (1872-1932) особенно интенсивно занимался изучением влияния деятельности человека на растительность.

В конце XIX столетия приступил к изучению растительности Иосиф Конрадович **Пачоский** (1864-1942), по национальности поляк, но длительное время работавший в России, изучавший растительность её южных регионов (главным образом б. Херсонской губ.). И.К. Пачоский - выдающийся натуралист и теоретик, внесший существенный вклад в разработку ряда проблем фитоценологии. Он первым (Пачоский, 1891) поставил вопрос о выделении особой научной дисциплины, изучающей растительные сообщества, неудачно назвав её вначале флорологией. Он писал: "Флорология, как я её понимаю, есть наука о генезисе, жизни, развитии и распространении растительных ассоциаций... Флорология представляет нечто аналогичное социологии". Несколько позже, в 1896 г., в статье, опубликованной на польском языке, Пачоский назвал эту науку фитосоциологией. Так же в 1898 г., независимо от И.К.Пачоского, назвал её П.Н.Крылов. Значительно позже, не зная о работах И.К.Пачоского и П.Н.Крылова, учение о растительных сообществах рекомендовал назвать фитосоциологией В.Н.Сукачев (1910). Это название удержалось в СССР до конца двадцатых годов нашего века. По И.К.Пачоскому, название "фитосоциология" последовательно возникло: в Польше - в 1896 г., в России - в 1898 г., во Франции - в 1910 г., в США - в 1917 г., в Швейцарии - в 1917 г., в Швеции и Норвегии - в 1919 г. Оно до сих пор удерживается в некоторых западноевропейских странах; в немецкоязычных странах используется название "социология растений" (Pflanzensoziologie).

В 1921 г. И.К.Пачоский опубликовал книгу "Основы фитосоциологии", а в 1925 г. - статью "Социальный принцип в растительном царстве", в которых повторил ранее развиваемые им идеи об уподоблении растительных сообществ человеческому обществу. В частности, по Пачоскому, ярусы в растительных сообществах являются результатом дифференциации растений на "фитосоциологические классы", а не результатом приспособления к совместному произрастанию их отдельных видов.

В двадцатых годах нашего века, после окончания гражданской войны, резко возросла исследовательская деятельность в области геоботаники. Были организованы специализированные исследовательские институты, проводившие геоботанические исследования, такие, как Государственный луговой институт, Институт по изучению торфяных болот (Инторф) и др., созданы региональные геоботанические центры (в Баку, Ташкенте и др.), проводились воссещения по вопросам изучения растительности. Возникли различные направления: В.Н.Сукачева (так называемая ленинградская школа); В.В.Алехина (московская школа); И.К.Пачоского; Л.Г.Раменского. В 1923 г. в Московском университете В.В.Алехиным была организована специализация по геоботанике, а в 1929 г. - кафедра геоботаники.

Василий Васильевич **Алехин** (1882-1946), возглавивший так называемую московскую геоботаническую школу, крупнейший знаток степей северной части чернозёмной зоны Европейской России, разрабатывал в основном проблемы, связанные с морфологией сообществ. Важнейшими признаками сообществ он считал: 1) ярусность; 2) смену аспектов; 3) изменчивость внешнего вида при постоянстве состава. Посевы и посадки он не относил к сообществам, рассматривая их как группировки. Термин "растительное сообщество" он применял только в общем смысле, конкретные сообщества

он называл участками ассоциаций. Впоследствии (1935, с.22) Алёхин дал следующее определение фитоценоза: "Фитоценоз - закономерное сочетание растений, обусловленное: 1) историческим развитием; 2) экологическими условиями; 3) взаимодействием видов; и обладающее а) известной структурой; б) способностью к восстановлению и в) способностью воздействия на среду". Это определение близко к определению Сукачева. Постепенно различия между московской и ленинградской школами исчезли. В.В.Алёхин более, чем Сукачев, испытал на себе влияние западноевропейских геоботаников.

Среди исследователей московской школы особое место занимал Николай Яковлевич **Кац** (1894-1984), изучавший в основном болотную растительность и опубликовавший ряд ценных обобщений о болотах. Он более, чем кто-либо из советских геоботаников, испытал на себе влияние uppsальской школы, что видно из данного им определения ассоциации: "Ассоциация является растительным сообществом с определёнными доминирующими видами в каждом ярусе" (Кац, 1934, с.11). Исходя из этого, в своих работах он выделил очень большое число микроассоциаций.

Начиная с первого десятилетия XX века в разработке теоретических основ фитоценологии в нашей стране руководящее значение начала приобретать деятельность Владимира Николаевича **Сукачева** (1880-1967), развившего многие положения, обоснованные его учителем Георгием Фёдоровичем Морозовым (1867-1920). В.Н.Сукачев в 1908 г. дал определение растительному сообществу, которое неоднократно в течение своей долгой жизни дополнял. Однако в этом определении он всегда сохранял как основной признак растительного сообщества "взаимоотношения между растениями, входящими в его состав, и между ними и окружающей средой". Сукачев подчёркивал, что растительное сообщество "есть понятие чисто конкретное, реальное, наблюдающееся в природе". Этим оно отличается от понятия "растительная формация", которое, объединяя сообщества, имеющие одинаковые взаимоотношения растений между собой и условиями существования, является уже понятием, не связанным с определённым пунктом, а отвлечённым" (Сукачев, 1912, с.11).

В.Н.Сукачев изучал различные типы растительности: леса, болота, луга, степи, тундры - от Прибалтики до Забайкалья - не только маршрутным методом, но и на стационарах. В 1914 г. он организовал в Новгородской губернии Княжедворский стационар для изучения взаимоотношений между растениями, где проводились наблюдения и эксперименты. Аналогичный стационар был организован в долине рек Чу (Киргизия).

В.Н.Сукачев наряду с А.П.Шенниковым является основоположником экспериментальной фитоценологии в нашей стране. Впервые он применил эксперимент на Княжедворском луговом стационаре для изучения влияния мохового покрова на травянистые растения (Сукачев и др., 1916). В 1925 г. он опубликовал программную статью "Экспериментальная фитоценология и её задачи". Основной задачей экспериментальной фитоценологии признавалось изучение борьбы за существование среди растений путём создания новых сообществ и воздействия на природные сообщества. В.Н.Сукачев полагал, что "для экспериментального изучения борьбы за существование удобно прежде всего работать с искусственными сообществами". В соответствии с этим он организовал экспериментальное изучение посевов многих видов растений (возделываемые растения, включая луговые злаки; сорняки полевых культур) на созданной им фитосоциологической станции в Детском селе (ныне г.Пушкин), в Лесном институте в Ленинграде, в заповеднике "Лес на Ворскле" и в Петергофе. Результаты этих исследований были обобщены им в статье "О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений" (Сукачев, 1953). Экспериментальные исследования В.Н.Сукачева имели большое значение при разработке проблемы "Борьбы за существование как фактор экологии" (Галл, 1976). Сукачев был натуралистом широкого профиля, эволюционистом, использовавшим при разработке проблем фитоценологии идеи Ч.Дарвина, В.В.Докучаева, В.И.Вернадского.

В.Н.Сукачев воспринял и развил положения, сформировавшиеся у исследователей лесных сообществ и обобщённые Г.Ф.Морозовым. Он обладал большим опытом изучения разнообразных растительных сообществ. Как уже отмечено выше, многие признаки сообществ, в том числе ярусное сложение, он воспринимал как результат борьбы за существование среди растений, входящих в их состав. Сукачев использовал термин "сообщество" как в общем, так и в конкретном смысле. Основными признаками растительного сообщества он считал: 1) взаимоотношения между растениями; 2) взаимоотношения растений (и в целом сообщества) со средой; 3) определённое постоянство, связанное с непрерывным возобновлением его компонентов; 4) изменчивость в определённых пределах; 5) структуру. Первоначально Сукачев считал, что выделение основной таксономической единицы растительности - ассоциации (абстрактной единицы) следует проводить с учётом: 1) видового состава; 2) условий произрастания; 3) структуры; 4) взаимоотношений между растениями; 5) отношений со средой; 6) способов возобновления; 7) характера определённых "фитосоциологических типов", встречающихся в составе сообщества; 8) происхождения. Такое выделение ассоциации на основе многочисленных признаков предполагает основательное и разностороннее знание сообществ. По сравнению с другими определениями как советских, так и западных геоботаников того времени трактовка Сукачева положительно отличаются именно комплексным подходом к вопросу.

Несколько позже Сукачев (1934, с.16) дал следующее определение ассоциации: "Растительная ассоциация, или тип фитоценоза, объединяет фитоценозы, одинаково организованные борьбой за существование в соответствии с условиями местопроизрастания, т.е. фитоценозы, характеризующиеся однородным составом, строением и в основном одинаковым сложением составляющих их синузий, а следовательно, имеющие одинаковую физиономию и характеризующиеся биологической равноценностью условий произрастания, определяемой однородностью комплекса прямодействующих экологических факторов". Посевы и посадки, созданные человеком, Сукачев также рассматривал как растительные сообщества.

В 1915 г. В.Н.Сукачев опубликовал книгу о растительных сообществах - "Введение в изучение растительных сообществ", а затем переиздавал её, дополняя новыми данными. Последнее (четвёртое) издание этой книги вышло в 1928 г. под названием "Растительные сообщества. Введение в фитосоциологию". В ней В.Н.Сукачев высказал свои представления по основным вопросам фитоценологии. По справедливому свидетельству А.А.Корчагина (1975, с.17), "это руководство стало настольной книгой, пособием всех отечественных ботаников и привлекло внимание широкого круга исследователей природы и практиков сельского и лесного хозяйства". Эта книга оказала большое влияние на развитие фитоценологии в нашей стране и долго служила учебным пособием по этой специальности. Есть смысл подробнее рассмотреть содержание этой книги как подводящей итоги изучения растительных сообществ в нашей стране за первую четверть XX в. В своей книге Сукачев ссылался на основные классические работы по фитоценологии, сопоставляя данные, полученные в нашей стране, с зарубежными, но основной фактический материал, основные мысли и выводы относятся к результатам исследований русских учёных и в значительной степени к результатам исследований самого Сукачева.

В первой главе "Борьба за существование между растениями в сообществе" приведены данные наблюдений лесоведов (Г.Ф.Морозов и др.), на основании которых Сукачев пришёл к выводу, что "жизнь леса есть непрерывная борьба за существование. Она лишь является частным, но необычайно показательным случаем явления, общность которого для всего органического мира так убедительно показал Ч.Дарвин". В главе приведены также результаты опытов самого Сукачева по изучению конкуренции в посевах однолетних растений. Он пишет (с.153): "Указанная выше (для леса - Т.Р.) закономерность распределения числа экземпляров по ступеням высоты, толщины, мощности ветвления и других признаков имеет место и здесь. Затем быстрота

изреживания сообщества стоит в связи также с видом растения: у одних этот процесс идёт быстрее, у других - медленнее. Более благоприятные почвенные условия влекут за собой более энергичное взаимное состязание, а следовательно, и большую убыль особей". Сукачевым изучено, помимо того, влияние усиления конкуренции на корневые системы растений. По данным, приведённым в этой главе, Сукачев заключает, что нельзя рассматривать ни одно явление в жизни сообществ, не учитывая конкуренции между растениями.

Во второй главе "Элементы, характеризующие общественную жизнь растений" рассматривается влияние растений друг на друга, проявляющееся в некоторой дифференциации на хорошо развитые и на угнетённые. Основой для этого послужили данные, полученные при изучении лесных ценозов. Дифференциация особей на размерные классы отражается в том числе на семенной продуктивности. Так, по данным Соболева и Фомичева, если семенную продуктивность деревьев ели I класса развития (наиболее развитых) принять за 100%, то семенная продуктивность деревьев II класса составит 88%, III класса - 37%, IV класса - 0.5% и V класса - 0%.

Как в лесных, так и в луговых сообществах форма растений меняется вследствие приспособления к тесному совместному произрастанию. Происходит некоторое угнетение растений (по сравнению с выросшими на свободе) и дифференциация особей на более развитые и угнетённые. В результате приспособления к произрастанию в сомкнутых сообществах возникают ярусное распределение различных частей растений и различия в глубине расположения корневых систем отдельных видов и особей, что снижает интенсивность конкуренции. Сукачев заключает: "Ярусность сообществ, которая состоит не только в том, что растения, входящие в состав сообществ, не все одинаковой высоты, но и в том, что растения разных ярусов различны по своей экологии и в жизни всего сообщества играют каждый свою особую роль, является важным свойством сообщества, вытекающим из принципа взаимодействия растений как следствия борьбы за существование". То же самое происходит и в сезонном изменении сообществ, в смене аспектов. "Накапливается всё больше данных о том, что среди растений одного яруса, фенологически развивающихся даже сходно, наблюдается различие во времени преимущественного потребления тех или иных элементов из почвы, чем достигается уменьшение взаимной конкуренции и более полное использование почвенных условий" (Морозов, 1924).

В третьей главе "Взаимоотношения между растительными сообществами и условиями существования" содержится обширный материал о распределении водной, болотной, луговой, степной и лесной растительности в зависимости от климатических и почвенных условий. Приведены данные, полученные в нашей стране, о влиянии растительности на климат и почву. Делается вывод, что каждое растительное сообщество имеет свой климат. Большое внимание уделено почве, "она главным образом определяет исход борьбы за существование между видами и этим определяет весь строй сообщества". "Внутри сообщества создаются совершенно иные климат и почвы... растительные сообщества видоизменяют в сильной степени те внешние факторы существования, которые характеризуют место, на котором существует сообщество". Предлагается говорить о "биологически изменённых факторах". Более того, условия произрастания в сообществах настолько сильно изменяются, что можно говорить о "биологически созданных факторах".

Всю совокупность факторов местообитания растительных сообществ Сукачев предлагает делить на несколько групп.

Косвенные, или энтопические факторы - в совокупности энтопия. Сукачев (вслед за Раменским) предлагает косвенно действующие на растение факторы, такие, как условия рельефа, почвообразующая порода, уровень грунтовых вод, окружение, называть энтопными.

Прямые факторы (условия среды, среда): а) экзогенные факторы (первичные факторы среды, определённые внешними факторами); б) эндогенные факторы (вторичные условия среды, биологически изменённые факторы).

Четвёртая глава "Понятие об ассоциации и её главнейшие признаки" в основном посвящена вопросам терминологии. Отмечается, что тип леса лесоведов равноценен понятию растительной ассоциации. Подчёркивается нередкая трудность выделения ассоциаций, особенно среди луговых и степных сообществ, в связи с постепенными переходами. Рассматривается вопрос смен возрастных состояний одного и того же участка леса, когда при господстве одного и того же вида деревьев происходят значительные изменения в составе и в количественном соотношении видов растительных ярусов. Сукачев пишет, что в этом случае происходит смена ассоциаций. Вместо введённого Гультом (1881) представления о близнецовых ассоциациях предлагается термин "взаимнокорреспондирующая ассоциация" (Сукачев, 1912). Вводится понятие о комплексе ассоциаций. В пределах ассоциации предлагается выделять субассоциации: 1) климатически замещённые, 2) эдафически замещённые, 3) генетически замещённые, 4) ареогенетически замещённые. Такой же ряд установлен и для ассоциаций. Принимается целесообразным введённое Каяндером представление о "викарирующих ассоциациях", т.е. ассоциациях, которые, находясь в равных энтопических условиях и будучи очень сходными во многих чертах, в основе слагаются одним из двух разных, но очень близких видов".

В пятой главе "Морфология сообществ и ассоциаций" подробно рассматривается ярусное сложение сообществ. Особенно интересно рассмотрение фитосоциальных типов растений, входящих в состав фитоценозов, т.е. видов различной ценотической значимости. Отмечается, что при изучении степной растительности Пачоский (1910) и Высоцкий (1915) установили две группы видов. 1) Растения необходимые, постоянные, более или менее прочно занимающие своё место, являющиеся главными потребителями почвенной влаги и питательных веществ и главнейшими производителями органической массы. Эти растения Пачоский (1917-1921) называет компонентами, а Высоцкий (1915), как впоследствии и Гордягин (1922) - доминантами. 2) Растения в сообществе как будто случайные, временные - ингредиенты.

В шестой главе "Понятие о смене ассоциаций" приведён разнообразный фактический материал о сменах, происходящих в водных, болотных и лесных сообществах. Особенно подробно рассмотрен вопрос о сменах, происходящих в лесных сообществах различного типа. Используются данные Коржинского, Танфильева, Гордягина и др. Рассмотрен вопрос о сукцессиях на вырубках и гарях. Особо выделены сукцессии, возникающие в результате выпаса скота на лугах, в степях и лесах. Приведены данные Шеникова, Высоцкого, Пачоского, Гордягина.

Сукачев выделяет 2 группы смен: автогенетические, происходящие на новой почве, т.е. первичные сукцессии, и экогенетические. Для автогенетических сукцессий выделены три стадии: 1) открытых сообществ; 2) закрытых невыработавшихся сообществ; 3) закрытых выработавшихся сообществ. Такой ряд завершается климатически законченным сообществом: климаксом - по Клементсу, коренной ассоциацией - по А.П.Ильинскому (1921). Он может быть охарактеризован 12 признаками, из которых наиболее существенными являются: равномерность распределения растений; затруднённость при нормальных условиях внедрения новых видов; резко выраженная ярусность в надземных и подземных частях; более равномерное развитие разных видов в течение вегетационного периода; сложение из экологически разных растений и вообще сложение из ясно дифференцированных фитосоциальных типов; большая устойчивость состава сообществ и соотношения видов в нём в разные годы.

Леонтий Григорьевич **Раменский** (1884-1953) в 1910 г., будучи ещё студентом Петербургского университета, выступил с докладом на 12-м Съезде естествоиспытателей и врачей, в котором сформулировал принципиально новые для того времени положения (Раменский, 1910). Основной задачей синэкологии (так Раменский называл

фитоценологию) признавалось выяснение зависимости растительного покрова от условий произрастания растений, а эта зависимость "наиболее полно отражается координатной синэкологической диаграммой, осями которой являются отдельные внешние условия (температура, влажность и пр.) и количественное развитие отдельных видов, членов сообщества. Каждый вид обладает на ней определённой кривой, поверхностью, постепенно опускающейся к границам... Построение синэкологических диаграмм и должно быть целью исследования, но это недостаточно при распространённом классификационном методе, выражающемся в установлении иерархического ряда единиц... Необходим сравнительный метод, позволяющий изучать непрерывную зависимость растительности от внешних условий, не раздробляя этой непрерывности на малосодержательные, отвлечённые, застывшие единицы".

Таким образом, Л.Г.Раменский впервые высказал мысль об экологической индивидуальности видов растений и непрерывности растительного покрова. Им обоснована целесообразность применения при изучении растительности "системы координат", а также поставлен вопрос о необходимости разработки "сравнительного метода для изучения непрерывной зависимости растительности от внешних условий". Он отрицательно относился к установлению "иерархических единиц" растительности. Сформулированные им положения были для того времени настолько новы и необычны, что выступавшие по его докладу В.В.Алехин, А.Н.Криштофович и В.Н.Талиев отозвались о них отрицательно, а В.Н.Сукачев в рассмотренной выше книге только упомянул о них.

В своих дальнейших исследованиях Раменский уделял большое внимание экологическому изучению почв и разработке методов определения количественного участия видов в сообществах. Из критериев участия видов растений быстрому глазомерному определению доступна лишь видимая сверху площадь, занимаемая их надземными органами - проективное покрытие. Поэтому Л.Г.Раменский многие годы был занят разработкой и совершенствованием метода проективного учёта.

Положения, сформулированные в докладе 1910 г., были развиты Л.Г.Раменским в работе, опубликованной в 1915 г., а особенно полно в работе "Основные закономерности растительного покрова..." (1924, 1925). Эта небольшая работа (в издании 1925 г. - 37 стр.) с полным правом может быть отнесена к числу самых выдающихся публикаций в мировой литературе по теоретической фитоценологии. Она не утратила своего значения по настоящее время. В ней впервые в нашей стране учение о растительных сообществах было названо фитоценологией. Было сформулировано следующее положение (с.13): "Растительный покров представляет собою многими факторами обусловленную текучую непрерывность, сложно отзывающуюся на смену условий в пространстве и во времени. В этих сменах обнаруживается экологическое и биологическое своеобразие видов, слагающих растительность (их различное отношение к среде, друг к другу, их подвижность и косность). Роль каждого вида своеобразна". В этом положении своеобразие видов растений трактуется широко, а не только по их экологическим свойствам.

Раменский различал следующие правила соответствия растительности местным условиям: 1) правило количественности ("обилия растений в установившемся равновесном ценозе строго закономерны", с.13); 2) экологической индивидуальности растительных видов (экологическое своеобразие видов проявляется не только в различиях их количественного участия в ценозах, но и в различиях их реакции на изменения условий произрастания от года к году); 3) непрерывности растительного покрова; 4) многомерности растительного покрова.

При этом "правило экологической индивидуальности несколько не противоречит факту существования закономерных, внутренне связанных группировок (ценозов)" (с.15). Л.Г.Раменский изучал растительность лугов и других кормовых угодий. На основе долгих стационарных наблюдений он установил значительную изменчивость травяной растительности от года к году. Он писал (1925, с.20): "В некоторых случаях

преобразование растительности очень глубоко, её облик и состав радикально изменяются, переступая границы ассоциаций и формаций... Семны травостоя степей, лугов, болот решительно опровергают представление о расчленении их на неподвижные единицы (ассоциации, сообщества). Нет застывших группировок, всё течёт, не считаясь ни с какими условными границами. Устойчивы не группировки, а только законы сочетаемости растений, они и подлежат изучению (с.20, разрядка Раменского - *Т.Р.*). Каждый детально и количественно проработанный список (т.е. каждое описание растительности - *Т.Р.*) обнаруживает неповторимую индивидуальность, и все списки могут быть сгруппированы в плавные и разнообразные экологические ряды, связывающие их в единую систему. Растительные ценозы легко и без натяжек укладываются в классификационные рубрики (ассоциации, формации и т.д.) только до тех пор, пока материал их описаний отрывочен, незначителен (десятки, может быть, сотни списков). При исчерпывающе большом наблюдательном материале условность обычной системы "полочек" (якобы "естественных единиц" становится совершенно очевидной".

Эти положения имеют большое значение для понимания организации растительных сообществ и их классификации.

Изучение некоторых проблем фитоценологии в двадцатом столетии

Начиная со второй четверти XX в., разработка теоретических проблем фитоценологии во многих странах приобрела настолько широкий диапазон, что всестороннее рассмотрение этого вопроса сопряжено с большими трудностями. Поэтому целесообразно специально рассмотреть лишь некоторые вопросы, не касаясь ряда проблем, получивших развитие только в последние годы.

Исследования в области биогеоценологии и учения об экосистемах

Уже в конце XIX столетия определилась необходимость в создании особой научной дисциплины, изучающей биокосные системы, в состав которых входят фитоценозы. Василий Васильевич Докучаев (1846-1903) в статье "Место и роль современного почвоведения в науке и жизни" в 1899 г. писал: "В самое последнее время всё более и более формируется и обособляется одна из интереснейших дисциплин и областей современного естествознания, а именно учение о тех многочисленных и многообразных соотношениях и взаимодействиях, а равно и о законах, управляющих вековыми изменениями их, которые существуют между так называемыми живой и мёртвой природой, между: а) поверхностными горными породами; б) пластикой земли; в) почвами; г) наземными и грунтовыми водами; д) климатом страны; е) растительными и г) животными организмами (в том числе и даже главным образом низшими) и человеком..." И далее: "Дисциплина с каждым годом делает всё новые и новые успехи и завоевания... и уже недалеко то время, когда она по праву и великому для судеб человечества значению займёт вполне самостоятельное и почётное место, со своими собственными, строго определёнными задачами, не смешиваясь с существующими отделами естествознания". Уже в начале XX столетия ряд исследователей сформировал представление о таких биокосных системах. Предлагались различные наименования подобных систем, из которых получили широкое признание термины "экосистема", предложенный А.Тенсли (Tansley, 1935), и "биогеоценоз", предложенный В.Н.Сукачевым (1942).

В нашей стране с момента высказывания В.В.Докучаева в 1899 г. до оформления представления о биогеоценозе В.Н.Сукачевым (1942) шло накопление фактического материала, а главное - осознание того, что растения, животные, грибы, прокариоты, почва и др. являются компонентами сложных биокосных открытых систем,

испытывающих воздействие внешних по отношению к ним факторов, в том числе деятельности человека. Некоторые исследователи, изучавшие одновременно растительность и почвы, сформировали представление о том, что они составляют единое целое, что почва населена многочисленными разнообразными организмами, имеющими большое значение в функционировании системы "растительность - почва". Этот подход был особенно хорошо выражен у Василия Робертовича Вильямса (1922) и был позднее воспринят другими исследователями (Высоцким, Раменским).

В 1914 г. Роберт Иванович Аболин (1889-1939) в статье "Опыт эпигенетической классификации болот" сформулировал понятия, соответствующие представлениям В.Н.Сукачева о биогеоценозе, так же как и представлениям Тенсли об экосистеме. В.Н.Сукачев (1964, с.9) писал об этой работе: "Аболин развил представление об эпигенете как о поверхностной оболочке Земли, где рельеф, грунты, почва и растительность, называемые им эпигенами, сочетаются и взаимодействуют между собой. Эпигенета складывается из эпиморф, которые представляют собой участки эпигенеты, на протяжении которых эпигены и их взаимодействие сохраняются одинаковыми". Аболин использовал иные термины, чем впоследствии В.Н.Сукачев: эпиморфа вместо биоценоза, эпигены вместо компоненты биогеоценоза, эпигенета вместо биогеоценозический покров Земли. Он различал также факторы, воздействующие на эпиморфы (солнце, атмосфера и её элементы, вода и т.д.) (Аболин, 1914, с.235). Применительно к болотам он писал о необходимости их эпигенетического изучения, имея в виду "всестороннее изучение современного состояния эпигенеты (как со стороны её внешней физиономии, так и со стороны внутренней коммунальной организации)". Замечательная работа Р.И.Аболина, почти полностью воспроизводившая положения, развитые впоследствии В.Н.Сукачевым, не оказала, однако, никакого влияния на формирование биогеоценологии в нашей стране. Но приоритет в формировании представления о биогеоценозе (экологической системе) сохраняется за ним.

Сходные с Аболиным мысли высказал Владимир Андреевич Дубянский. О нём В.Н.Сукачев (1915) писал: "В настоящее время есть попытка придать геоботанике несколько иное значение. Так, по В.А.Дубянскому (1913), она изучает не растения и не растительное сообщество как таковые, а то целое, что складывается из взаимодействия растительности, рельефа, климата, грунта и почвы..." Большой вклад в развитие биогеоценологии в России внёс Г.Ф.Морозов. О нём В.Н.Сукачев (1947) писал: "Только Морозов в полной мере понял значение всей среды окружения древостоя и взаимосвязей компонентов леса. Поэтому именно Морозов должен считаться основоположником лесной биогеоценологии. Он рассматривал лесное насаждение как "биоценозу", в понятие которой включал не только лесной биоценоз в современном понимании, но и среду его существования".

Идеи, близкие к биогеоценологическим, развивал Василий Робертович Вильямс (1922). Он рассматривал луга как сложные природные образования, компонентами которых являются растения, грибы, бактерии, почва, взаимно связанные друг с другом. Биогеоценологическое направление было ярко выражено в работах Г.Н.Высоцкого, организовавшего комплексные исследования лесов на стационаре в Великом Анадоле, где он проработал 12 лет как почвовед, геоботаник, гидролог, климатолог и частично как зоолог. Это, по сути дела, был первый биогеоценологический стационар в нашей стране.

Л.Г.Раменский, признававший Г.Н.Высоцкого в известной степени своим учителем, также трактовал растительные сообщества как компоненты биоценозов. Он писал (1935, с.32): "Следует всегда помнить и отмечать в принципиальных тезисах недопустимость трактовки растительности, оторванной от прочего органического населения. В силу современного состояния метода и наших знаний мы принуждены условно выделять растительность и рассматривать её отдельно от биоценоза. Эта уступка делает наши работы зачастую дефектными, об этом не следует забывать и не следует возводить фитоценологию в ранг особой самодовлеющей дисциплины". Он изучал и среду обитания организмов, объединяя её совместно с биоценозом в систему, названную

им фацией (Раменский, 1924), а затем эпифацией (Раменский, 1938). Впоследствии он признал целесообразным применение термина Сукачева "биогеоценоз". Наиболее полно Раменский проявил себя как биогеоценолог в разрабатываемом им "учении о типах земель". Он писал (Раменский, 1938, с.6): "Необходимо изучение почв, растительности, водного баланса территории, её микроклимата и т.д. в их взаимной связи, в их взаимодействии".

Таким образом, в работах Аболина, Вильямса, Высоцкого, Дубянского, Морозова, Раменского были обоснованы представления, близкие к понятию биогеоценоза Сукачева. Впервые В.Н.Сукачев сформулировал положение, соответствующее понятию биогеоценоза, в 1922 г. Он писал: "Весь органический мир на известном местообитании, т.е. биоценоз вместе со средой, образует целое, связанное определёнными взаимоотношениями, имеющее свои физиономические признаки (ландшафт в узком смысле слова). Это целое Р.И.Аболин предложил называть эпиморфой" (Сукачев, 1922, с.55-56). В 1940 г. В.Н.Сукачев предложил называть сложные биокосные системы "геоценозами" и только в 1942 г. - "биогеоценозами". В статье "Идея развития фитоценологии" (1942) Сукачев привёл графическую схему "взаимодействия между компонентами биогеоценоза", воспроизводимую в последующих публикациях. В схеме показаны два основных блока: биоценоз, состоящий из растительности (фитоценоза), животного населения (зооценоза) и микроорганизмов (микробоценоза), и косная среда (экотоп), образованная атмосферой (климатопом) и почвогрунтом (эдафотопом). Все компоненты биогеоценоза взаимодействуют друг с другом.

В.Н.Сукачев дал биогеоценозу развёрнутое определение, обратив особое внимание на обмен веществ и энергии, который Сукачев назвал биогеоценозическим процессом. По Сукачеву, биогеоценоз - хронологическая единица, границы которой определяются границами свойственного ему фитоценоза. Помимо компонентов биогеоценоза Сукачев выделял факторы, воздействующие на него. Среди них в настоящее время различают: космические (главным образом воздействие солнечной радиации); атмосферные (осадки, ветер); гидрологические (поступление воды помимо атмосферных осадков); геоморфогенные (изменение земной поверхности в связи с карстовыми явлениями, оползнями и др.); биотические (поступление организмов, пыльцы, диаспор и др. из других биогеоценозов); антропогенные (воздействие человека). По Сукачеву, биогеоценозы в совокупности образуют биогеоценозический покров Земли, что соответствует "плёнке жизни" в биосфере В.И.Вернадского.

Идеи Сукачева довольно быстро получили широкое признание в нашей стране. Этому способствовала организаторская деятельность Сукачева (публикация методических руководств, организация биогеоценологических стационаров, создание Проблемного совета по биогеоценологии при АН СССР), издание капитального труда "Основы лесной биогеоценологии" (1964). Одновременно с этим шло дальнейшее развитие идей Сукачева. Были внесены изменения в схему структуры биогеоценоза. Вместо выделения в составе биоценоза фитоценоза, зооценоза и микробоценоза было предложено выделять в составе биоценоза две функционально различные и дополняющие друг друга группы организмов: автотрофы и гетеротрофы. В пределах экотопа предлагалось вместо "климата" выделять аэротоп, а вместо "почвогрунта" - эдафотоп, как понятия, более точно характеризующие суть явления. Для вертикального расчленения биогеоценозов Ю.П.Бялловичем (1960) было разработано представление о "биогеоценологических горизонтах", а для горизонтального расчленения - "о биогеоценологических парцеллах" (дылис, 1969).

Несколько раньше В.Н.Сукачева представление о биокосных системах, в состав которых входят фитоценозы, ввёл Тенсли (Tansley, 1935), используя термин "экосистемы". Сам термин "экологическая система" впервые был использован немецким гидробиологом Вольтереком (Woltereck, 1928), но в несколько ином смысле, чем у Тенсли. Представление об экосистемах получило широкое признание. Если в разработке проблемы биогеоценозов приняли участие в основном ботаники и частично почвоведы,

то в разработке учения об экосистемах большое участие приняли зоологи, особенно в США. Учение об экосистемах (экосистемологию) в англоязычных странах стали называть экологией. Тем самым был внесён разрыв в понимание экологии как научной дисциплины.

Биогеоценоз и экосистема - функционально одинаковые биокосные системы. Между ними имеются, однако, существенные различия. Экосистема - безразмерное образование. Как экосистему можно рассматривать гниющий пень в лесу, дерево с населяющими его организмами и лес в целом, в то время как биогеоценоз - хронологическое образование, имеющее границы, определяемые границами свойственного ему фитоценоза. Было сформулировано положение: "Биогеоценоз - это экосистема в пределах фитоценоза" (Лавренко, Дылис, 1968).

Экосистема - более широкое образование, чем биогеоценоз. Экосистемой могут быть образования, биоценозы которых не содержат фототрофных организмов, например глубинные части океанов. Но такие системы не являются автономными, так как зависят от поступления энергии из систем, содержащих фототрофные организмы. Есть смысл расширить представления о биогеоценозах, выделив среди них две группы: 1) автономные, полнокомпонентные, содержащие в составе биоты автотрофные, главным образом фототрофные, организмы; 2) зависимые от автономных, неполнокомпонентные, не содержащие в своём составе фототрофных организмов. Термин "биогеоценоз" более содержателен, чем "экосистема", так как содержит в себе представление о том, что речь идёт о биокосном образовании, на что указывают части "био" и "гео". Однако "гео" в точном переводе означает "земной шар". Поэтому целесообразно изменить название "биогеоценоз" на "биоэкоценоз", или "биоэкоценозную систему".

Признание фитоценоза частью более сложной системы - биогеоценоза (экосистемы) определило необходимость внести дополнения в определение фитоценоза. Такое определение дали Евгений Михайлович Лавренко и Николай Владимирович Дылис (1968, с.162). Приводим его с некоторыми дополнениями: "Фитоценоз - условно выделенная из биоценоза открытая биотическая система, представляющая существенную часть (в материальном и энергетическом отношении) более сложной биокосной системы - биогеоценоза, состоящая из растений, главным образом автотрофных (фототрофов), находящихся в сложных взаимоотношениях друг с другом, с другими биоконпонентами и со средой, осуществляющая в результате жизнедеятельности своих автотрофных компонентов фиксацию солнечной энергии и при участии других организмов её трансформацию и биологический круговорот веществ, а также фиксацию молекулярного азота и обладающая определённым составом и более или менее гомогенной или гомогенно-мозаичной структурой в пределах занимаемого ею пространства".

Возможно, что существуют ценозы, где фототрофные растения отсутствуют или их участие незначительно, а основное значение в энергетике имеют фототрофные прокариоты. Их, очевидно, необходимо выделять в особую группу фототрофопрокариотных ценозов.

Признание фитоценозов частью более сложных биокосных систем оказало благотворное влияние на развитие фитоценологии, содействовало более глубокому пониманию процессов, происходящих в фитоценозах, особенно превращения энергии и круговорота веществ.

Разработка учения о консорциях

Растения всегда обитают совместно с другими организмами: прокариотами, животными, которые оказывают на них разностороннее влияние. Поэтому целесообразно было разработать представления о консорциях, условно выделенных из биоценозов образованиях, в которых растения (равным образом животные, грибы и др.) тесно связаны с зависящими от них организмами. Представление о консорциях одновременно и независимо друг от друга ввели зоолог Владимир Николаевич Беклемишев (1951) и

ботаник Л.Г.Раменский. Раменский (1952, с.186) писал: "Анализируя биоценозы в аспекте обмена веществ, мы легко придём к выводу, что помимо синузиев и общеизвестных цепей питания целесообразно равно выделять в ценозах также сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы (консортивные группы и их консорции). Без выделения и изучения консорций наши знания биогеоценозов не будут полными и законченными".

В разработке проблемы консорции большое значение имела публикация Виктора Викторовича мазинга (1966), который дал графическую схему структуры консорции и предложил соответствующие термины. В результате некоторых дополнений, внесённых в схему Мазинга, создаётся представление о консорции как о структуре, состоящей из автономного детерминанта (фитоценотической популяции автотрофного растения) и связанных с ним организмов, образующих концентры. В состав первого концентра входят организмы, непосредственно связанные с автотрофным растением: симбионты, паразиты, фитофаги, а также эпифиты и лианы. Было признано целесообразным также включение в первый центр ассоциативно связанных с автотрофом сапротрофных организмов, использующих в качестве энергии и веществ отмершие органы автотрофного растения. Во второй концентр входят организмы, контактно и ассоциативно связанные с организмами первого концентра: зоофаги, зоопаразиты, микофаги и фитопаразиты, поедающие и паразитирующие на автотрофных консортах (эпифитах и лианах), а также сапротрофы, использующие трупы, эквусии и экскременты животных, входящих в состав первого концентра. Третий концентр организован аналогично второму. Между детерминантом консорции и консортами устанавливаются главным образом тропические и топические связи, а в некоторых случаях - фабрические (использование животными растений для устройства своих гнёзд), форические (перенос животными пыльцы и диаспор растений, а также инфекции). Выделяют также защитные (дефензивные) связи: использование животными растений для защиты от своих врагов.

В нашей стране проблема консорций особенно интенсивно разрабатывалась в шестидесятых и семидесятых годах XX в. В зарубежных странах она не разрабатывалась, но различные формы консортивных связей интенсивно изучались. Из них наибольшее внимание уделялось: 1) симбиотическим связям растений с грибами, образующими микоризу (микосимбиотрофии); 2) симбиотическим связям растений с фиксирующими азот прокариотами; 3) связям растений с паразитными грибами; 4) связям растений с фитофагами, опылителями, распространителями диаспор.

Положительное влияние бобовых на произрастающие совместно с ними не бобовые растения было известно ещё в античные времена. Однако только в конце XIX столетия Гельричель и Вильфарт выяснили причину этого явления - существование в клубеньках на корнях бобовых растений бактерий, способных фиксировать атмосферный азот. Позже было установлено, что не все виды бобовых образуют на корнях клубеньки, показано большое влияние для фиксации атмосферного азота различных рас клубеньковых бактерий, а также условий среды. Выявлено, что благоприятное влияние бобовых на небобовые растения связано не с выделением из их корней азотсодержащих веществ, а с обогащением почвы азотом через поступление в неё богатого азотом опада, отмерших корней, клубеньков и др. Благоприятные для растений консортивные связи были установлены и с фиксирующими азот актиномицетами из рода *Frankia*. Число известных видов растений, симбиотически связанных с фиксирующими азот актиномицетами, к настоящему времени превысило 200. Это виды из семейств *Betulaceae*, *Elaeagnaceae*, *Myricaceae*, *Casuarinaceae*, *Cortiaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*. Установлено положительное влияние актиномицеторизных видов на совместно произрастающие с ними растения в результате обогащения почвы доступным азотом. Несколько позже были выявлены консортивные связи растений с фиксирующими азот цианобактериями (ранее известными как сине-зелёные водоросли). Растения,

симбиотически связанные с цианобактериями, менее распространены, чем актиномицетные растения.

Установлено широкое распространение ассоциативных консортивных связей растений со свободно живущими азотфиксирующими бактериями, обитающими в ризосфере растений. Если раньше был известен главным образом ризосферный азотфиксатор - *Azotobacter*, то в настоящее время выявлено большое число фиксирующих азот видов ризосферных бактерий. Хотя каждая из них фиксирует небольшое количество азота, в совокупности это составляет десятки кг на га азота. Было также обнаружено присутствие азотфиксаторов, использующих в качестве источника энергии выделения листьев, в филлосфере растений (точнее, в филлоплане, т.е. на поверхности листьев). Количество фиксируемого в филлоплане азота обычно невелико.

С давних пор изучаются поражение растений паразитными грибами, взаимоотношения между растениями и фитофагами, опыление растений животными, распространение животными диаспор растений. По всем этим вопросам продолжает идти накопление фактического материала; опубликованы сводные работы.

Об аут- и синэкологических оптимумах и ареалах

Ещё в 1883 г. в монографии, подводящей итоги 20-летних опытов с внесением удобрений, Лооз и его сотрудники (Lawes et al., 1883) писали: "Растения не обязательно существуют там, где почвенные и климатические условия наиболее благоприятны для них, но лишь в тех местах, где они могут произрастать при конкуренции с другими видами. Отсутствие положительной реакции вида на удобрения при совместном произрастании с другими видами не означает, что он не будет положительно реагировать в одновидовом посеве". Таким образом, на основании эксперимента, по сути дела, получены данные для обоснования положения об аут- и синэкологических оптимумах растений. То же явление было экспериментально показано Штеблером и Шрётером (Stebler, Schroeter, 1891). Позже, не зная о работах группы Лооза, Штеблера и Шрётера, М.Ф.Короткий (1912) писал: "Можно с большой уверенностью считать, что в природе... растения почти (?) никогда при оптимальных условиях не встречаются... не какое-либо особое предпочтение данному субстрату загоняет растение в определённые местообитания, но борьба за существование и наибольшая терпимость растения к данному субстрату или вообще к данным условиям произрастания". Сходные суждения были высказаны и Каяндером (Cajander, 1925).

В 1942 г. Александр Петрович Шенников, подводя итоги многочисленных опытов с пересадкой дернин из одних травяных сообществ в другие, ввёл представление об экологическом и фитоценотическом оптимумах и ареалах растений. Под первыми понималось отношение видов растений к экологическим факторам в отсутствие конкуренции с другими видами, под вторыми - при конкуренции с другими видами, что обычно происходит в природных фитоценозах. Несколько позже Гейнц Элленберг (Ellenberg, 1953), проведя опыты в специально созданной установке с различным уровнем почвенно-грунтовых вод с одновидовыми и многовидовыми посевами злаков, так же как и Шенников, ввёл представление о двух типах экологических оптимумов и ареалов растений, назвав их "физиологическими" (в отсутствие конкуренции с другими видами растений) и "экологическими" (при конкуренции с другими видами). Работы Элленберга получили широкое признание за рубежом, в то время как опубликованная на русском работа Шенникова осталась неизвестной зарубежным исследователям.

Создалось положение, когда под экологическим оптимумом и ареалом А.П.Шенниковым и Г.Элленбергом понимались различные явления: в одном случае (Шенников) - в отсутствие межвидовой конкуренции, а в другом (Элленберг) - при межвидовой конкуренции. В связи с этим сначала было предложено эти оптимумы называть аут- и синэкологическими (Работнов, 1959), а позже - потенциальным и фактическим (Работнов, 1973). Хатчинсон (Hutchinson, 1959) ввёл представление о

фундаментальной и реализуемой экологической нише, что соответствует представлению о потенциальном и фактическом экологическом оптимуме. Слово "потенциальный" более точно характеризует рассматриваемые явления, чем "фундаментальный".

Изучение ценотического значения отдельных компонентов растительных сообществ

Уже на ранних стадиях развития фитоценологии было отмечено, что отдельные виды, входящие в состав растительных сообществ, имеют важное значение в определении свойств фитоценозов. Первоначально ценотическое значение видов глазомерно оценивали по массе их надземных органов. Так, Г.Лекок (Lecoq, 1844), изучавший луга Франции и применявший, следуя Гееру, для оценки участия видов в сообществах десятибалльную шкалу, называл виды, имеющие балл 10, доминантами; баллы от 6 до 9 - основными; от 3 до 5 - дополнительными и от 1 до 2 - случайными. Название "доминант" широко использовалось в фитоценологии и продолжает использоваться до настоящего времени. Различают доминанты и не доминанты, иногда выделяют субдоминанты. Там, где доминирует не один вид, а несколько, говорят о кодоминантах. Соответственно различают моно- и полидоминантные фитоценозы. В многоярусных фитоценозах в каждом ярусе выделяется свой особый доминант.

Иногда выделение доминантов сопряжено с трудностями, так как виды, входящие в состав сообществ, образуют непрерывный ряд по массе своих надземных органов. В травяных фитоценозах иногда представляется возможным говорить об абсолютных доминантах: видах, масса надземных органов которых превышает массу надземных органов всех остальных растений. Различают устойчивые и неустойчивые доминанты. Как правило, не доминантов значительно больше. Так, по данным инвентаризации доминантов Советского Союза, проведённой Борисом Александровичем Быковым (1965), из более чем 20 000 видов сосудистых растений к доминантам можно отнести лишь примерно 1400 видов.

Ценотическая значимость видов определяется не только их количественным участием, но и особенностями участия в организации структуры фитоценозов, спецификой воздействия на среду и на другие растения. Поэтому возникла потребность выделения групп, функционально различных по ценотической значимости. Так, Р.Смит (Smith, 1898, цит. по: Sheal, 1987) выделил три группы видов: главные, подчинённые, зависимые. Г.Н.Высоцкий (1915) и И.К.Пачоский (1917) при изучении дерновинно-злаковых степей различали две группы видов: основные, постоянно существующие виды ("превалиды", по Высоцкому), "компоненты", по Пачоскому) и "ингредиенты" - растения, временно занимающие промежутки между дерновинами злаков (превалидов, компонентов). В Западной Европе очень интересная классификация видов различного ценотического значения была опубликована Браун-Бланке и Павияром (Braun-Blanquet et Pavillard) в трёх изданиях их очень важной работы "Vocabulaire de sociologie vegetale" (1922, 1925, 1928). Она включает пять типов: эдификаторы, косерваторы, консолидаторы, нейтральные, деструкторы. К сожалению, Браун-Бланке и Павияр лишь перечислили выделенные ими группы, но не охарактеризовали их и не привели соответствующих примеров. Можно лишь догадываться о том, какой смысл был вложен ими в установленные категории. Браун-Бланке, очевидно утратив интерес к этому вопросу и не считая его существенным, даже не упоминает о нём в трёх изданиях "Pflanzensoziologie" (Braun-Blanquet, 1928, 1951, 1964).

В дальнейшем зарубежные учёные, включая североамериканских, не проявляли интереса к этой проблеме до появления работ Джона Грайма (Grime, 1974, 1979), в то время как в СССР эта проблема интенсивно разрабатывалась многими исследователями. Сформировалось два подхода. Первый получил оформление в классификации В.Н.Сукачева (1928), в которой различаются две основные группы фитоценоотипов: эдификаторы - создатели (строители) сообщества и ассектаторы - соучастники в

построении сообщества, мало влияющие на создание фитосреды. В пределах группы эдификаторов выделяются автохтонные - строители сообществ без влияния человека или животных и дигрессивные - строители сообществ, становящиеся эдификаторами лишь при нарушении фитоценозов человеком или животными (при устранении нарушений они уступают место автохтонным эдификаторам). Ассектатары разделяются на автохтонные, включая эдификаторофилы и эдификаторофобы, и адвентивные, случайно попавшие в сообщество.

Л.Г.Раменский для растений различной ценотической значимости предложил термин "фитоценотип". Он различал три основных фитоцено типа: виоленты, пациенты, эксплеренты (Раменский, 1935, 1938). По Раменскому (1938, с.289), виоленты "энергично развиваясь, захватывают территорию и удерживают её за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды". Пациенты "в борьбе за существование берут не энергией жизнедеятельности роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным". Эксплеренты "имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато способны очень быстро захватить освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными, так же легко они вытесняются последними".

Значительно позже Грайм (Grime, 1974, 1979) независимо от Раменского выделил три основных фитоцено типа, назвав их менее удачно, чем Раменский: конкурентами (вместо виолентов), стресс-толерантами (вместо пациентов) и рудералами (вместо эксплерентов). Выделенные Раменским и Граймом три фитоцено типа характеризуют основные направления конкурентной стратегии растений.

В определения основных фитоцено типов, данных Раменским, можно внести некоторые уточнения. Следует признать правильным, что виоленты захватывают территории и характеризуются полнотой использования ресурсов. Но нельзя согласиться с тем, что они "подавляют, заглушают другие растения". В ельниках-черничниках типичный виолент - ель - не подавляет многие совместно с ней произрастающие растения, не оказывает на них отрицательного влияния через корневую конкуренцию (Карпов, 1969). Помимо того, ель влияет на другие растения не только как конкурент за ресурсы, но и как мощный средообразователь (эдификатор), создавая опадогенный горизонт (субстрат для укоренения) и специфический фитоклимат. Поэтому, взяв за основу определение Л.Г.Раменского и внося в него некоторые изменения, можно предложить *под виолентами понимать виды, которые захватывают территорию благодаря полноте использования ими ресурсов среды, успешно конкурируют с другими растениями и доминируют в фитоценозах, создавая особые условия для произрастания других растений, в различной степени приспособленных к ним.* Реакция "на крайне суровые условия", так же как и на стресс (по Грайму), изменяется от вида к виду. То, что является крайне суровым условием для одного вида, может быть вполне нормальным для другого. Поэтому это свойство растений следует исключить из определения пациентов. *Пациенты - это виды с низкой потребностью в основных ресурсах, способные произрастать в условиях сильной кислотности, воздействия низких температур, высокой засоленности и т.д.*

Признано целесообразным различать как особые свойства растений их волентность, пациентность, эксплерентность. Пациентностью обладают все виды растений, включая виоленты и эксплеренты. Особая форма пациентности - топическая пациентность - способствует существованию молодых особей, возникающих из семян, помогая им выживать в условиях сомкнутых сообществ.

Делались попытки создания классификации фитоцено типов с совместным использованием подходов Л.Г.Раменского, В.Н.Сукачева и некоторых дополнительных параметров. Примером может быть следующая классификация, созданная применительно к луговому фитоценозу (Работнов, 1974).

А - Доминанты

(виды, способные доминировать в фитоценозах)

I. Детерминанты (Сукачев, 1930), эдификаторы (Сукачев, 1928) - виды, способные устойчиво доминировать, с ильно выраженной средообразующей способностью.

1) Виоленты - многолетние растения, которые в силу свойственной им "энергии жизнедеятельности и полноты использования среды" в благоприятных для них условиях могут создавать монодоминантные устойчивые от года к году сообщества. В менее благоприятных для них условиях они выступают как кодоминанты в полидоминантных сообществах, и их абсолютная и относительная продуктивность может значительно изменяться по годам. При дальнейшем ухудшении условий произрастания их роль в сложении фитоценозов становится незначительной, нередко они представлены лишь угнетёнными особями, их поведение от года к году в значительной мере зависит от преобладающих растений.

2) Пациенты - многолетние растения, адаптировавшиеся к произрастанию в условиях недостаточной обеспеченности ресурсами (водой, элементами минерального питания, солнечной энергией) и (или) способные произрастать в условиях низких температур, высокой кислотности почв, значительной засоленности и т.п. В благоприятных для них условиях они могут создавать монодоминантные, устойчивые по годам сообщества. В остальном ведут себя как растения предыдущей группы.

II. Временные доминанты - виды, способные доминировать в течение относительно непродолжительного времени, обладающие обычно слабо выраженной средообразующей способностью.

3) Ценофлуктуенты (преимущественно моно- или олигокарпики) благодаря особенностям своего жизненного цикла или своеобразно воздействуя на среду (например, при "клевероутомлении") доминируют лишь периодически, в течение короткого срока (нередко 1-2 года), не способны даже в благоприятных условиях устойчиво поддерживать высокую продуктивность и сезонное ценотическое значение.

4) Сезонные эксплеренты - растения, вегетирующие в течение лишь части вегетационного сезона, в периоды, когда резко ослабляется использование ресурсов основными доминирующими видами. Сюда относятся весенние эфемероиды некоторых типов листопадных лесов.

5) Флуктуационные эксплеренты - многолетние, реже дву- или малолетние растения, обычно принимающие лишь небольшое участие в формировании сомкнутых фитоценозов, образованных основными видами, но обладающие свойством быстро и резко положительно реагировать на ослабление конкуренции и доминировать при массовом отмирании (или ослаблении) основных растений. Иногда они образуют лишь микрогруппировки (в местах нарушений) в пределах основных фитоценозов. В силу малой конкурентной способности длительность периода их доминирования непродолжительна.

6) Сукцессионно-демутационные эксплеренты - растения, доминирующие в течение первых стадий восстановления фитоценозов после их нарушения, например после пожара или вырубki леса (иван-чай, а затем берёза и др.). Они теряют способность доминировать или даже исчезают из состава фитоценозов, как только происходит возврат к коренным фитоценозам.

Б. Адиторы (ассектаторы)

(растения, не способные доминировать)

Даже при наиболее благоприятных условиях они занимают в сообществах второстепенное положение, но в совокупности их роль в определении фитосреды и продуктивности в некоторых фитоценозах может быть значительной. В полидоминантных травяных фитоценозах общая масса надземных органов аддиторов

обычно больше, чем у отдельных доминантов. Их участие обычно изменяется от года к году.

7) Автотрофные многолетние аддиторы (ассектаторы) - виды, способные достаточно устойчиво сохранять своё положение в фитоценозах, принимая в их сложении лишь небольшое участие.

8) Цветковые паразиты (на лугах в основном полупаразиты) - виды, неспособные существовать вне сообществ, в составе которых обитают их растения-хозяева. Растения этой группы зависят от других не только трофически, но и экологически (луговые полупаразиты малотеневыносливы). Они оказывают косвенное влияние на фитосреду, ослабляя воздействие на неё растений-хозяев. В некоторых случаях, снижая жизненное состояние растений-хозяев и ускоряя их отмирание, могут ускорять смену фитоценозов (Куркин, 1964).

9) Симбиотрофные однолетники и двулетники - виды, устойчиво, с колебаниями по годам, существующие в фитоценозах даже в отсутствие нарушений растительного покрова (бактериотрофы, некоторые микосимбиотрофы).

10) Однолетние не симбиотрофные и не паразитные растения, в том числе чуждые данным фитоценозам (адвентивные, в том числе полевые сорняки), встречающиеся обычно в виде единичных особей, в большом количестве лишь при нарушении фитоценозов.

В Западной Европе и США одно время было широко распространено (особенно среди зоологов) выделение двух групп организмов: *K*- и *r*-отбора (McArthur, Wilson, 1967); организмы первой группы типичны для коренных сообществ, второй - для нарушенных. Первые соответствуют виолентам и пациентам, вторые - эксплерентам.

В классификации фитоценозов не учтено одно важное обстоятельство - присутствие в составе фитоценозов помимо мощных средообразователей (эдификаторов) и зависимых от них, приспособленных к ним видов также видов, мало зависящих от эдификаторов и занимающих общую с ними эдафическую нишу. Это нашло отражение в классификации Сукачева, выделившего ассектаторы-эдификаторофилы и ассектаторы-эдификаторофобы.

Изучение жизненных форм растений*

Ещё в античные времена, за 300 лет до нашей эры, Теофраст различал такие формы роста растений, как деревья, кустарники, полукустарники, травы. Высказывания по этому вопросу содержатся в работах ряда ботаников XVI и XVII столетий. Однако лишь в начале XIX в. были опубликованы первые классификации жизненных форм растений. В 1806 г. Александр Гумбольдт в работе "Идеи о физиономичности растений" дал классификацию основных форм (Grundform) тропических растений, основанную на их внешнем виде (физиономичности). Такие классификации получили название "физиономических". Гумбольдт выделил 16, а затем 19 основных форм, используя для их наименования характерные таксономические группы.

Классификация включала следующие формы: 1) форму пальм; 2) бананов; 3) мальвовых и баобабовых; 4) вересковых; 5) кактусовых; 6) орхидных; 7) казуариновых; 8) ароидных; 9) лиан; 10) алоэ; 11) злаков; 12) папоротников; 13) лилейных; 14) ивовых; 15) миртовых; 16) меластомовых; 17) хвойных; 18) мимозовых; 19) лавровых.

Классификация Гумбольдта, иногда с изменениями и дополнениями, широко использовалась в первой половине XIX столетия. Иначе подошёл к классификации типов растений современник Гумбольдта, Огюст Пирам Декандоль. В 1818 г. он опубликовал классификацию типов растений, основанную на длительности их жизни и длине одревесневшей части надземных побегов. Классификация Декандоля включала две

* История изучения жизненных форм растений детально изложена в работах Du Rietz (1931), И.Г.Серебрякова (1962) и Т.И.Серебряковой (1972).

группы растений: 1) монокарпики, цветущие и плодоносящие один раз в жизни, с подразделением их на однолетние, двулетние, многолетние; 2) многократно цветущие и плодоносящие многолетники, позднее (1832) названные Декан্ডолем поликарпиками. Выделение двух групп растений: монокарпиков и поликарпиков, иногда под другими названиями, получило всеобщее признание и сохраняется до настоящего времени. Декан্ডоль обосновал отличающееся от физиономического направление в классификации жизненных форм растений, которое можно назвать биоморфологическим. Таким образом, с самого начала научной классификации жизненных форм растений определились два направления, которые развивались параллельно.

В 1863 г. Антон Кернер в работе о растительности придунайских стран привёл классификацию основных форм растений (Grundformen) изученного им региона, включающую 12 типов, название которых, в отличие от Гумбольдта, было дано не по таксономическим группам, а по форме роста. Классификация включает: деревья, кустарники, различные типы травянистых растений (высокое и низкое разнотравье, злаковидные растения, гелофиты, плавающие растения), лиановидные растения, а также грибы и лишайники.

Август Гризебах в 1872 г. в монографии, посвящённой растительности земного шара, привёл физиономическую классификацию растительных форм (Vegetationsformen) растений для флоры Земли, включавшую 54 типа, а в последующей работе - 60 типов. Эти типы были объединены в семь обобщённых групп: древесных растений, суккулентов, лиан, эпифитов, разнотравья, злаков, бессосудистых растений. Обобщённые группы в дальнейшем подразделялись на подгруппы; например, среди древесных растений таких подгрупп насчитывалось тридцать и т.п.

Физиономическую классификацию растительных форм для Северной Финляндии опубликовал Рагнар Гульт. Она напоминает классификацию Гумбольдта и включает формы 43 типов, названные по характерному роду растений: Pinus, Abies, Betula, Erica, Ledum, Oxycoccus и др. Эти 43 формы были объединены в десять основных форм: хвойные деревья, листопадные деревья, кустарники, кустарнички, злаки, разнотравье, лианы, торфяные мхи, другие мхи, лишайники. Таким образом, в XIX в. преобладали физиономические классификации жизненных форм.

В конце XIX столетия на разработку проблемы жизненных форм оказали влияние идеи Ч. Дарвина, что привело к экологизации классификаций жизненных форм. Карл Негели (Naegeli, 1874) обосновал положение о двух группах признаков, свойственных растениям: организационных и приспособительных (по Вармингу - индифферентных и эфариостических, или приспособительных). Успехи в области органографии растений, особенно исследования А. Брауна и Ф. Ирмиша, обеспечили возможность учёта при анализе жизненных форм многих биоморфологических признаков растений. Это, несомненно, повлияло на создание Евгением Вармингом классификации "главных форм" растений (Warming, 1884). В ней, как и в классификации О. Д. Декандоля, выделяются две группы растений: 1) монокарпики; 2) поликарпики. Монокарпики подразделялись на: а) размножающиеся исключительно генеративным путём или с очень слабо выраженной способностью размножаться вегетативно; б) с выраженной способностью размножаться вегетативным путём; в дальнейшем они подразделялись на многочисленные типы по особенностям подземных органов и надземных побегов.

Таким образом, классификация Варминга является дальнейшим развитием биоморфологического направления Декандоля. В своей основной книге (Warming, 1895), переведённой на немецкий и на русский языки, Варминг впервые применил к растениям термин "жизненная форма". Он определил жизненную форму как отражение гармонии вегетативного тела растений к воздействию внешней среды в течение всей жизни - от прорастания семени до отмирания. По Вармингу, систему жизненных форм следует создавать только на основе приспособительных признаков. В 1909 г. в английском издании своей "Экологии растений" Варминг предложил заменить термин "жизненная форма" на термин "форма роста" (growth form), что более точно отражает суть явления.

Варминг неоднократно возвращался к проблеме классификации жизненных форм растений. Последняя классификация была опубликована им в 1923 г. Работы Варминга по проблеме жизненных форм растений оказали большое влияние на развитие учение о жизненных формах растений. Впоследствии возникло большое число классификаций, в той или иной мере использовавших классификацию Варминга.

Особое место в разработке проблемы жизненных форм заняли работы Раункьера. Теоретически он определил жизненную форму растений как совокупность приспособлений растений к климату. Практически он использовал лишь один признак, а именно приспособления для выживания в течение периода, неблагоприятного по климатическим условиям для произрастания растений, в особенности приспособления для защиты почек возобновления или верхушек побегов. До Раункьера такой подход частично использовался Аршугом (Arschoug, 1896), который в зависимости от расположения почек возобновления и способа перезимовки разделял растения на аэрофиты (с почками возобновления, расположенными над почвой) и геофиты (с подземными почками возобновления).

Система жизненных форм Раункьера включает 30 подразделений, объединённых в пять групп: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты, терофиты. У фанерофитов почки возобновления размещаются на надземных побегах на высоте не менее 25 см над уровнем почвы. Среди них выделены: мегафанерофиты, мезофанерофиты, микрофанерофиты, нанофанерофиты, лианы, эпифиты, суккулентные фанерофиты. Мега-, мезо-, микро- и нанофанерофиты подразделяются на вечнозелёные и листопадные. У хамефитов почки возобновления расположены на надземных побегах, либо прилегающих к поверхности почвы, либо размещённых над почвой на высоте до 25 см. К хамефитам относятся кустарнички, растения со стелющимися побегами, растения, образующие подушки. Гемикриптофиты характеризуются расположением почек возобновления на поверхности почвы у основания надземных побегов. Они подразделяются на три группы: протогемикриптофиты (растения без листовой розетки); полурозеточные растения с розеткой листьев и олиственным стеблем; розеточные растения с розеткой листьев и безлистным стеблем.

Среди криптофитов выделяются: геофиты (почки возобновления которых размещены в почве); гелофиты и гидрофиты (с почками возобновления, расположенными под водой). Геофиты подразделяются на пять групп в зависимости от особенностей подземных органов, на которых расположены почки возобновления.

Терофиты - однолетние растения, переживающие неблагоприятные периоды в виде семян. Раункьер распределил выделенные им типы в десять основных классов жизненных форм: мега- и мезофанерофиты, микрофанерофиты, нанофанерофиты, эпифиты, стеблевые суккуленты, хамефиты, гемикриптофиты, геофиты, гелофиты и гидрофиты, терофиты.

Классификация жизненных форм Раункьера, так же как и многие другие классификации, включает только сосудистые растения. Раункьер разработал также классификацию листьев по их размерам: лептофиллы - менее 25 мм², нанофиллы - 25-225 мм², микрофиллы - 225-2025 мм², мезофиллы - 2025-18225 мм², макрофиллы - 18225-164025 мм².

Система жизненных форм Раункьера, несмотря на её критику, получила широкое признание и используется по настоящее время. В развитие системы жизненных форм растений Раункьера для регионов с суровым зимним периодом предложены классификации, в которых оценивалась степень сохранности зелёных листьев в зимнее время.

Особый интерес представляет классификация И.К.Пачоского (1906), в которой растения объединяются в типы в зависимости от времени отмирания органов растений во время неблагоприятного периода. Она включает:

1. Вечнозелёные растения (все органы многолетние).

2. Древесные растения с опадающими листьями (все органы многолетние за исключением листьев, которые являются однолетними).
3. Полукустарники (однолетние не только листья, но и верхушки побегов).
4. Многолетние травы - гемикриптофиты (однолетними являются все надземные органы).
5. Многолетние травы - криптофиты (однолетними являются не только надземные, но и подземные органы, расположенные до известной глубины).
6. Однолетники (включая и "многолетники", от которых к зиме остаются лишь почки, заменяющие семена).

Принципы, использованные Вармингом для построения системы жизненных форм, применялись и при создании ряда региональных классификаций. Примером может служить классификация Г.Н. Высоцкого (1915) для растений сухих степей. В ней шесть групп:

1. Травянистые многолетники, не обладающие способностью свободного вегетативного размножения, с подразделением на осевые и дерновые (правильнее сказать - дерновинные) растения. Группа осевых растений подразделяется на стержнекорневые и кистекоорневые.
2. Травянистые многолетники с активным вегетативным размножением. Сюда входят ползучие растения с подразделением на корневищные и корнеотпрысковые. Кроме того, выделяются луковичные и клубнелуковичные многолетники.
3. Многолетники с надземными луковичками и пазушными клубнями.
4. Малолетники: двулетние, озимые и яровые однолетники.
5. Мхи и лишайники.
6. Надземные многолетние ксилофиты (деревья, кустарники, полукустарники) и подземные ксилофиты, у которых деревеснеет только корень.

Классификации жизненных форм создавали и другие исследователи, охватывая то большее, то меньшее разнообразие видов растений, используя как физиономические, так и биоморфологические признаки. Наряду с этим проводились исследования по биоморфологической характеристике отдельных видов или групп видов. Накоплен ценнейший материал, опубликован ряд обобщений. Примером может быть монография, опубликованная как учебное пособие И.Г.Серебряковым, "Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных" (Серебряков, 1962), в которой глубоко и разносторонне рассмотрены жизненные формы деревьев, кустарников, кустарничков, стланцев, лиан, подушковидных растений. Е.М.Лавренко ввёл представление об экобиоморфах, т.е. о характеристиках жизненных форм, в которых использованы не только биологические, но и экологические признаки.

В настоящее время возникла необходимость в расширении признаков, которыми характеризуются жизненные формы. В некоторых классификациях растения разделялись на автотрофные и гетеротрофные, а среди последних выделялись полупаразиты и полные паразиты (голопаразиты). Иногда выделялись насекомоядные растения.

Дальнейшее развитие система жизненных форм Раункьера получила в работе Элленберга и Мюллер-Домбуа (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). Их классификация включает 23 группы жизненных форм с дальнейшими подразделениями. Она охватывает не только сосудистые, но и низшие (талломные растения). Помимо форм, выделенных Раункьером (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, геофиты, терофиты), она включает лианы, гемиэпифиты (псевдолианы), эпифиты, плавающие сосудистые растения, талломные хамефиты, талломные гемикриптофиты, талломные терофиты, талломные эпифиты, плавающие талломные гидрофиты, криофиты, эдафифиты, сосудистые полупаразиты, талломные паразиты, талломные сапрофиты. Поскольку полупаразиты выделяются как особая жизненная форма, то вполне логично как особые жизненные формы выделить растения, симбиотически связанные с фиксирующими азот бактериями, актиномицетами, цианобактериями, а также с микоризными грибами. Перспективно составлять биологические спектры типов сообществ по выраженности

микоризы (безмикоризные, эндомикоризные, с везикулярно-арбускулярной микоризой, эрикоидной микоризой и др.).

Изучение экологических и биологических свойств растений

Знание экологических и биологических свойств компонентов растительных сообществ необходимо для полного понимания организации и динамики фитоценозов. Задолго до осознания этого положения исследователи стали проводить наблюдения над экологией и биологией отдельных видов растений. Особенно широко проводилось изучение экологических свойств растений для использования их в качестве индикаторов определённых условий.

После работ Гумбольдта, показавшего значение для распределения растений климатических факторов, значительное внимание стали уделять влиянию эдафических факторов. Возник спор о том, что имеет большее значение для распределения растений: химизм или физические свойства почв.

Унгер (Unger, 1836) различал три группы растений по их индикаторной значимости: встречающиеся только на определённых почвах (bodenmolde); встречающиеся на многих почвах, но лучше всего произрастающие на определённой почве (bodenstete); растения, относящиеся индифферентно к почве (bodenvage).

К началу XX столетия некоторые исследователи начали систематически изучать отношение видов растений к какому-либо экологическому фактору и оформлять результаты своих наблюдений в виде таблиц, в которых отмечалось отношение изученных видов к данному фактору в условных показателях. Примером могут служить результаты исследований Каяндера (Cajander, 1909), полученные при изучении луговой растительности в поймах рек Онеги, Лены, Кеми и Торнео. Он привёл в табличной форме данные об отношении видов растений к седиментации и к содержанию в почве извести. Эти весьма ценные данные, к сожалению, остались неизвестными для большинства исследователей и не оказали должного влияния на изучение экологических свойств видов растений.

К двадцатым годам XX столетия был разработан метод определения концентрации водородных ионов в почве (актуальной реакции) и было предложено выражать её в показателе рН. В 1923 г. датчанином Олсеном (Olsen, 1923) была опубликована работа, в которой в табличной форме были показаны изменения обилия отдельных видов растений в зависимости от рН почвы (на основе встречаемости по Раункьеру). Это была первая таблица, пользуясь которой можно было по геоботаническому описанию растительности определять уровень выраженности экологического фактора, в данном случае - кислотности почв. Подобные исследования были проведены в ряде стран, по их результатам составлялись аналогичные таблицы (Chodat, 1924; Смелов, Работнов, 1929).

Таблицы, содержащие показатели отношения отдельных видов растений к различным экологическим факторам, получили название экологических шкал. Постепенно представление о том, что индикация условий произрастания растений должна основываться не на отдельных видах-индикаторах, а на всём составе растительных сообществ с учётом количественного участия отдельных видов, стало общепризнанным. Это было связано с пониманием растительных сообществ как сложных гетерогенных систем. Л.Г.Раменский на основе изучения главным образом луговой растительности пришёл к выводу, что "травянистая растительность, сложно, как гетерогенная система, реагирует на аномалии условий. При этом каждое растение выполняет свою особую роль: одни виды рассчитаны, так сказать, на годы вымокания, другие - на годы засухи, а третьи - на благоприятные умеренные годы (*Poa trivialis*), четвёртые - на смежные годы резко контрастного увлажнения (влажные годы после засухи - *Agropyron repens*). Одни виды, стеновые, образуют устойчивый скелет ценозов, другие - выполняют освобождающиеся промежутки. Различные виды проявляют при сменах неповторимую

экологическую индивидуальность и самую различную степень косности либо подвижности (вегетативной, семенной - "налётные малолетники")" (Раменский, 1925).

Представления об экологической индивидуальности видов были одновременно, независимо друг от друга сформулированы Л.Г.Раменским в России и Г.А.Глисоном в США. Л.Г.Раменский (1925, с.15) так сформулировал положение об экологической индивидуальности видов растений: "Каждое растение по-своему своеобразно распределено по условиям среды, входя в ряд определённых группировок с другими видами, нет двух кривых обилия, которые бы совпадали или были параллельны друг другу, все кривые сложно пересекаются на различных уровнях, ориентируя свою вершину (уровень наибольшего обилия) и имея форму симметричную или неравнобокую, растянутую или сжатую с боков (стенотопные виды) и т.д. Видовая специфичность, несомненно, является отражением факта физиологического своеобразия вида организма... Признав факт экологической индивидуальности, мы приходим к более глубокому и содержательному анализу предмета: если каждое растение по-своему относится к внешним условиям, то и обратно, каждый член ценоза своим присутствием и обилием вносит новый оригинальный штрих в характеристику местообитания. Целесообразно применённое правило экологической индивидуальности даёт возможность такого содержательного и всестороннего суждения по составу ценоза о местных условиях, какое иначе вряд ли было бы достигнуто".

Обосновав это положение, Л.Г.Раменский приступил к разработке метода, с помощью которого можно определить условия произрастания растений по геоботаническому описанию растительности. После длительных поисков такой метод удалось разработать. Его теоретической основой стало положение о возможности выделения в пределах градиента любого экологического фактора функциональных средних, под которыми понимался "такой объект (почва, группировка растительности и т.д.) конкретный или более или менее абстрактного, обобщённого характера, который отражает условия и состояние, среднее для той группы объектов, из которой выведен" (Раменский, 1938). Был разработан метод выведения функциональных средних, а также "элективных средних", в известном приближении воспроизводящих "среднее функциональное". Отобрав описания фитоценозов, расположенных в краевых частях какого-либо градиентного ряда, т.е. в экологически контрастных условиях, и выведя соответствующие функциональные (элективные) средние, можно тем самым, используя метод, разработанный Раменским, разместить между ними остальные описания растительности, установить положение всех описанных фитоценозов в данном градиентном ряду. При этом выясняется отношение отдельных видов растений, входящих в состав этих растительных сообществ, к тому экологическому фактору, по которому построен градиентный ряд, условно разбиваемый на отдельные градации, или "ступени". Для каждого вида устанавливается амплитуда ступеней, при которой вид произрастает, и оптимальная для него часть градиентного ряда, где его участие в фитоценозах наибольшее. Это расчетные данные, но они получены в результате теоретически обоснованной обработки большого количества наблюдений (конкретных описаний растительности). Поэтому есть основание признать их достоверными при условии, что они базируются на использовании доброкачественного эмпирического материала (описаний, проведенных по методике, обеспечивающей достаточно точное определение участия видов в фитоценозах квалифицированными специалистами).

Первые результаты этой работы были опубликованы в тридцатых годах нашего века (Раменский, 1938). Работа продолжалась до кончины Л.Г.Раменского в 1953 г. и находилась в состоянии, признаваемом самим Раменским недостаточно совершенным для публикации. После смерти Л.Г.Раменского его ученик Иван Афанасьевич Цаценкин, упростив методику, завершил работу по составлению экологических шкал для растений сенокосов и пастбищ европейской части бывшего СССР. На основе использования огромного количества (до 20 тысяч) описаний растительности были составлены экологические шкалы, в которых охарактеризовано более 1500 видов растений по их

отношению к увлажнению, богатству почвы, а для некоторых видов, помимо того, к переменности увлажнения, уровню седиментации и к выпасу. Экологические характеристики видов выражались в амплитудах ступеней увлажнения, богатства почвы и др., при которых они встречаются в соответствующих грациях их участия в фитоценозах (по проективному покрытию). Пользуясь этими шкалами, можно было по любому правильно составленному геоботаническому описанию определить в условных показателях увлажнение, богатство почвы и др.

Следует отметить, что индикации определённых условий по шкалам Раменского обычно используются не все виды, а только 5-7, причём их набор то в большей, то в меньшей степени изменяется в зависимости от того, выраженность какого экологического фактора определяется.

Шкалы Раменского широко применялись в бывшем СССР при маршрутных и стационарных исследованиях растительных сообществ: при разработке типизации естественных кормовых угодий, при изучении динамики растительности, для выявления максимальной эффективности приёмов улучшения лугов, для характеристики экологических свойств видов. используя методику, разработанную Л.Г.Раменским, частично упрощая её, И.А.Цаценкин с учениками создал экологические шкалы для других регионов СССР (Кавказа, Средней Азии, Алтая, Сибири, Дальнего Востока, Памира), а также для Карпат и Балкан. В некоторых из них виды охарактеризованы не только по отношению к увлажнению, богатству почвы и выпасу, но и по отношению к "высотности", т.е. к условиям, определённым абсолютной высотой местности, что имеет значение для горных районов. Для Дальнего Востока создана экологическая шкала, отражающая отношение растений к механическому составу почв и к дренированности (Селедец, 1977, 1978), а для условий лесостепи европейской части России - к освещению (Кашпарева, 1972). К сожалению, разработка новых шкал И.А.Цаценкиным не сопровождалась совершенствованием методики их составления, исследователи пошли "вширь", а не "вглубь".

Другие подходы при составлении экологических шкал использовались в странах Западной Европы (ГДР, ФРГ, Венгрия, Австрия, Голландия, Швейцария, Дания). Здесь использовали два подхода. Первый: шкала Ольсена для определения рН почвы по растительности уже была рассмотрена выше. Другой подход был осуществлён Г.Элленбергом вначале для полевых сорняков (Ellenberg, 1950) и луговых растений (Ellenberg, 1952), а затем для всех сосудистых растений Центральной Европы (Ellenberg, 1974, 1979, 1991). В последнем издании "Экологических шкал" Элленберга свыше 2700 видов и внутривидовых таксонов были охарактеризованы по отношению к освещению, тепловому режиму, континентальности климата, увлажнению, реакции почвы, обеспечению доступным азотом, засолению. Отношение видов к соответствующим условиям характеризуется цифрами по двенадцатибалльной шкале (фактор увлажнения) и по девятибалльной шкале для всех остальных факторов. Особыми значками отмечено отношение к переменности увлажнения и к затоплению.

Цифровые показатели основаны на многолетних (более чем двадцатилетних для первого издания и сорокалетних для третьего издания) наблюдениях и частично на экспериментальных данных, например, по результатам опытов с внесением удобрений. Они достаточно достоверны. Пользуясь этими шкалами по геоботаническому описанию, содержащему данные о количественном участии видов, можно определить для каждого места условия произрастания растений. Особую ценность этим шкалам придают данные об отношении растений к одному из важнейших экологических факторов - обеспеченности доступным азотом. Это стало возможным в связи с тем, что Элленберг придавал большое значение разработке проблемы "азот как экологический фактор". По сходному принципу были созданы экологические шкалы другими западноевропейскими исследователями. Некоторыми из них в шкалы вводились дополнительные факторы (условия), например, содержание в почве органического вещества в шкале Элиаса Ландольта (Landolt, 1977). Для Центральной Европы были опубликованы экологические

шкалы, включающие свыше 1200 видов мохообразных (листочечных мхов и печёночников) и почти 500 видов лишайников (Ellenberg et al., 1991).

Экологические шкалы могут быть использованы для изучения патентности растений, для объяснения различного поведения отдельных видов при нарушении фитоценозов. Так, в опыте В.Г.Карпова (1969) с траншейной обрубкой корней в ельнике-черничнике в кустарничково-травяном ярусе выявились две группы растений. Одна - виды, относящиеся индифферентно к выключению воздействия на них корней ели (черника, брусника, седмичник, майник, линнея), другая - виды, резко положительно реагирующие на прекращение корневой конкуренции с елью (кислица). Объяснение этому явлению можно получить из данных экологических шкал Элленберга. Черника, брусника и др. - типичные ацидо-олигонитрофильные пациенты, а кислица - сциофильный пациент, требующий для оптимального развития достаточно высокого обеспечения азотом. Таким образом, различную реакцию видов растений на траншейную обрубку корней ели можно объяснить их различным отношением к увеличению уровня обеспеченности азотом, происходящему при обрубке корней ели.

Общее число видов, включенных в экологические шкалы, составленные различными исследователями, очень значительно. Помимо того, получено много данных об экологических свойствах отдельных видов, не вошедших в экологические шкалы. Накопление данных об экологических свойствах растений шло одновременно с выяснением значения всё новых экологических факторов: реакции почвы, переменности увлажнения, длительности фотопериода, обеспеченности микроэлементами, соотношения красного/дальнекрасного света, загрязнения SO₂ и тяжёлыми металлами и др.

Шло постепенное накопление данных о биологических, в том числе биоморфологических, свойствах растений (см.раздел "Изучение жизненных форм растений"). Изучались длительность жизни, онтогенез и морфогенез, способы размножения, консортивные связи, способы опыления и распространения диаспор и др. Неоднократно предпринимались попытки издавать обобщающие сводки по биологии и экологии отдельных видов. К наиболее ценным относится предпринятое Шрётером, Кирхнером и Левом (Kirchner, Loew, Schröter) издание "Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas", в котором с максимально возможной для того времени полнотой было охарактеризовано большое количество видов растений Германии и австрии. Издание этого классического руководства растянулось с 1908 по 1942 г. и осталось, к сожалению, незавершённым.

В 1928 г. от имени Британского экологического общества выступил Солсбери (salisbury) с призывом создать "Биологическую флору Британских островов". Эту мысль удалось реализовать начиная с 1941 г., публикуя в "Journal of ecology" статьи - монографические описания отдельных видов британской флоры. Издание продолжается по настоящее время и далеко до завершения. "Биологические флоры" с описанием биологии и экологии отдельных видов издаются также в других странах (Канаде, Израиле, новой Зеландии). Аналогичное издание предпринято в нашей стране в виде "Биологической флоры Московской области". С 1974 по 1995 г. вышло одиннадцать выпусков, в которых охарактеризовано большое число видов, в частности все виды осок и ситников, грушанок, ожик, полевиц, рясковых и др.

Изучение взаимоотношений между растениями

Давно стало ясным, что при совместном произрастании растения оказывают разностороннее влияние друг на друга. Уже в 1820 г. Огюст Пирам Декандоль обосновал большое значение борьбы за существование между растениями и выделил следующие формы влияния растений друг на друга: давление, затенение, корневая конкуренция, влияние корневых выделений, отмерших остатков, влияние через надземные органы.

После утверждения в биологии идей Дарвина признание значения борьбы за существование ещё более возросло. Был предложен ряд классификаций форм взаимовлияния растений при их совместном обитании. Из них следует отметить классификацию В.Н.Сукачева (1956), выделившего контактные, трансбиотические и трансбиотические взаимоотношения. Наибольшее значение имеют трансбиотические взаимоотношения (т.е. связанные с изменениями среды под воздействием растений); правильнее называть их трансфитогенными. К трансбиотическим относятся многие формы взаимовлияний.

1) Поглощение растениями ресурсов: света (точнее ФАР), воды, элементов минерального питания, углекислого газа, а в некоторых случаях кислорода, в результате чего ухудшается обеспечение ими других растений. Это явление получило название конкуренции за ресурсы.

2) Выделение в окружающую среду прижизненных специфических веществ, что может воздействовать (отрицательно или положительно) на соседние растения.

3) Отложение органического вещества в почве и на её поверхности.

4) Создание внутри фитоценозов особого фитолимата, что может защищать растения от воздействия неблагоприятных климатических условий, от перегрева, от действия низких температур.

Особое значение имеет конкуренция за ресурсы. Первое, близкое к современному, определение конкуренции дал Клементс (Clements, 1905), а именно: "Конкуренция - отношение между растениями, занимающими одно и то же пространство и зависящими от одного и того же запаса физических факторов". В настоящее время под конкуренцией понимается "состояние, возникающее при совместном произрастании растений, когда наличные запасы какого-либо ресурса или ряда ресурсов недостаточны для удовлетворения потребностей в них всех растений, входящих в состав фитоценоза" (Работнов, 1983). По вопросу о конкуренции между растениями много данных было накоплено лесоводами и агрономами. В дальнейшем изучение конкуренции между растениями проводилось экспериментально как в искусственной обстановке (в вегетационных сосудах и др.), так и путём постановки опытов в поле, в том числе в природных фитоценозах.

Обзор экспериментальных исследований по конкуренции между растениями дан Клементсом (Clements et al., 1929). Первым вегетационным опытом для выяснения этого вопроса был эксперимент с гречихой, проведённый выдающимся немецким физиологом растений Юлиусом Саксом (Sachs, 1860). Поместив в сосуды одинакового размера шесть и двенадцать растений, Сакс наблюдал угнетение гречихи при норме 12 особей на сосуд и объяснил это недостатком элементов минерального питания. Внося удобрения, т.е. увеличив обеспечение растений необходимыми для них минеральными веществами, Сакс установил хороший рост растений и при норме 12 растений на сосуд. В последующих, признанных классическими, опытах Вольпи (Wolpi, 1881) была изучена реакция нескольких видов возделываемых растений на загущение посева. Определялись влияние загущения на высоту растения, диаметр стебля, размеры соцветия, на число плодов, время цветения и созревания семян, на химический состав. А.П.Шенников (1939) расценил работы Сакса, вольпи (а также Гельригеля) и Мейера) как начало разработки теоретических основ фитоценологии.

Число вегетационных опытов значительно возросло с начала XX столетия. В 1917 г. были опубликованы результаты опытов А.Тенсли с двумя видами подмаренника (*Galium pumilum* и *G.sylvestre*), они рассмотрены нами ранее. Таким образом, было установлено, что в межвидовой конкуренции часто более конкурентноспособны виды, приспособленные к произрастанию именно в данных условиях.

Было проведено множество опытов как для изучения внутривидовой, так и межвидовой конкуренции. При изучении межвидовой конкуренции было установлено значение условий произрастания (отдельных экологических факторов), а также воздействия консортов (положительное, отрицательное). Показано, что при изменении

условий среды конкурентные отношения между видами могут изменяться вплоть до противоположных. Были проведены также опыты по выяснению значения конкуренции за свет, воду и элементы минерального питания (корневой конкуренции). Ряд опытов, в том числе с применением изотопов P^{32} , N^{15} и др., был проведён для выяснения механизма корневой конкуренции. Изучались различия видов в поглощении элементов минерального питания с различной глубины, особенности избирательного поглощения отдельных элементов различными видами и т.п.

Проводились опыты и по изучению конкуренции растений в природных фитоценозах. Из них особенный интерес представляют опыты с траншейной обрубкой корней деревьев в лесах. Впервые такой эксперимент был осуществлен Фрике (Fricke, 1904). Опыты проводились следующим образом: в лесу между деревьями выбирались площадки (обычно размером не более 2×2 м), часть из которых по краям оттраншеивалась (выкапывались узкие траншеи глубиной до 40-50 см, иногда глубже), корни деревьев подрубались. Стенки траншей облицовывались досками, толем, пластиком, чтобы предотвратить новое проникновение корней деревьев внутрь оттраншеенных участков. Неоттраншеенные площадки использовались как контрольные при 2-3 кратной повторности. Таким образом, на оттраншеенных площадках выключалось воздействие корней деревьев при сохранении существующего затенения и воздействия надземного опада.

В результате были установлены существенные изменения среды обитания растений, образующих нижние ярусы, связанные в основном с увеличением содержания в поверхностном горизонте почвы воды и доступного азота (преимущественно в форме аммония). Особенно демонстративны результаты опыта, проведённого В.Г.Карповым в ельнике-черничнике. Здесь (по реакции на выключение воздействия корней ели) выявились следующие группы растений: 1) не изменившие или почти не изменившие своего участия в составе травяно-кустарничкового яруса, т.е. виды, индифферентные к воздействию корней ели (черника, брусника, седмичник, майник, линнея); 2) кислица, резко положительно отреагировавшая на выключение корней ели: её проективное покрытие уже на третий год возросло с 7 до 90-95%; 3) виды, "появившиеся", очевидно, в результате прорастания покоящихся в почве семян (например, малина, "появившаяся" лишь на четвёртый год после обрубки корней ели и достигшая 60% проективного покрытия на шестой год); 4) мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*), почти исчезнувшие в результате затенения их кислицей, а затем кислицей и малиной. Таким образом, в опыте В.Г.Карпова выявилось, что ель через свою корневую систему: 1) не оказывает сколько-нибудь значительного влияния на ряд типично таёжных видов; 2) сдерживает разрастание кислицы и появление из покоящихся семян малины, тем самым обеспечивая создание выраженного мохового покрова из видов обычных таёжных мхов. Была установлена особая форма взаимодействия между растениями (сдерживание одними разрастания других видов, что обеспечивает произрастание третьих видов).

В опытах Л.П.Рысина (1969) в сосновом лесу неморального типа с подлеском из лещины было установлено, что вырубка подлеска, т.е. снижение затенения и корневой конкуренции, оказывала не меньшее положительное влияние на растения нижних ярусов, чем траншейная обрубка корней сосны.

Помимо опытов с траншейной обрубкой корней проведены многочисленные опыты по изучению конкуренции с исключением из состава фитоценозов отдельных видов и групп видов, с введением в их состав новых видов. Конкуренция между растениями происходит одновременно с другими формами взаимодействия между ними. Особенно широко распространены сочетания конкуренции с влиянием через воздействия растений на другие (не ресурсные) экологические факторы, с созданием особых условий произрастания в лесах и др., а также в результате воздействия консортов. Часто трудно выделить долю участия конкуренции в интегральном воздействии растений друг на друга. Выраженность конкуренции изменяется от одного фитоценоза к другому, а в

пределах фитоценозов - от одной микрогруппировки к другой, от одного фитоценозического горизонта к другому. Она также подвержена суточным, сезонным и флуктуационным изменениям. Изучение влияния конкуренции продолжается с применением новых, более совершенных методов.

Из средообразующих воздействий растений помимо поглощения ресурсов наибольшее значение имеет влияние через поступление в почву и не её поверхность отмерших органов растений, что происходит ежегодно, обычно в определённые сезоны года. При этом надземный опад может перекрывать низкорослые растения (мхи, надземные лишайники, водоросли), препятствуя доступу к ним света, и тем самым элиминирует их из состава фитоценоза. В лесах надземный опад, состоящий главным образом из листьев, в том числе из хвои, формирует особый биогеоценозический горизонт - опадогенный горизонт, получивший неудачное название "подстилка". Опадогенный горизонт служит местом укоренения растений, в нём размещаются не только корни трав и кустарничков, но и всасывающие корни деревьев. В нём обитает большая часть сапротрофных организмов, обеспечивающих разложение и минерализацию опада с образованием доступных для растений элементов минерального питания.

Опадогенный горизонт, формирующийся из опада различных видов растений, характеризуется различным химическим составом и физическими свойствами, что определяет различия в его использовании растениями и сапротрофами. Ещё в XIX в. датский учёный Мюллер предложил различать два основных типа опадогенного горизонта: муль, или мягкий гумус, и мор, или грубый гумус. Мουλ формируется в широколиственных лесах с хорошо развитым травяным покровом на слабокислых почвах. В его образовании большое значение имеет деятельность дождевых червей. Разложение опада идёт здесь быстро, и опадогенный горизонт выражен слабо. Мор образуется в хвойных лесах на кислых подзолистых почвах из опада, состоящего главным образом из хвои, содержащей большое количество лигнина и фенольных веществ, затрудняющих его разложение. Разложение идёт медленно, что определяет формирование мощного опадогенного горизонта, обычно с подразделением на верхний подгоризонт L (состоящий из неразложившегося опада), средний подгоризонт ферментации F (где идёт интенсивное разложение опада) и нижний, гумусный подгоризонт H (где опад уже превратился в бесструктурное органическое вещество). Между мулем и мором выделяют промежуточное образование - модер. Предпринимались попытки детализировать и уточнить представление о типах опадогенного горизонта. Они шли в двух направлениях: 1) выявление различий в составе опада, из которого формируются опадогенные горизонты: участия в нём опада хвойных и лиственных деревьев, кустарничков, трав, мхов и лишайников; 2) уточнения химического состава, в частности, по соотношению в нём фульво- и гуминовых кислот.

Позднее, в восьмидесятых годах нашего века, в результате исследований, проведённых главным образом в Швеции и США, было установлено, что в хвойных лесах в почву ежегодно поступает значительное количество (иногда не меньшее, чем надземного) корневого опада, состоящего в том числе из микоризных корней, а также отмерших гиф грибов. Корневой опад имеет более узкое соотношение углерода к азоту и разлагается более быстро, чем надземный опад. Было предпринято много исследований по выяснению условий разложения различного опада, в том числе по выяснению длительности периода его разложения. Результаты этих исследований имеют большое значение для выяснения внутриценозного круговорота веществ.

Растения, входящие в состав фитоценозов, перехватывая поступающие извне солнечную радиацию и атмосферные осадки, снижая силу ветра и др., создают в пределах каждого типа фитоценоза особый, свойственный данному фитоценозу микроклимат. В силу гетерогенности структуры фитоценоза фитоклимат характеризуется различием его основных параметров в вертикальном и горизонтальном направлениях, тем самым создаются ценозически обусловленные градиенты распределения света,

тепла, газового состава воздуха. В лесах происходит неравномерное поступление атмосферных осадков в почву. Фитоклимат растительных сообществ и влияние на его формирование отдельных видов растений (особенно отдельных видов деревьев в лесах) давно изучались многими исследователями в разных странах. Установлено положительное влияние одних растений на другие через изменение теплового режима (защита от воздействия низких температур, защита от перегрева) и др.

Шло совершенствование методов учёта микроклиматических факторов, применялись более совершенные приборы. Особенно интенсивно изучался световой режим различных типов фитоценозов. Изучались оптические свойства листьев различных видов растений, приспособленных к произрастанию в условиях затенения.

Изучалось влияние спектрального состава солнечной радиации на фитоценозы, в частности установлено снижение соотношения красных и дальнекрасных лучей при проникновении солнечной радиации внутрь сообществ и значение этого явления для прорастания семян и для побегообразования у травянистых растений.

Изучение аллелопатии

Соображения о влиянии растений друг на друга через выделение ими в окружающую среду метаболитов были высказаны ещё в античные времена. Важную роль прижизненным выделениям растений в их взаимодействии придавал О.П.Декандоль. Этот вопрос неоднократно поднимался в XIX столетии и начале XX столетия, особенно в сельскохозяйственной литературе в связи с так называемым почвоутомлением - неовозможностью возделывания одних и тех же растений (лён, клевер и др.) из года в год на одном и том же месте.

Началом научной разработки этой проблемы следует признать публикацию в 1937 г. австрийским физиологом растений Гансом Молишом (Molish) книги под названием "Влияние одного растения на другое: аллелопатия". В ней были изложены результаты опытов с воздействием яблок, выделяющих этилен, на другие растения. Название "аллелопатия", несмотря на неточное отображение в нём сути явления, сохранилось за воздействием растений друг на друга через выделение ими в окружающую среду метаболитов.

Книга Молиша оказала большое влияние на учёных, возбудив интерес к изучению аллелопатии. В ряде стран были проведены многочисленные опыты в чашках Петри и вегетационных сосудах, наполненных дистиллированной водой или кварцевым песком, по изучению воздействия на растения "выделений" из корней и листьев других растений. Причём как "выделения" рассматривались и концентрированные вытяжки из мацерированных листьев и корней. При этом во многих случаях было установлено значительное отрицательное влияние таких выделений. Однако результаты таких опытов не имеют экологического значения, так как они проводились не в почве, а в искусственных средах (дистиллированная вода, кварцевый песок, фильтровальная бумага), не с выделениями метаболитов растений, а с настоями из механически раздробленных органов растений, а с настоями из механически раздробленных органов растений (в концентрациях, не наблюдаемых в природе). Помимо того, опыты проводились с растениями, эволюционно не сопряжёнными друг с другом, никогда не произраставшими совместно. При проведении таких опытов, однако, обнаружались важные детали.

В опыте Грюммера (Grümmer, 1957) с проращиванием семян куколя совместно с соплодиями свёклы выяснилось значение детоксикации ядовитых веществ, выделяемых соплодиями свёклы, в результате их адсорбции почвенными коллоидами. Было установлено разрушение токсических (в частности, фенольных) соединений в почве почвенными организмами. Было также установлено увеличение выделения действующих веществ в неблагоприятных для данного растения условиях при нарушении нормального метаболизма.

В последующие годы преобладали наблюдения над аллелопатическими явлениями в полевых условиях. Особенно много таких наблюдений проведено в США начиная с сороковых годов XX в. Последовательно изучались (как аллелопатически активные) различные виды растений, произрастающие преимущественно в регионах с аридным или семиаридным климатом. Однако при дальнейшем изучении выяснялось, что наблюдаемые явления часто нельзя трактовать как явления аллелопатии.

Тем не менее к настоящему времени известен ряд явлений, которые достаточно достоверно можно рассматривать как проявление аллелопатии. К ним относится установленное в Калифорнии (США) влияние листопадного кустарника шалфея беллистного (*Salvia leucophylla*) и эвкалиптов на травянистые растения.

Шалфей белолистный образует куртины среди травяной растительности, образованной в основном однолетними злаками, интродуцированными из европейского Средиземноморья ("однолетний злаковник"). Куртины шалфея окаймлены полосами (шириной до 2 м) "голой" (слабозаросшей) почвы. Прилегающие к таким окаймлениям однолетники угнетены, их угнетённость постепенно снижается вплоть до исчезновения по мере удаления от куртины кустарника. Таким образом, наблюдается явно угнетающее воздействие шалфея на однолетние растения. Американские исследователи пришли к выводу, что отрицательное влияние шалфея на однолетники обусловлено воздействием на них выделяющихся из его листьев терпенов, главным образом цинеоля и камфары. Это подтвердили результаты опытов с проращиванием семян в герметически закрытых пол-литровых банках, в которые помещалось по 1 г растёртых листьев шалфея и тем самым создавалась высокая концентрация терпенов в воздухе.

Однако, по наблюдениям зоологов, "голое" окаймление куртин шалфея в значительной степени связано также с деятельностью грызунов, населяющих заросли шалфея. Кроме того, на северных склонах, а также во влажные годы "голые" окаймления менее выражены. Необходимо также принять во внимание, что в условиях открытой местности с большой подвижностью воздуха маловероятен его застой вокруг куртин шалфея. Более вероятно воздействие корней шалфея, поглощающих воду, т.е. корневая конкуренция за воду. Это было легко проверить, проведя траншейную обрубку вокруг корней шалфея по периферии его куртин. Воздействие летучих терпенов на однолетники отрицать нельзя, но при этом необходимо учитывать, что местное растение шалфей и завезённые из Европы однолетники эволюционно не сопряжены. На примере этого исследования видно, что изучение аллелопатии было проведено без учёта возможности конкуренции и воздействия консортов, что свойственно многим исследованиям аллелопатических явлений.

Второй пример - эвкалипты, завезённые в Калифорнию из Австралии. Они хорошо прижились, образуя насаждения. Так же, как и в случае с шалфеем, насаждения эвкалиптов окаймляются кольцом "голой" земли. Под их покровом травяной покров отсутствует или выражен слабо, что обусловлено большим содержанием в листовом опаде фенольных соединений. Выделение летучих терпенов из листьев ничтожно. В то время как в Калифорнии, так же как и в Европе, эвкалипты отрицательно воздействуют на местные травянистые растения, на своей родине, в Австралии и в Тасмании, они на туземные травы такого влияния не оказывают. В случае эвкалиптов в проявлении аллелопатического воздействия также имеет значение эволюционная несопряжённость видов растений. Аналогично проявляется аллелопатическое воздействие грецкого ореха. На своей родине он не действует аллелопатически на травы, а в местах его интродукции воздействие на местные травянистые растения проявляется.

Можно сделать вывод, что в давно существующих фитоценозах, где виды растений в течение длительного срока сообитают друг с другом, виды аллелопатически несовместимы элиминированы естественным отбором, а фитоценозы аллелопатически нейтральны. В фитоценозах же, где сформировавшийся гомеостаз нарушен, где в результате деятельности человека стали совместно произрастать эволюционно несопряжённые виды, аллелопатия может проявляться достаточно чётко.

По-видимому, возможны такие ситуации, при которых аллелопатия становится условием гомеостатического состояния фитоценозов. Примером может быть описанное для сосновых лесов Северной Финляндии аллелопатическое влияние лишайникового покрова из *Cladina stellaris* на подрост сосны. Установлено, что лишайник отрицательно влияет на формирование микоризы у сосны и, как следствие этого, на приживание всходов сосны и на их дальнейший рост. Это обстоятельство можно рассматривать как благоприятное для существования системы лишайникового соснового леса. Дело в том, что лишайниковые сосновые леса подвержены периодическому воздействию низовых пожаров, когда выгорает лишайниковый покров и гибнут некоторые сосудистые растения, в том числе подрост сосны. Лишайниковый покров после выгорания восстанавливается очень медленно, и для его окончательного формирования требуется 40-60 лет, когда создаются условия, благоприятные для возникновения нового пожара. Если бы сомкнутый лишайниковый покров не затруднял возникновения подрост сосны, то подрост погибал бы при очередном воздействии огня. В то же время после выгорания лишайников создаются благоприятные условия для массового семенного размножения сосны, а за 40-60 лет, когда происходит формирование лишайникового покрова, подрост сосны достаточно вырастает для приобретения устойчивости к воздействию низового пожара. По-видимому, аналогичные явления происходят и в других фитоценозах, подверженных периодическому воздействию пожаров. К явлениям гомеостатического проявления аллелопатии можно также отнести влияние метаболитов почвенных сапротрофных организмов на возможность длительного сохранения в жизнеспособном состоянии семян, погребённых в почве.

Установление флористического состава растительных сообществ

Флористический состав - важнейший признак растительных сообществ. Его установлению всегда придавалось первостепенное значение. Постепенно возрастали требования к более полному выявлению флористического состава, выяснению участия в нём не только сосудистых растений, но и мхов, лишайников, водорослей. Одно время придавалось значение изучению грибов в составе фитоценозов, во всяком случае макромицетов. В настоящее время в связи с выделением грибов, а также прокариотов в особые царства организмов грибы к растениям на относятся и уже не изучаются как составная часть фитоценозов.

По мере углубления знаний о флористическом составе фитоценозов выяснилось, что во многих, если не в большинстве случаев флористический состав фитоценозов выявляется не полностью, так как не учитываются виды, представленные лишь особями, пребывающими в состоянии покоя (жизнеспособные семена, подземные органы в состоянии покоя), а также малозаметными экземплярами (всходами, ювенилами, особями в угнетённом состоянии). Также обычно не учитываются почвенные водоросли, изучение которых требует применения особой методики и специальных знаний. Возникает ещё один вопрос: как быть с так называемыми сине-зелёными водорослями, являющимися прокариотами и относящимися в настоящее время к цианобактериям? Одни из них, например виды *Nostoc*, принимают временами значительное участие в формировании напочвенного покрова некоторых фитоценозов, фотосинтезируют, участвуют в формировании первичной продукции, а некоторые способны фиксировать азот. Можно, конечно, выделять "фототрофоценозы", включающие, как компоненты, растения и фотосинтезирующие прокариоты. Однако есть растения, неспособные к фотосинтезу: паразиты и бесхлорофилльные "сапрофиты", из которых некоторые, как это установлено для подъяельника, паразитируют на других растениях с помощью микоризообразующих грибов. Такие виды не войдут в состав фототрофоценозов. Поэтому есть смысл как компоненты фитоценозов рассматривать не только растения, но (условно) и фотосинтезирующие прокариоты.

Флористический состав фитоценозов обусловлен воздействием на растения как экотопических, так и ценобиотических условий. Уже в конце XIX столетия Штеблером и Шрётером (Stebler, Schroeter, 1887) в Фюрстенальпе на абсолютной высоте 1782 м над ур.м. был заложен питомник, в котором на отдельных делянках были высеяны семена большого числа видов растений, в том числе свойственных низким высотам. В результате было установлено, что некоторые равнинные виды (лисохвост луговой, тимофеевка луговая, канареечник тростниковидный), отсутствовавшие в луговых фитоценозах на данной высоте, в условиях одновидовых посевов успешно произрастали в питомнике, в то время как другие виды (райграсы высокий, многолетний, многоцветковый, бухарник шерстистый) отмирали даже в условиях монокультуры. Таким образом, экспериментально были установлены различия в причинах отсутствия равнинных видов в составе местных фитоценозов: для некоторых видов это было обусловлено ценобиотически, их неспособностью конкурировать с местными растениями; для других же - экотопически, их неспособностью произрастать в условиях данного экотопа. На основании этого опыта и сходных наблюдений было установлено, что экотопическая флористическая ёмкость всегда превышает число видов, входящих в состав фитоценоза, свойственного данному экотопу.

Л.Г.Раменским (1924) введено представление о флористической неполночленности фитоценоза, т.е. о таком состоянии, при котором в его состав в связи с отсутствием поступления диаспор входят не все виды, способные произрастать в данных условиях. Многочисленные наблюдения в природе, а также результаты экспериментов установили широкое распространение флористической неполночленности фитоценозов. Также широко распространена в кормовых угодьях ценобиотическая неполночленность, т.е. такое состояние, когда некоторые виды присутствуют в значительно меньшем количестве по сравнению с возможным при их нормальном размножении. Нередко это связано с нерациональным использованием кормовых угодий. Устранение флористической и (или) ценобиотической неполночленности во многих случаях приводит к значительному увеличению продуктивности таких угодий. В то же время нарушение фитоценозов способствует внедрению в них новых (нередко нежелательных) видов.

Существенным показателем флористического состава фитоценозов является их флористическая насыщенность, т.е. число видов на единицу площади. В последнее время более часто, особенно в зарубежных странах, используют термин не "флористическая насыщенность", а "видовое разнообразие" (Уиттекер, 1980 и др.). В понятие "флористическая насыщенность" иногда включают не только число видов, но и их количественное участие.

Определение участия видов в фитоценозах

Задолго до оформления фитоценологии в самостоятельную научную дисциплину при изучении растительности начали применять различные методы определения участия видов растений в растительных сообществах. Использовались как точные методы - учёты на площадках определённого размера, так и глазомерные (оценочные) методы выявления участия отдельных видов в сообществах. Наиболее часто учитывали их численность, занимаемую ими площадь (покрытие) и вес.

При точном определении численности на учётных площадках подсчитывалось число побегов или особей. Уже в начале XIX в. Г.Синклером (Sinclair, 1816) в работе "Hortus gramineus woburnensis" приведены данные о числе побегов отдельных групп луговых растений (злаков, бобовых, прочих) на квадратах в 1 кв. фут (928 см²) (цит.по: Stebler, Schroeter, 1887). Следующий шаг в развитии этого метода был сделан Лундом в Дании (Lund, 1882; цит.по: Stebler, Schroeter, 1887) и Штеблером, Шрётером (Stebler, Schroeter, 1887) в Швейцарии. Лунд подсчитывал число особей отдельных видов, Штеблер и Шрётер - число побегов (отдельно генеративных и вегетативных) и число всходов. В 1837 г. в России при изучении степной растительности в Аскании Нова

Ф.Тецманом, а несколько позже Корписом на площадках в квадратную сажень (4.55 м²) были проведены зарисовки оснований растений (цит.по: Алёхин, 1931).

Определение весового участия отдельных видов луговых растений проводилось с 1862 г. на Ротамстедской сельскохозяйственной опытной станции (Англия) в опыте с внесением удобрений, заложенном основателями станции Лоозом и Тильбергом в 1856 г. и продолжающемся по настоящее время. Для этой цели брали средние пробы скошенной травы из покосов при уборке урожая; взятые образцы разбирались по видам и взвешивались в воздушно-сухом состоянии. Таким способом определялся процент участия по весу отдельных видов в луговом травостое. Так как одновременно определялся общий урожай опытных делянок, можно было путём соответствующих пересчётов определить абсолютное весовое участие отдельных видов. Иной способ взятия проб для определения весового участия отдельных видов в луговых травостоях использовали Лунд (Lund, 1882), Штеблер и Шрётер (Stebler, Schroeter, 1887), которые срезали траву с площадок в квадратный фут и разбирали укос по видам, взвешивая пробы в воздушно-сухом состоянии. Штеблер и Шрётер при изучении лугов Швейцарии широко использовали этот метод наряду с методом подсчёта побегов.

При маршрутных исследованиях применялись и продолжают применяться методы глазомерного определения численности путём определения так называемого обилия видов растений. Для этой цели предложены различные шкалы, по которым отдельным категориям "обилия" даны определённые наименования или цифровые обозначения. Скоу (Schouw, 1823) впервые предложил объединить виды по их участию в сообществах в группы, которые он обозначил как "plantae socialis et solitariae" и "plantae gregariae". Более детальная (десятибалльная) шкала была предложена Геером (Heer, 1835; цит. по: Rubel, 1922). В ней впервые использованы цифровые (балльные) обозначения участия видов в сообществах: 1 - единично; 2 - очень разбросанно, т.е. на очень большом расстоянии друг от друга; 3 - разбросанно; 4 - довольно разбросанно; 5 - необильно; 6 - малообильно; 7 - довольно обильно; 8 - обильно; 9 - очень обильно; 10 - исключительно обильно. Десятибалльная шкала обилия при изучении лугов была предложена Лесоком (Lecoq, 1844), а пятибалльная шкала - Сендтнером (1854).

Дальнейшим развитием этих шкал была шкала Гульта (Hult, 1881), в ней было 12, а в укрупнённом виде - 5 категорий. Аналогично построена шкала Друде

Шкала Норрлина

Сплошной покров (deckend)	
Балл	Степень примеси других видов
10	1-4%
9	4-6%
8	6-7.5%
Много (reichlich)	
7	2.5-15 см
6	15-50 см
5	50-100 см
Рассеянно (zerstreut)	
4	1-2 м
3	2-5 м
Редко (sparlich)	
2	5-10 м
1	свыше 10 м
Единично	

Балл	Расстояние между особями данного вида
cop. ¹	0-20 см
cop. ²	20-40 см
cop. ³	40-100 см
sp.	100-150 см
sol.	Более 150 см
г.	не более 10 растений на 100 м ²

Балл	Обилие
1	более 100 особей на 1 м ²
2	от 1 до 100 особей на 1 м ²
3	не более 100 особей на 1 м ²
4	от 10 до 100 особей на 1 а
5	не более 10 особей на 1 а
6	от 10 до 100 особей на 1 га

Шкала Друде-Уранова

Шкала Комарова

(Drude, 1890): solitarius, sparsus, copiosus¹, copiosus², copiosus³, получившая широкое распространение в России, а затем в СССР, но не использовавшаяся в других странах. Эта безмасштабная шкала была впервые применена в России А.Я.Гордягиным (1900-1901) и, несмотря на критические замечания в её адрес (Работнов, 1977), до сих пор ещё используется отдельными исследователями.

Особое место занимает шкала классов густоты (Dicichtigkeit) Норрлина (Norrlin), включающая следующие классы.

В этой шкале введён объективный критерий оценки - расстояние между особями. Этот же принцип был использован А.А.Урановым (1935) для "улучшения шкалы Друде".

Однако А.П.Ильинский (1925) на основе специального исследования пришёл к выводу, что определение расстояния на глаз не более объективно, чем использование десятибалльной шкалы Геера: "При промерах же он настолько мешкотен, что может применяться только при стационарных наблюдениях" (с.125). По Л.Г.Раменскому (1937), в многовидовых сомкнутых травяных группировках сколь-нибудь точное определение среднего расстояния между особями видов растений на глаз невозможно. Рекомендуемое же А.А.Урановым измерение расстояния от каждого растения до ближайшего соседа, т.е. "наименьшего отстояния", принципиально неправильно. Использование шкалы Уранова при изучении травяных фитоценозов приемлемо лишь для определения "обилия" генеративных побегов (Куркин, 1976).

Более приемлем принцип определения участия видов в сообществах по числу особей на единице площади, что нашло отражение в десятибалльной шкале Н.Ф.Комарова (1934). При этом устраняется основная трудность применения предыдущего метода, связанная со случайным и контагиозным распределением особей отдельных видов. Однако использовать этот метод часто не представляется возможным.

С двадцатых годов нашего века стали различать обилие (численность) и доминирование (проективное покрытие, объём, вес). Глазомерное определение покрытия надземными органами отдельных видов растений было использовано скандинавскими ботаниками (постом, Сернандером, Гультом). Широкое распространение получила шкала Гульта-Сернандера, изложенная в главе об уппсальской школе.

В России более детальную и более удобную для применения шкалу "покрытия-обилия" предложил Г.Н.Высоцкий* (1848, с.13), применявший её с 1890 г. Впоследствии Г.Н.Высоцкий (1901) упростил свою шкалу, введя в неё цифровые обозначения (обе эти шкалы уже обсуждались нами ранее).

Ближайшие градации покрытия включены в шкалу Сернандера (Sernander, 1921): 1 - от 0 до 5%; 2 - от 5 до 10%; 3 - от 10 до 20%; 4 - от 20 до 50%; 5 - от 50 до 100%. Предложено было много других пяти-шестибалльных шкал покрытия. За последние десятилетия в Западной Европе наибольшее распространение получили шкалы Браун-Бланке и Домина (Goldsmith, Harison, 1976).

В шкале покрытия-обилия Браун-Бланке 6 градаций: 5 - покрытие вида более 75%; 4 - покрытие от 50 до 75%; 3 - от 25 до 50%; 2 - очень много особей или покрытие от 5 до 25%; 1 - довольно много особей, но небольшое покрытие или же особей сравнительно мало при большом покрытии (Braun-Blanquet, 1951, 1964). Шкала Браун-Бланке в принципе сходна со шкалой Высоцкого.

Шкала Домина, особенно широко используемая в Великобритании, применяется с поправками Е.Даль (Dahl) или В.Крайины (Krajina). Она включает 11 градаций: + - единичный экземпляр или единичные экземпляры; 1 - редко, незначительное покрытие или покрытие от 1 до 4% (Даль), или от 1 до 5% (Крайина); покрытие от 4 до 10%, или от 5 до 10%; 5 - от 11 до 25%; 6 - от 26 до 33%; 7 - от 34 до 50%; 8 - от 51 до 75%; 9 - от 76 до 90%; 10 - от 91 до 100%. Эта шкала достаточно удобна для использования. Сомнения возникают в выделении градаций 6 и 7, так как вряд ли возможно глазомерно определить покрытие в 26-33%. Эти градации целесообразно объединить в одну (25-50%).

Примером шкалы, разработанной в США, может быть шестибалльная шкала Добенмайера (Daubenmire, 1968): 1 - покрытие менее 5%; 2 - от 5 до 25%; 3 - от 25 до 50%; 4 - от 50 до 75%; 5 - от 75 до 95%; 6 - от 95 до 100%. Таким образом, принцип использования проективного покрытия для определения участия видов в растительных сообществах получил широкое распространение.

Наиболее существенный вклад в разработку методики определения проективного покрытия растений внесён Л.Г.Раменским (Раменский, 1915, 1929, 1937, 1938). Он провёл много методических исследований и разработал систему приёмов, включающую использование простых приспособлений (сеточки, вилочки, эталонов проективного покрытия), обеспечивающих получение достаточно точных данных. Раменский установил необходимость учёта "ярусного перекрытия", что определяет обычную для сомкнутых травостоев сумму проективного покрытия всех видов, превышающую 100%. Раменский предупреждал (1937, с.46), что его "метод требует серьёзной систематической подготовки воспитания глазомера - сперва на мелких площадках в простых для учёта ценозах, с последующим усложнением. Сам учёт должен вестись строго по правилам, с применением всех приёмов перекрёстного контроля. Лица, приступающие к проективному учёту без должной подготовки или ведущие учёт бессистемно, не могут дать положительных результатов". Раменский придавал большое значение умению различать виды в вегетативном состоянии и совместно с В.М.Флоровой-Раменской составил "Определитель растений в нецветущем состоянии для средней части СССР" (Флорова, Раменский, 1937).

Сама площадь листьев растений имеет более существенное значение для характеристики участия отдельных видов в растительных сообществах, чем их проективное покрытие, характеризующее площадь светопользования. Было введено представление об

* Шкала Высоцкого более удобна для применения, чем шкала Гульта-Сернандера: в последнюю включены такие категории, как 12.5% и 6.25%, которые на глаз определить нельзя. Точное глазомерное определение незначительного покрытия затруднительно, если не невозможно.

"индексе листовой поверхности" фитоценозов, т.е. об общей площади листьев на единицу занимаемой фитоценозом поверхности почвы в квадратных метрах на 1 м² (при учёте площади листьев с одной стороны). Были проведены определения индекса листовой поверхности в различных типах фитоценозов. Он оказался довольно значительным: для сомкнутых травяных фитоценозов обычно в пределах 4.0-5.0. Для некоторых растительных сообществ было определено участие в них отдельных видов по развиваемой ими площади листьев, в том числе в процентах от общей площади листьев. Эти данные более полно характеризуют количественное участие видов, чем их проективное покрытие. Однако определение площади листьев в силу его трудоёмкости, как правило, проводится на небольших учётных площадках (обычно 0.25 м²), и потому получаемые данные не могут сколь-нибудь точно охарактеризовать участие отдельных видов в фитоценозе.

Широкое распространение, особенно при изучении степных и полупустынных фитоценозов, в состав которых входят дерновинные злаки, получил метод определения площади оснований растений. Он имеет преимущество перед методом учёта проективного покрытия в силу большей устойчивости этого признака, его малой сезонной изменчивости и меньшей изменчивости от года к году, в то время как проективное покрытие подвержено значительным сезонным и флуктуационным изменениям. Возможно, что именно поэтому Виктор Владимирович Ревердатто (1927) назвал площадь оснований "истинным" покрытием, а проективное покрытие - "кажущимся", что абсолютно неправомерно. По Ревердатто, у зонтика защищающая от воздействия дождя или солнца поверхность является кажущейся, а ручка зонтика - истинной поверхностью (Раменский, 1938).

В различных странах, особенно в США, были разработаны методы определения площади оснований растений (basal area) и ряд приспособлений для точного определения этого параметра, в том числе зарисовки при помощи пантографа (см.: Браун, 1957; Понятовская, 1964). Для определения площади оснований растений, а также проективного покрытия широко использовался так называемый точечный метод (the point quadrat method), при применении которого учётной площадью является точка касания металлической спицы. Этот метод применялся во многих странах, в том числе в России, при изучении травяных сообществ и травяных синузид в лесах. При условии большой повторности (обычно несколько сотен касаний или уколов) метод даёт хорошие результаты. При вертикальном направлении опускания спиц и их длине, превышающей высоту травостоя, можно получить данные о высотном перекрытии листьев одних растений листьями других или листьями той же особи. Л.Г.Раменский (1937) это явление назвал "ярусным перекрытием", что неточно, так как листья размещены в пределах одного и того же (травяного) яруса. При этом также можно получить данные о контактах особей различных видов в их надземной сфере.

Другим достаточно распространённым методом определения площади оснований и проективного покрытия было использование линейных трансект, т.е. измерение пересечений растений натянутым шнуром. При использовании этого метода получали достаточно точные данные о процентном соотношении проективного покрытия и площади оснований особей отдельных видов.

Особую группу методов, при помощи которых можно определить участие отдельных видов в фитоценозах, составляют методы определения объёма их надземных органов. Этот метод широко используется лесоустроителями для определения объёма стволов деревьев методами лесной таксации. Для определения объёма травянистых растений В.В.Алехиным (1910) был предложен метод погружения срезанной травы в сосуд, наполненный водой. Рекомендуется использовать градуированные мерные сосуды. При этом возникают большие трудности, в частности в связи с быстрым, но неодинаковым у отдельных видов высыханием срезанной травы при разборе укусов по видам. Необходима дальнейшая разработка этого метода, в частности определение площади учёта, необходимой для получения с достаточной точностью данных об участии отдельных видов в общем объёме надземных органов растений.

Метод определения объёма в силу своей трудоёмкости не получил широкого распространения. Обычно он применяется на небольших учётных площадках (0.25 м²) для

определения объёма не видов, а групп видов (злаков, разнотравья и др.). При этом было установлено, что надземные органы растений как в лесах, так и в травяных фитоценозах занимают незначительный объём. Так, в Подмоскowie в дубо-ельнике волосистоосоковом степень заполненности среды надземными органами в целом составляла 0.21%, а по высотным горизонтам соответственно: 0-7 м - 0.28%; 7-11 м - 0.31%; 11-15 м - 0.28%; 15-24 м - 0.15 (Уткин и др., 1969). В луговых фитоценозах общий объём надземных органов обычно не превышает 3.5-4.5 дм³ на 1 м² поверхности луга, а нередко, особенно на сухих лугах и в степях, составляет всего 1.0-1.5 дм³ на 1 м². Максимальная заполненность объёма надземной среды органами растений не превышает 0.5-1% (Работнов, 1983).

Широкое распространение получило применение методов определения весового участия отдельных видов в травяных фитоценозах, поскольку этот параметр имеет важное производственное значение. Следует отметить использование двух подходов - взятие горстей травы из прокосов или из нескошенного травостоя через определённые интервалы по диагонали изучаемого участка с последующим разбором общей пробы по видам и взвешиванием в воздушно-сухом или абсолютно сухом состоянии. При этом определяется весовое участие (в процентах) отдельных видов. Если одновременно определяется общий урожай на основе учёта всей изученной площади, то путём соответствующих пересчётов вычисляется и абсолютный урожай отдельных видов растений.

Второй подход - срезание травы с учётных площадок определённых размеров, закладываемых в определённой повторности. Срезание производится на уровне почвы или на высоте, соответствующей высоте дефолиации при практикуемом способе хозяйственного использования (хозяйственная продуктивность). Разбор срезанной травы ведётся по видам или группам растений (злаки, разнотравье, бобовые и др.). Как установлено в результате проведения методических исследований, для определения весового участия отдельных видов с достаточной точностью (например, $\pm 10\%$) требуется весьма большая площадь учёта. Так, по данным Л.Г.Раменского (1938), на суходольном лугу с белоусом для массовых видов растений для определения продуктивности с точностью $\pm 15\%$ требовался учёт от 40 до 600 площадок в 1 м² и, что не менее существенно, разное их количество в отдельные годы на одном и том же участке луга.

По наблюдениям в пойме р.Оки, необходимая площадь учёта изменялась от года к году, а именно: для получения достоверных данных по наблюдениям в течение 8 лет на одних и тех же 8 площадках в 1 м² точность наблюдений изменялась по годам: для злаков от 6.3% (1954 г.) до 22.2% (1957 г.), в среднем - 11.5%; для чины луговой от 13.7% (1956 г.) до 30.4% (1957 г.), в среднем - 21.2%; для клевера лугового от 11.2% (1956 г.) до 76.4% (1960 г.), в среднем - 36.2%. Соответственно площадь выявления урожая с точностью $\pm 10\%$ изменялась по годам в течение периода наблюдения: для злаков 8-34 площадки в 1 м²; для бобовых 3-71; для чины луговой 15-74; для клевера лугового 10-4666 площадок в 1 м² (Работнов, 1963).

В другом опыте при учёте 40 площадок в 1 м² в 1954 г. на том же участке луга число площадок, необходимых для получения данных о продуктивности отдельных видов с точностью до $\pm 10\%$, изменялось от 14 (*Poa angustifolia*) до 361 (*Galium boreale*) (Работнов, 1971). Таким образом, для определения с достаточной точностью весового участия даже не отдельных видов, а их групп (злаки и др.) требуется значительная площадь учёта, что обычно практически неосуществимо. Возможно, что при учёте на площадках меньшего размера (например, 0.1 м² и менее) при большей повторности необходимая общая площадь учёта будет значительно снижена.

В качестве метода выяснения участия видов в фитоценозах рядом исследователей, особенно в России (А.П.Ильинский, А.П.Шенников, В.Н.Макаревич и др.), использовался метод определения встречаемости по Раункьеру. Раункьер разработал этот метод в целях получения количественных данных об участии отдельных видов в фитоценозах. Метод состоит в учёте присутствия отдельных видов в пределах площадок (круглых или квадратных) определённого размера в количестве 25, 50, 100. Процент площадок, на которых присутствует вид, означает встречаемость вида. Различают "побеговую встречаемость", когда

учитываются все виды, побеги которых заходят в пределы площадок, и "корневую встречаемость" при учёте лишь видов, укореняющихся в пределах учётных площадок. Последнее даёт более точное представление о встречаемости.

Встречаемость зависит от степени равномерности распределения особей (или побегов) растений, а также от размеров учётных площадок и потому не может дать правильного представления об участии видов в фитоценозах. Кроме того, одна и та же встречаемость более крупных растений, конечно, означает большее их участие в фитоценозе, чем видов с особями небольших размеров. В то же время по исследованиям, проведённым в Голландии де Фрисом (Vries de, 1937), для определения участия видов по весу необходимо брать большое количество (100-160) площадок площадью 25 см^2 , определённым образом равномерно размещаемых в фитоценозе. В высоких травянистых в целях упрощения работы вместо срезания травы с площадок срезаются горсти травы, что примерно соответствует площадкам в 25 см^2 . В низких травостоях особым буром берутся неглубокие "вырезки" дернины площадью в 25 см^2 .

На основании проведённых опытов установлено, что для получения достаточно обоснованных результатов необходимо брать на 1 га по 100 площадок в высоких травостоях и по 160 "вырезок" дернины - в низких. Этот метод, безусловно, точнее метода, используемого в опытном луговодстве, - среза средних проб травы из прокосов. Различие в результатах исследований Раменского и де Фриса обусловлено, очевидно, тем, что де Фрис работал на окультуренных лугах Голландии с более гомогенным травостоем. Однако, как установлено исследованиями Л.Г.Раменского (1966), на природных лугах разбор по видам даже очень больших образцов травы, до 2000 горстей (т.е. с 2000 площадок площадью примерно 25 см^2 каждая), не может обеспечить получение удовлетворительных данных о составе и соотношении компонентов фитоценозов.

В отдельности каждый из основных показателей участия видов в фитоценозах (численность, вес надземных органов, проективное покрытие) односторонне характеризует участие видов в сообществах. По Л.Г.Раменскому (1927, с.105), "при изучении возобновления и смены наиболее важно числовое обилие, в практической отношении важно весовое; проективное обилие имеет существенное биологическое значение и доступно глазомеру. Односторонность отдельных методов может быть скорректирована нахождением переводных множителей от проекции к весу, от веса к числу и т.д.". Раменским проделана большая работа по определению переводных множителей от проективного покрытия к весу (Раменский, 1938, 1966). Однако результаты этих, несомненно, интересных исследований не вошли в практику геоботанических исследований.

По исследованиям, проведённым в Голландии (Vries de, 1940), встречаемость, определённая на площадках в 100 см^2 или на "вырезках" дернины в 25 см^2 , менее изменяется в течение вегетационного сезона, чем вес и число побегов. При изучении встречаемости внимательно просматривается состав травостоев на многочисленных мелких учётных площадках, что обеспечивает более полное выявление его флористического состава за счёт видов, представленных особями, находящимися лишь в вегетативном, в том числе угнетённом, состоянии. Помимо того, представляется возможность наблюдать присутствие или отсутствие семенного подроста (всходов, ювенилов) у отдельных видов растений. Ценность применения метода Раункьера резко возрастает, если отмечается не только присутствие видов в пределах учётных площадок, но и ещё какой-либо показатель, проще всего - проективное покрытие. Де Фрис (Vries de, 1933, 1937, 1938). Предложил помимо присутствия глазомерно отмечать три вида, имеющие наибольшее значение в определении урожая - т.е. занимающие первое, второе и третье места. Об участии видов в урожае судят по числу площадок, в которых вид занимает первое место, и по числу площадок, в которых он занимает либо первое, либо второе и третье места. Таким образом, при применении этого метода определяется частота доминирования отдельных видов.

В США довольно широко использовалось определение "индекса значимости видов" ("importance value index"), основанное на учёте численности особей (или побегов), встречаемости и покрытия (для деревьев - площади оснований). Этот метод нельзя считать

вполне удачным, так как один и тот же индекс может иметь различное значение и характеризовать различные условия произрастания растений. Например, одна и та же значимость может быть получена при относительно небольшом числе стволов крупных деревьев в оптимальных условиях и при большом количестве более мелких деревьев в менее благоприятных условиях.

Изучение внутриценозных структурных образований

Ещё в XIX столетии у некоторых исследователей возникла мысль о необходимости выделения внутри растительных сообществ особых структурных образований. Так, Лоренц (Lorenz, 1858) выделял "комплексы", "комбинации" и "типы"; Кернер (Kerner, 1863) - экологически различные группы растений с преобладанием видов, относящихся к определённым жизненным формам (деревьям, кустарникам, разнотравью, мхам и др.), названные им бештандами (Bestand). Кернер не только использовал бештанды при выделении ярусов в лесу, но и понимал их как элементарные экологически гомогенные внутриценозные единицы. Гульт (Hult, 1881) различал одноярусные ассоциации (Diapensieta pura, Cladineta pura и др.), которые можно рассматривать как синузии позднейших исследователей. Он, кроме того, установил три группы структурных образований, названных им вслед за Кернером бештандами: 1) простые бештанды, обюрозованные одним видом; 2) смешанные бештанды, состоящие из двух или нескольких видов; 3) группы бештандов, образованные из нескольких совместно существующих бештандов. Выделенные Гультом три типа внутриценозных структурных образований были использованы Гельмутом Гамсом как основа для его системы синузий. Выделение внутриценозных структурных образований разного объёма и под разными названиями проводилось, помимо того, рядом других исследователей.

Работу по упорядочению существовавшего разнобоя провёл Гамс (Gams, 1918), предложивший различать три типа внутриценозных структурных образований и назвавший их синузиями первого, второго и третьего порядка.

1. Синузии первого порядка, под которыми Гамс понимал совокупность особей различных самостоятельно существующих видов, относящихся к одной и той же группе жизненных форм или близких по ритму сезонной вегетации, - это синузии в современном понимании.

2. Синузии второго порядка, представляющие совокупность особей различных самостоятельно существующих видов, относящихся к одной и той же группе жизненных форм или близких по ритму сезонной вегетации, - это синузии в современном понимании.

3. Синузии третьего порядка - совокупность самостоятельно существующих видов, относящихся к различным жизненным формам, но связанных друг с другом тем, что произрастают совместно в определённых условиях среды, что, по Е.М.Лавренко (1959), соответствует микрофитоценозам. Ранее аналогичные образования были выделены Лоренцом (Lorenz, 1858) и названы им соответственно "комплексом", "комбинацией", "типом".

Изучение фитоценоотических популяций

Учение о фитоценоотических популяциях возникло в нашей стране при изучении луговых фитоценозов. Исходными для формирования представления о фитоценоотических популяциях были результаты исследований семенного размножения растений в луговых фитоценозах. Особенно большое значение имели работы И.Д.Богдановской-Гиенэф (1926, 1941) и ряда финских исследователей, в частности работы К.Линколы (Linkola, 1930, 1935) и У.Перттулы (Perttula, 1941).

В результате двухлетних наблюдений над появлением и судьбой всходов в трёх ассоциациях материковых лугов на постоянных площадках близ г.Пушкина Ленинградской области были получены количественные данные, характеризующие семенное размножение

растений в этих фитоценозах. Проводился учёт двух разновозрастных групп молодых растений: всходов и ювенильных особей. Была обнаружена высокая численность подроста (так Богдановская-Гиенэф предложила называть объединённую группу всходов и ювенилов) и его значительная смертность. Богдановская-Гиенэф, а также Линкола и Перттула установили очень медленное развитие молодых растений, возникших из семян в луговых фитоценозах. Высокая смертность молодых растений и их медленное развитие были объяснены конкурентным воздействием на них взрослых растений. Результаты этих исследований создавали основу для представления о существовании в фитоценозах двух возрастных групп особей: взрослых и подроста.

В 1941 г., работая на стационаре на субальпийских лугах Северного Кавказа, автор пришёл к выводу о необходимости изучения видов, входящих в состав фитоценозов, как совокупности особей (популяций), представляющих внутриценозные структурные образования. Были начаты наблюдения над помеченными особями на постоянных площадках.

В 1945 г. (Работнов, 1945) были подведены первые итоги наблюдений. Представилось возможным сделать следующие выводы: 1) виды, слагающие фитоценозы, представлены популяциями, состоящими из особей различного возраста (от всходов до старых растений), различного жизненного состояния, различной урожайности и неодинаковой реакции на внешние воздействия; 2) каждый вид представлен в различных фитоценозах особой популяцией; 3) различные виды, входящие в состав одного и того же фитоценоза, могут существенно отличаться по составу своих популяций. Наблюдения продолжались по более широкой программе с включением изучения семенной продуктивности, и в 1950 г. были опубликованы сводные результаты исследований (Работнов, 1950 а,б).

При установлении "возрастных групп" растений* были выделены следующие периоды: 1) латентный (период пребывания в состоянии первичного покоя в виде жизнеспособных семян, спор и прочих диаспор, находящихся в почве и на её поверхности); 2) виргинильный - от прорастания семян (спор) до цветения (образования спор); 3) генеративный - период семенного размножения или размножения спорами; 4) сенильный, когда растения в силу старения утрачивают способность размножаться генеративным путём.

В пределах виргинильного периода выделены подпериоды: всходы (проростки), или ювенильные растения; прематурные^в (полузрелые) растения и взрослые виргинильные растения, хотя и сформировавшие листья взрослого типа, но ещё не приступившие к цветению и плодоношению. В пределах генеративного периода выделено три подпериода: 1) подпериод взросления, увеличения вегетативной и генеративной мощности растений; 2) подпериод жизненной кульминации, достижения максимального уровня жизненного состояния с колебаниями от года к году; 3) подпериод старения, постепенного снижения вегетативной и генеративной мощности растений.

Среди многолетних травянистых растений были установлены перерывы в цветении, т.е. отсутствие формирования генеративных органов в течение года и более, а у некоторых групп, помимо того, переход в состояние вторичного покоя, т.е. пребывание более или менее значительное время в виде подземных органов. Были также обнаружены угнетённые особи во вторично ювенильном и вторично иматурном состоянии. Такие особи в силу старения или угнетения не в состоянии формировать листья взрослого типа. Впоследствии была выделена группа квазисенильных растений, которые в силу угнетения приобретают вид сенильных особей; при устранении причин угнетения они приобретают вид нормально развитых растений. Было обосновано выделение трёх типов популяций: инвазионных; нормального типа (позднее названных гомеостатическими); регрессивного типа - с подразделениями внутри них.

Выделенные Работновым внутриценозные популяции стали называть ценопопуляциями (Петровский, 1961; Корчагин, 1964), этот термин получил всеобщее

* Под "возрастной группой" понимался не календарный возраст, а возрастное состояние особей.

^в Название "прематурное" неудачно и было по предложению А.А.Уранова заменено на "иматурное".

признание*. В дальнейшей разработке проблемы фитоценологических популяций приняло участие большое число советских исследователей. Особенно велик вклад коллектива сотрудников проблемной лаборатории Московского педагогического института им. В.И.Ленина (ныне Московский педагогический государственный университет) под руководством Алексея Александровича Уранова, а также львовских ботаников, возглавляемых Константином Андреевичем Малиновским. А.А.Уранов создал превосходный коллектив исследователей-натуралистов, хорошо подготовленных в области биоморфологии растений главным образом благодаря исследованиям И.Г.Серебрякова. Они исследовали виды, относящиеся к различным жизненным формам в различных типах фитоценозов (лесных, луговых, степных и др.) и в различных природных зонах. Всего были изучены фитоценологические популяции около 200 видов, внесено много уточнений и дополнений в представление о фитоценологических популяциях. Существенный вклад в разработку теоретических аспектов учения о фитоценологических популяциях внесли Ю.А.Злобин, К.А.Куркин, Л.П.Рысин. Была установлена применимость положений, разработанных при изучении растений, размножающихся семенами, к растениям, размножающимся вегетативным путём, а также спорами.

Изучение содержания в почве жизнеспособных диаспор

Жизнеспособные семена и споры, а также другие диаспоры, содержащиеся в почве, входят в состав фитоценологических популяций. Однако при изучении состава ценопопуляций они, как правило, не учитываются, а их численность и состав изучаются самостоятельно. Присутствие жизнеспособных семян в почве под травяной растительностью впервые отметил Дюро де ля Маль (Dureau de la Malle, 1825). Он считал, что это имеет значение в периодически происходящих изменениях количественного участия некоторых видов в фитоценозах. Ч.Дарвин впервые провел количественный учет жизнеспособных семян в почве. Более подробно этот опыт описан в его книге "Происхождение видов".

В нашей стране запасы семян в почве впервые изучал Н.Ф.Леваковский (1872). В 1879 г. профессор Мичиганского сельскохозяйственного колледжа Бил (Beal) собрал семена местных растений (в основном полевых сорняков и рудералов), поместил их, перемешав с песком, в стеклянные бутылки и захоронил в почву с целью изучения длительности сохранения семенами жизнеспособности при пребывании их в почве. Этот опыт длился 100 лет.

Первым, определившим содержание семян в почвах природных лесных фитоценозов, был Петер (Peter, 1893-1894). Весьма интенсивно стали изучаться жизнеспособные семена в почвах агрофитоценозов. Исследования жизнеспособных семян в почвах природных фитоценозов охватили многие их типы от тундр до пустынь и тропических дождевых лесов. Был накоплен большой фактический материал, подтверждающий положение, высказанное В.И.Вернадским (1926) о том, что "всюду в почвах находятся запасы семян в латентном состоянии". Постепенно стали проводиться более углубленные исследования по выяснению вертикального и горизонтального распределения семян, сезонной и флуктуационной изменчивости их содержания, а также (на примере лесных фитоценозов) закономерностей в содержании и распределении семян в ходе демулационных сукцессий от начальных фаз (вырубок, гарей) до лесов климаксового типа. Выяснились факторы, способствующие накоплению семян в почве, виды растений, семена которых особенно часто в ней накапливаются. Было высказано справедливое суждение о том, что для выяснения полного флористического состава фитоценозов необходим учет видового состава жизнеспособных диаспор в почве. Формировалось мнение, что для полной характеристики фитоценозов, в том числе для понимания их флуктуационной и сукцессионной изменчивости, необходимы данные о количественном и качественном составе жизнеспособных диаспор в почве.

* Работнов не решился его использовать, так как термин образован соединением греческого (цено) и латинского (популяция) корней.

Близкие по содержанию исследования фитоценологических популяций были проведены за рубежом, особенно в Великобритании, где сформировалась школа Джона Харпера. Харпер (J.Harper) организовал исследовательский центр в Бангоре (Северный Уэльс), где им и его сотрудниками были проведены многочисленные исследования по демографии растений и по биологии популяций. Под руководством Харпера исследователями из разных стран (США, Канады, Мексики, Ирландии и др.) было проведено большое число интересных исследований. Повысил квалификацию, эти исследователи возвращались на родину и создавали там новые центры по изучению биологии популяций. Результаты более чем 25-летних исследований были обобщены Харпером в монографии "Population biology of plants" (Harper, 1977). В ней рассмотрены все основные вопросы биологии популяции от распространения диаспор и формирования почвенного запаса семян до возникновения и приживания всходов. Особенно рассмотрены сорные растения, влияние фитофагов и патогенов, динамика популяций, эволюционные процессы в популяциях. По всем этим вопросам Харпер и его сотрудники получили ценные данные. Большое внимание уделялось семенному размножению растений в фитоценозах. Введено представление о "safe sites" - местах в фитоценозах, где может происходить успешное приживание всходов. В развитие этого положения Грабб (Grubb, 1977) ввел представление о регенерационных нишах.

Изучение синузий

Термин "синузия" впервые был введен Э.Геккелем (Haeckel, 1860) применительно к одной группе низкоорганизованных животных. Однако в зоологии этот термин не закрепился. В 1917 г. термин "синузия" был использован Э.Рюбелем (E.Rubel), лекции которого слушал Г.Гамс. Лишь после опубликования Гамсом его докторской диссертации термин "синузия" получил признание и широкое распространение. В разработке проблемы синузии приняли участие многие исследователи (см., например, обзор А.А.Корчагина, 1970).

Большой вклад в изучение синузий внес Дю Ри (Du Rietz, 1930 и др.). Он вслед за Гамсом рассматривал синузию как экологически однородную группу растений, относящихся к одной или к ряду близких жизненных форм и занимающих однородное местообитание. Для неё обязательна пространственная обособленность. Синузия соответствует ярусу или части яруса, а также эпифитам, лианам и др. Дю Ри разработал положение о самостоятельности синузий, которые могут существовать независимо и входить в состав ряда фитоценозов. Он различал три иерархические единицы синузий: 1) элементарные синузии (society) - одноярусные образования; 2) униионы (union) - объединение двух и более сходных элементарных синузий; 3) федерации (federation) - объединение однородных униионов.

Особое место в разработке проблемы синузий занял выдающийся эстонский ботаник, основатель эстонской школы фитоценологов Теодор Липпмаа (Lippmaa, 1892-1943). Изучая леса, он наблюдал, что под пологом различных видов деревьев, а иногда и вне леса формируются очень сходные по составу и структуре группировки растений. На этом основании он разработал учение об одноярусных ассоциациях, в соответствии с которым основным объектом изучения в фитоценологии является не сообщество, а ярус. Эта точка зрения была раскритикована Гамсом и Дю Ри на 6-м Международном ботаническом конгрессе в Амстердаме в 1935 г. Липпмаа согласился с этой критикой, заменив представление об одноярусной ассоциации представлением о синузии. Он считал, что изучение синузий обеспечит более глубокое познание растительных сообществ и что, подобно фитоценологии, изучающей фитоценозы, можно выделить синузиологию, изучающую синузию.

Синузии, по Липпмаа, образованы видами одной или немногих сходных жизненных форм (по Раункьеру), занимающих сходное местообитание. Сходные синузии он, используя термин Дю Ри, объединял в униионы. Липпмаа всесторонне изучил синузии ряда типов лесов, в том числе широколиственных. Примером может быть изучение им униона - Galeobdolon-Asperula-Asarum. Липпмаа определил его биологический спектр (хамефиты - 6%, гемикриптофиты - 61%, геофиты - 28%, терофиты - 4.5%), изучил его ареал и историю

формирования. Изучению унионов Липпмаа придавал первостепенное значение. Впоследствии он изменил свою точку зрения. В последней, посмертно опубликованной работе (Липпмаа, 1946) он писал: "Метод синузий не протворечил положению, что основной единицей фитоценологии является ассоциация. В случае, когда ассоциация состоит из одной-единственной синузии, методических различий по сравнению с обычным способом анализа нет. Там же, где ассоциация состоит из двух или многих синузий, всестороннее изучение каждой из составляющих синузий способствует более глубокому пониманию ассоциации". С этим высказыванием можно полностью согласиться.

Большая заслуга Липпмаа заключается в глубоком изучении отдельных синузий и создании основы их классификации. В.Н.Сукачев (1950) приветствовал стремление Липпмаа к углубленному изучению синузиального сложения фитоценозов, но возражал против того, что основным объектом изучения фитоценологии является синузия, а не фитоценоз, и что синузии, как в известной степени самостоятельные образования, можно классифицировать, выделяя соответствующие таксоны.

В нашей стране впервые синузиальные группы растений выделил Б.А.Келлер (1907). Работая в области полупустыни, он выделил в пределах чернополынного (*Artemisia rauciflora*) сообщества три группы растений: 1) водоросли и лишайники, интенсивная жизнедеятельность которых приурочена к периодам обильного увлажнения поверхностного слоя почвы; 2) неглубоко укореняющиеся весенние однолетники, использующие ранневесенний период хорошего увлажнения верхних горизонтов почвы; 3) глубоко укореняющиеся многолетники, приспособленные к скудному увлажнению почвы в летний период. Это хорошо выраженные синузии, но Келлер в данной работе не трактует их в таком смысле. Позднее, более подробно рассмотрев результаты наблюдений, изложенные в работе 1907 г., он писал: "В сообществе нередко особи одного или нескольких видов образуют более или менее ясно выраженные и хорошо развитые группы, каждая со своей окружающей, внешней для неё, "социальной", т.е. фитоценотической, средой. Они могут обладать известной самостоятельностью и иметь даже свою внутреннюю среду" (цит. по: Корчагин, 1970). Эти группы Б.А.Келлер назвал "общезитиями", или "convivia" (Келлер, 1930). Название "общезитие" неудачно, так как под ним понимается место, "где совместно живет кто-то, а не те, кто совместно в нём живут" (Раменский, 1935). Более удачно название "конвивия" (совместное проживание), но ни то, ни другое название не нашло применения. Не получил признания также и термин, предложенный К.Н.Игошиной (1927), - "компания".

Не останавливаясь на многих других работах русских исследователей, отметим трактовку синузии, сформулированную В.Н.Сукачевым. Им дано наиболее четкое определение синузии как "структурной части фитоценоза, отграниченной в пространстве или во времени (занимающей определённую экологическую нишу), отличающейся одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом, фитоценотическом отношении". Это определение синузии А.А.Корчагин (1970) отнёс к эколого-фитоценотическому направлению в трактовке синузий. Оно, безусловно, точнее других, однако это определение может быть отнесено и к микроценозам, к явлению мозаичности. Для уточнения после слов "в пространстве" в него необходимо добавить слова "по вертикали". Кроме того, говоря об обособленности синузий, следует понимать, что границы между синузиями, так же как между фитоценозами, могут быть и резкими, и постепенными. Явление непрерывности здесь также нередко хорошо выражено.

Значительный анализ представляет совместный анализ в фитоценозах синузий и ценопопуляций. Ценопопуляция - это совокупность в фитоценозе особей одного и того же вида, различающихся по онтогенетическому и жизненному состоянию, по своим биолого-экологическим свойствам и по занимаемым им экологическим нишам. Различные группы особей, входящих в ценопопуляции, могут входить в состав различных синузий. По числу синузий, в которые входят особи одной и той же популяции, можно различать одно-, двух- и более синузиальные фитоценотические популяции. В травяных фитоценозах обычно особи одного и того же вида, формирующие фитоценотическую популяцию, могут включаться в состав трёх синузий: 1) внутрпочвенной (жизнеспособные семена; всходы, ведущие

подземный образ жизни, например протокормы орхидных; особи, находящиеся в состоянии вынужденного покоя в виде подземных органов); 2) припочвенной в пределах приповерхностного слоя почвы и надземной части фитоценоза (всходы и ювенилы); 3) основной (детерминантной) синузии, определяющей внутрисинузиальную среду, куда входят взрослые особи, находящиеся в активном состоянии, использующие весь объём среды (как в почве, так и над почвой), занимаемый синузией.

О понимании синузий надземных сосудистых растений как образований, включающих и надземные, и подземные части растений, писал Л.Г.Раменский, отмечая в числе признаков, по которым выделяются синузии, глубину укоренения растений. Сходные соображения высказал Б.А.Быков (1967, 1970), предложивший в пределах растительных сообществ выделять "слои" по высоте надземных побегов и глубине укоренения. Более полное представление о синузиях, как образованиях, включающих и надземные, и подземные органы растений, разработано В.В.Мазингом (1966, 1973).

Более глубокому пониманию синузий способствует экспериментальное изучение фитоценозов. Так, в опыте В.Г.Карпова (1969) с траншейной обрубкой корней ели в ельнике-черничнике выявились существенные различия между видами, образующими кустарничково-травяную синузию. В то время как черника, брусника, седмичник, майник, линнея проявили индифферентность к исключению воздействия на них корней ели, кислица реагировала на раннейшую вырубку корней ели резко положительно. Следовательно, ценотически кислица сильно отличается от черники, брусники и др., и не может быть объединена с ними в одну и ту же кустарничково-травяную синузию. В то же время кислица в изученном ельнике-черничнике не образует самостоятельной, хорошо морфологически обособленной синузии, хотя потенциально, при исключении воздействия корней ели и сохранении существующего затенения, она способна создавать чётко выраженную синузию. Возможно, подобно фитоценотическим горизонтам, где не имеет значения их степень сомкнутости, есть смысл выделять синузиальные горизонты, которые могут не образовывать сомкнутых покровов, но состоят из биолого-экологически и ценотически сходных групп видов растений. Результаты опыта В.Г.Карпова подтверждают целесообразность выделения синузий не только на основе надземных органов растений, входящих в их состав, но и их подземных органов.

В связи со сложностью вопроса о синузиях и с обилием различных (нередко противоречивых) их трактовок некоторые исследователи признают ненужным их выделение как внутривидовых структурных образований, с чем нельзя согласиться.

Изучение ярусности фитоценозов

Помимо экологического расчленения фитоценозов с выделением синузий Гамс (Gams, 1918) различал их топографическое (хорологическое) расчленение, к которому относится выделение ярусов. Лесоводы давно отметили, что в лесах совместно произрастают растения различной высоты. Аналогичные явления установили агрономы, изучавшие структуру луговых травостоев. Однако впервые ярусы в лесах были выделены А.Кернером (Kerner, 1863). Кернер, как уже отмечалось выше, обосновал выделение бештандов - групп видов, относящихся к одной и той же жизненной форме. Гульт (Hult, 1881), изучая леса Северной Финляндии, основываясь на высоте растений, выделил семь ярусов. (Более подробную характеристику работ Гульта см. ранее) Совместно с Сернандером Гульт разработал методику составления демонстративной графической схемы размещения отдельных лесных ярусов с учётом занимаемой ими площади (покрытия). Он наблюдал также, что ярусы, образованные некоторыми видами, нередко формируются в разных типах леса, под покровом разных видов деревьев. Тем самым он установил известную самостоятельность ярусов и ввёл представление о связующих ярусах и группах близнецовых формаций, у которых все ярусы сходны, кроме древесного. Впоследствии этот вопрос рассмотрел Николай Яковлевич Кац (Katz, 1929), предложивший выделять близнецовые (гомологические) ряды ассоциаций. Разработка проблемы самостоятельности ярусов

(синузий) получила дальнейшее развитие в исследованиях Дю Ри и Липпмаа (см. раздел о синузиях). В дальнейших работах предложение Гульта выделять в лесах семь ярусов было упрощено, и общепринятым стало выделять четыре основных яруса: древесный, кустарниковый, кустарничково-травяной (получивший также название полевого - *Feldschicht*) и припочвенный (*Bodenschicht* - моховой, лишайниковый).

Общепризнанным стало также положение, что ярусное сложение фитоценозов - это результат отбора видов, способных произрастать совместно, используя различные горизонты среды, в том числе горизонты с ослабленным освещением из-за перехвата света растениями, образующими вышерасположенные ярусы. Признавалось, что ярусное расчленение фитоценозов приводит к более полному использованию надземной среды. Раменским было введено представление о "ярусном дополнении". Выделялись основные (эдификаторные) ярусы, определяющие условия произрастания более низкорослых растений, входящих в состав более нижних зависимых ярусов. Как оказалось в дальнейшем, эдификаторными могут быть не только верхние ярусы, но и нижние, в частности моховой ярус, определяющий тепловой режим почвы, что в некоторых условиях имеет решающее значение для существования фитоценоза.

Представлялось необходимым изучение взаимоотношений между растениями в пределах отдельных ярусов, так как ярус "есть структурная часть фитоценоза, обособленная от других ярусов не только морфологически, флористически и экологически, но и в фитоценоотическом отношении, так как в каждом ярусе есть своя система взаимоотношений между компонентами и той частью среды фитоценоза, в которой они существуют" (Шенников, 1964, с.119).

В этом определении подчёркивается очень важное обстоятельство - обособленность одного яруса от другого. Это обстоятельство часто игнорировалось, и ярусы выделялись на основе различий в высоте надземных органов растений. Так, А.П.Шенников (1964) в луговых фитоценозах выделял следующие ярусы: 1) ярус трав первой величины (высокие или верховые злаки, крупные двудольные); 2) ярус трав второй величины (низовые злаки и сходные по высоте луговые растения); 3) ярус низкорослых трав (например, лютик ползучий, черноголовка и др.); 4) ярус стелющихся трав (например, лапчатка гусиная); 5) ярус мхов и различных низших растений. Между тем точные измерения вертикального распределения массы надземных органов, а также площади листьев (Работнов, 1950, 1983 и др.) выявили отсутствие каких-либо обособленных ярусов в луговых травостоях; и масса надземных органов, и площадь листьев изменяются по вертикали без каких-либо перерывов, плавно. Ярусность в травяных фитоценозах выражена лишь в случае развитого мохового покрова, когда представляется возможным выделить два яруса: травяной (травостой) и моховой.

Невыраженность или недостаточно чёткая выраженность ярусности свойственна и некоторым лесным фитоценозам, где в отдельных случаях выделяется до шести ярусов (Шенников, 1964): 1) верхний ярус, в него входят деревья первой величины; 2) ярус из деревьев второй величины; 3) подлесок из кустарников; 4) ярус из высоких кустарничков и высоких трав; 5) ярус из низких кустарничков и низких трав; 6) ярус из мхов и лишайников. Выделение всех перечисленных ярусов не всегда осуществимо. Часто трудно разграничивать четвёртый и пятый ярусы. Нередко второй и третий ярусы не выражены. В некоторых лесах, например в тропических дождевых лесах, разграничение на ярусы провести трудно или даже невозможно. Ярусность особенно чётко проявляется в лесах бореального и умеренного климата, образованных растениями различных жизненных форм (деревьями, кустарниками, травами, кустарничками, мхами и лишайниками). Однако в суровых условиях Субарктики и Арктики в фитоценозах, образованных растениями различных жизненных форм (кустарничками, травами, мхами, лишайниками), в силу "сжатости" растительного покрова (высотой 5-10 см) представляется возможным выделить лишь один ярус, образованный растениями различных биоморф: кустарничково-мохово-лишайниковый, кустарничково-травяно-моховой и т.п.

Особый интерес представляет установление рядов фитоценозов с возрастанием числа ярусов. Примером может быть серия фитоценозов, описанная Виктором Борисовичем

Сочавой (1930) на Северном Урале: *Festuca ovina* - *Polytrichum commune*; *Betula nana* - *Festuca ovina* - *Polytrichum commune*; *Larix sibirica* - *Festuca ovina* - *Polytrichum commune*. Увеличение числа ярусов (от верхней части гор к подножию) происходит здесь в результате образования новых ярусов, расположенных выше. Как писал В.Б.Сочава, такие серии фитоценозов построены по принципу суммирования или налегания ярусов, по существу мало зависимых друг от друга. Это явление В.Б.Сочава назвал "инкубация ярусов". Оно достаточно широко распространено в регионах с суровым климатом (на Крайнем Севере, в высокогорьях). Противоположное явление - последовательное сокращение числа ярусов растительности - получило наименование "декумбация ярусов".

Е.Н.Синская (1933) на основе изучения горной растительности Кавказа предложила выделять три группы рядов, расположенных в порядке нарастания самостоятельности аналогичных ярусов: 1) замещающие ряды с общими ярусами, неспособные к самостоятельному существованию; 2) замещающие ряды с общими ярусами с ограниченной способностью к самостоятельному существованию (образующие свободные группировки лишь при уничтожении полога); 3) настоящие декумбационные ряды. Сходное подразделение дал позднее Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964).

Юрий Петрович Бяллович (1960) обосновал выделение в биогеоценозах биогеоценологических горизонтов. По Бялловичу (1960, с.45), "биогеоценологический горизонт есть вертикально обособленная и по вертикали далее не расчленённая структурная часть биогеоценоза. Сверху донизу биогеоценологический горизонт однороден по составу биогеоценологических компонентов, по взаимосвязи их, происходящим в нём превращениям веществ и энергии и в этих же отношениях отличается от соседних биогеоценологических горизонтов, служащих ему кровлей и постелью".

Аналогично можно выделять и фитоценологические горизонты. Каждый фитоценологический горизонт характеризуется не только составом видов, но и составом органов этих растений. Так, в лесах можно выделить следующие фитоценогоризонты: 1) кроновый, включающий кроны деревьев (ветви, листья) совместно с эпифитами; 2) стволовой, включающий стволы деревьев с эпифитами и лианами, а также подлесок; 3) травяной, травяно-кустарничковый или кустарничковый или кустарничковый, включающий прикорневую часть стволов с эпифитами, травами и кустарничками, а также нижнюю часть подлеска; 4) припочвенный, включающий напочвенные мхи и лишайники, низкорослые травы, нижние части растений, входящих в состав более высоко расположенных горизонтов.

При выделении фитоценогоризонтов отпадает ряд спорных вопросов, возникающих при выделении ярусов, как-то: куда относить эпифиты и лианы (обычно их относят к межъярусным растениям), куда относить подрост, при какой сомкнутости выделять ярус? Несомненно прогрессивное направление, каковым можно считать выделение фитоценогоризонтов, не получило широкого распространения.

Помимо надземной ярусности многие исследователи, основываясь на различиях в глубине укоренения растений, входящих в состав фитоценозов, выделяли ярусы в подземной их части. Однако как показали данные точных учётов вертикального распределения подземных органов как в травяных, так и в лесных фитоценозах, масса подземных органов как в травяных, так и в лесных фитоценозах, масса подземных органов закономерно снижается сверху вниз, не обособляясь в "ярусы". При выделении фитоценогоризонтов в почве выявляется то большее, то меньшее обособление самых поверхностных горизонтов: опадогенного (подстилки) в лесах и дернины (на лугах). В этих горизонтах сосредоточена основная масса всасывающих корней, что обусловлено повышенным содержанием здесь элементов минерального питания в результате интенсивной деятельности сапротрофов, разлагающих и минерализующих опад. Опадогенный горизонт в лесах нередко достаточно отчётливо отграничивается от нижерасположенных горизонтов минеральной почвы. Граница между дерниной (наиболее сильно пронизанным корнями верхним слоем почвы) и нижерасположенными горизонтами обычно выражена менее отчётливо.

Для изучения вертикального размещения надземных органов растений в фитоценозах был использован метод зарисовок. Так, при изучении тропических дождевых лесов

использовался метод Дэвиса и Ричардса, сущность которого заключается в том, что на "типичной" для данного типа леса площадке размером 200×25 футов (67×7.6 м) на план наносились контуры каждого дерева, основанные на измерениях его высоты, диаметра, размеров и формы корня. В травяных фитоценозах метод зарисовок стал применяться начиная с работы Клементса (Clements, 1905), который назвал его методом бисектов. При изучении степной растительности (Алехин, 1926) рекомендовалось вести зарисовку, используя вертикально установленную рамку, разделённую (проволокой, шпагатом) на квадраты 10×10 см. Метод зарисовок в ряде случаев вскрывал отсутствие выраженной ярусности в изучаемых фитоценозах.

Изучение мозаичности фитоценозов

Следуя Гамсу (Gams, 1918), в современной трактовке содержания выделенных им синузий к внутриценозным структурным образованиям относятся микроценозы, т.е. участки сообществ небольших размеров, отличающиеся от соседних по составу и структуре, в особенности по доминантам. Наряду с микроценозами в растительных сообществах имеются ещё более мелкие, отличающиеся друг от друга участки. Поэтому возникло представление о мозаичности (пестротности) сложения фитоценозов. Уже давно ((Heer, 1835; Lecoq, 1844; Lorenz, 1858) была отмечена пестротность сложения растительности, в частности связанная с групповым ростом некоторых видов. Однако на первых стадиях развития фитоценологии исследователи подчёркивали гомогенность растительных сообществ. Только в тридцатых годах XX в. постепенно начинает преобладать представление о гомогенно-мозаичном и мозаичном сложении фитоценозов. Со второй половины XX в. большое значение придаётся мозаичности, возникающей при различного типа нарушениях и связанной с флуктуационной и сукцессионной изменчивостью. Изучение мозаичности фитоценозов шло в основном путём выявления причин, её обуславливающих. Постепенно выявлялись всё новые факторы, воздействие которых приводит к мозаичному сложению фитоценозов.

В настоящее время известны следующие группы факторов, определяющих мозаичность: 1) экотопические, связанные с неоднородностью экотопа (микрорельеф, близкое залегание дренирующих линз песка, различная мощность почвы на скальной породе и др.); 2) фитогенные, связанные с различным воздействием отдельных видов растений на среду и с особенностями их роста.

О своеобразии влияния отдельных видов растений на произрастающие совместно с ними виды можно судить по наблюдениям на лугу в пойме р.Оки (Работнов, 1960). Здесь при учёте состава травостоев на 100 площадках 10×10 см (общая площадь учёта 1 м²), в пределах которых преобладали пять различных видов (костёр безостый, лисохвост луговой, бодяк полевой, герань луговая, вероника длиннолистная), были установлены следующие изменения в зависимости от преобладающего вида: числа видов на 1 м² - от 28 до 35, массы надземных органов в воздушно-сухом состоянии - от 554 до 845 г/м², а также в участии сопутствующих видов.

В ряде исследований были также выявлены различия в массе подземных органов и в их вертикальном распределении в различных микрогруппировках. Особо выделяются следующие формы мозаичности:

а) клоновая мозаичность - образование некоторыми видами клонов, обычно почти округлой формы. Длительность существования клонов изучена недостаточно. Нет сомнения, что со временем клоновые микрогруппировки сменяются другими;

б) возрастная мозаичность, связанная с изменением воздействия растений на среду при увеличении их возраста. Эта форма мозаичности наиболее обстоятельно изучена в Англии на примере вереска, папоротника-орляка и некоторых других видов (Watt, 1947). Выделяются четыре стадии: пионерная стадия (внедрения растения на данное место); стадия построения (постепенного увеличения мощности особи и её воздействия на среду); стадия зрелости (достижения растением максимальной мощности и наиболее сильного воздействия на среду); стадия дегенерации (постепенного разрушения по мере старения образованной

растением ультрамикроруппировки вплоть до отмирания). Предполагается цикличность таких изменений. Однако, как правило, полной цикличности, т.е. возврата вида на данное место после завершения стадии дегенерации, не происходит. Там поселяются другие виды, у которых может происходить аналогичная смена возрастных состояний, иначе говоря, возникает квазицикличность. Для папоротника-орляка установлена следующая длительность отдельных возрастных фаз: 10, 15 и 40 лет;

в) мозаичность, связанная с формированием нанорельефа (образованием кочек, подушек). Кочкообразные растения, особенно при большом их количестве, создают резко дифференцированные условия произрастания растений на кочках и между кочек;

г) мозаичность, связанная с неравномерным обсеменением или поступлением диаспор извне, а также с неравномерным прорезиванием всходов, названная Л.Г.Раменским "эпизодической". В травяных фитоценозах, используемых как сенокосы, она нередко обусловлена деятельностью человека (массовое обсеменение растений под валками и копнами скошенной травы);

д) зоогенная мозаичность, вызванная деятельностью животных (образованием муравейников, кротовин). Особо выделяется пастбищная мозаичность, связанная с выпасом животных (как диких, так и домашних): вытаптывание, отложение экскрементов, неравномерное поедание растений;

е) антропогенная мозаичность, связанная с деятельностью человека: выборочной рубкой деревьев в лесу, кострищами, остожьями (под стогами сена и др.);

ж) мозаичность, возникающая под действием двух факторов, например эолово-фитогенная, распространённая в аридных регионах и связанная с осадением мелкозёма в куртинах кустарников. Сюда же можно отнести мозаичность, вызванную вывалом деревьев;

з) широко распространённая демутиационная мозаичность, связанная с восстановлением растительности в нарушенных местах. Такие места образуются в результате деятельности землероев, а в лесах - на участках вывалов деревьев (ветровалов). В дальнейшем происходит зарастание нарушенных участков. Обычно при смене растительных микрогруппировок, характеризующих отдельные фазы демутации, создаётся сложная мозаичность, характерная для данного типа фитоценоза, для каждой фазы демутации, для определённого типа нарушений. В некоторых случаях мозаичность осложняется тем, что в результате нарушения создаётся комплекс различных условий произрастания растений. Например, при вывале деревьев образуются углубления (с удалением верхних, наиболее плодородных горизонтов почвы), повышения из осыпавшейся с корней дерева почвы и гниющие стволы деревьев (валежник), в каждом из которых демутация идёт по-особому.

Было также предложено различать коренные и производные (возникшие в результате нарушений) микрогруппировки. При изучении лесов в Подмосковье были установлены колебания числа микрогруппировок (от 2-3 до 14-15) в зависимости от типа леса (Дылис, 1969).

В настоящее время установлено, что степень выраженности мозаичности относится к важнейшим признакам отдельных типов фитоценозов. При изучении фитоценозов признаётся необходимым определение площади выявления, отражающей мозаичность (Раменский, 1938). Неоднородность в пределах площади выявления Л.Г.Раменский (1935) предлагал называть "сложением покрова". В нашей стране наибольший вклад в изучение мозаичности внесён Н.В.Дылисом, Л.Г.Раменским и П.Д.Ярошенко.

Изучение сезонной изменчивости фитоценозов

С конца XIX - начала XX в. стали широко применяться фенологические наблюдения над растительностью разных типов. В результате таких исследований была установлена смена в течение вегетационного сезона внешнего вида растительных сообществ, получившая наименование "смены аспектов". Выделение аспектов, как правило, проводилось на основании наблюдений за сменой фаз цветения отдельных видов или групп видов. Особенно

хорошо смены аспектов выделялись в травяных фитоценозах, богатых видами двудольных растений. Так, для Стрелецкой степи близ Курска В.В.Алехин (1969) на основе смены фаз цветения ряда видов выделил одиннадцать аспектов. Одним из результатов фенологических наблюдений был метод составления "фенологических спектров", предложенный Гамсом (Gams, 1918). В нашей стране он широко использовался, обычно с внесением некоторых изменений по сравнению с предложенным Гамсом (Шенников, 1928; Шалыт, 1946; Серебряков, 1947; и др.).

Фенологические спектры (М.С.Шалыт назвал их феноэкологическими) дают представление о флористическом составе изученного фитоценоза, о сезонном изменении видов (смене фаз их фенологического состояния), о сроках начала и окончания их фенологических фаз. Выделены группы видов со сходной ритмикой фенологического состояния. Смены аспектов, выраженные в различной степени, были установлены во всех травяных и близких к ним фитоценозах в разных странах, в различных природных зонах - от тундровой до пустынной. Была установлена тесная зависимость сезонной изменчивости растительности от климата (в частности, от изменений в течение года обеспеченности растений теплом, водой и др.), а также от изменений фотопериода. Стало ясно, что в процессе сопряжённой эволюции в фитоценозах отбирались виды, способные произрастать совместно в условиях, изменяющихся в течение года. Было установлено, что участие видов в создании общей массы надземных органов в течение вегетационного сезона отображается колоколообразными кривыми, особыми для каждого вида.

Особенно резко сезонная изменчивость проявляется в травяных фитоценозах аридных регионов, там, где длительные периоды отсутствия атмосферных осадков чередуются с периодами дождей. В таких условиях происходит смена фазы с преобладанием эфемерных и эфемероидных растений (преимущественно злаков или злаковидных) на фазу с преобладанием растений пустынного типа. В Индии такая сезонная изменчивость получила название "смешанных формаций во времени" (Синская, 1933). Аналогичные явления установлены в Средней Азии, где в определённых условиях весной рано возникает сомкнутый травостой из мезофитов: мятлика луковичного (*Poa bulbosa*) и осоки толстостолбиковой (*Carex pachystilis*), а затем с наступлением жаркой, засушливой погоды и исчерпанием воды, накопленной в почве за позднюю осень и зиму, мятлик и осока переходят в состояние сезонного покоя, и формируется пустынная фаза. Фаза преобладания мезофильных растений физиономически напоминает луговую растительность, и А.П.Шенников (1941) отнёс её к особому типу луговой растительности - "жаропокоящимся лугам". Правильнее такие образования рассматривать как "сезонно сменные мезофитно-пустынные" фитоценозы.

В других условиях в аридных регионах сезонная изменчивость фитоценозов возникает в связи с развитием синузии однолетних эфемеров при создании достаточного обеспечения водой для прорастания семян и завершения возникшими из них растениями их жизненного цикла. Там, где такие условия создаются два раза в год, возникают две фазы массового развития однолетников. Так, в пустынях Австралии обнаружены две фазы преобладания однолетников: одна - летняя, другая - зимняя. Одна характеризуется преобладанием злаков, другая - двудольных. Эти растения в виде покоящихся в почве семян всегда входят в состав ценозов, но семена их прорастают не синхронно, а с интервалами в несколько месяцев. Условиями, определяющими прорастание семян именно этой, а не другой группы видов, на фоне хорошего увлажнения, являются различия в температуре (высокой или пониженной). Такие фитоценозы можно отнести к особому типу фитоценозов с преобладанием однолетних растений - к сезонно-смешанным двухфазным эфемеретумам.

В степных растительных сообществах не обнаружено массового перехода видов к сезонному покою. Во время засушливого периода происходит лишь ослабление вегетации и переход в состояние полупокоя. В составе степных сообществ, однако, есть виды, переходящие в состояние сезонного покоя. К ним относятся весенние эфемероиды, а также однолетники. Их участие в составе степных фитоценозов невелико, поэтому переход их в

состояние покоя не вызывает существенных изменений во внешнем виде и структуре степных фитоценозов.

Значительные исследования были проведены для выявления сезонной изменчивости луговых фитоценозов. С целью определения наиболее рациональных методов скашивания травы при сенокосном использовании лугов были проведены многочисленные опыты с разными сроками скашивания. Было установлено нарастание массы надземных органов в течение вегетационного сезона. В числе других вопросов были также изучены: ритм сезонного побегообразования злаков - основных компонентов луговых фитоценозов; сезонная динамика содержания запасных веществ в растениях; отрастание луговых растений после их дефолиации (скашивания, стравливания); сезонные изменения в подземной сфере фитоценозов.

Работами С.П.Смелова и ряда других исследователей были установлены два периода интенсивного побегообразования у луговых злаков: летне-осенний, со второй половины лета (обычно с конца июля) до конца периода активной вегетации; и весенний, начинающийся после таяния снега. Для большинства видов злаков наибольшее значение имеет летне-осеннее побегообразование, весной побеги у таких видов образуются из почек побегов, возникших в весенне-летний период побегообразования предыдущего года.

Значительные исследования были проведены для выяснения "механизма нарастания" массы надземных органов (формирования урожая) в луговых фитоценозах. При изучении ритма побегообразования у луговых злаков было также установлено резкое снижение побегообразования, вплоть до его прекращения, в период образования генеративных побегов. Синхронно с этим происходит снижение содержания запасных веществ в запасающих органах. Было изучено отрастание травы после скашивания или стравливания и выявлены основные формы отрастания, а также факторы, определяющие повторное формирование урожая. Весенние эфемероиды, как правило, не входят в состав большинства луговых фитоценозов. Однако в некоторые луговые ценозы входят виды весенне-летней вегетации, переходящие в состояние сезонного покоя во второй половине лета (*Polygonum bistorta*, *Vertrum lobelianum*). При обильном участии таких видов, в особенности чемерицы, происходят заметные изменения в структуре фитоценозов.

Для многовидовых, особенно полидоминантных, луговых сообществ характерны существенные сезонные изменения в количественных соотношениях между видами. Ещё в дореволюционное время А.П.Ильинский и А.П.Шенников писали, что часто при повторном, в течение вегетационного сезона, посещении одного и того же участка луга трудно поверить, что это одно и то же растительное сообщество - настолько велики произошедшие изменения. Нередко глазомерно, без проведения точных учётов, было заметно, что произошла смена доминантов или доминирующих групп видов. Из этих наблюдений возникло представление о сезонносменнодоминантных фитоценозах.

Для луговых фитоценозов установлена ещё одна форма сезонной изменчивости, обусловленная особым гидрологическим режимом. Особенно резко она выражена в нашей стране в поймах южных рек. Здесь в состав фитоценозов входят следующие группы видов: 1) начинающие вегетацию рано весной и заканчивающие её к началу заливания полыми водами; 2) начинающие вегетацию до заливания полыми водами, прекращающие её под водой во время заливания ("озёрного" периода) и возобновляющие её после схода полых вод с поверхности луга; 3) начинающие вегетацию до заливания полыми водами, продолжающие её под водой, развивая подводные побеги, и заканчивающие её после схода полых вод; 4) пребывание в покоем состоянии до схода полых вод, после чего они вегетируют и успевают закончить свой жизненный цикл.

В состав лесных фитоценозов также входят виды, различающиеся по выраженной сезонной изменчивости. Выделяются следующие группы:

1) деревья, кустарники, кустарнички с вечнозелёной листвой, мхи и лишайники. Это - сезонно устойчивые растения, у них нет заметных изменений в течение вегетационного сезона. Однако какие-то изменения в течение вегетационного сезона в них происходят.

Поэтому фитоценозы, образованные такими растениями, например, *Pinetum cladinosum*, можно отнести к группе скрыто сезонно изменчивых фитоценозов;

2) лиственные древесные растения, у которых в течение года сохраняется неизменная система осевых органов (стволы, ветви), а листья полностью опадают, создавая смену сезонного состояния от вегетационного к вневегетационному. Таким образом, создаётся сезонная изменчивость условий произрастания растений нижних ярусов, зависящая от состояния листовой поверхности деревьев. Выделяются: краткосрочный период формирования полога листовой поверхности древесного яруса; летний период влияния полностью развитого листового полога; осенний период постепенного изменения условий произрастания ниже расположенных растений в результате опадания листвы деревьев. Иногда, при массовом размножении листогрызущих насекомых, может происходить резкое снижение воздействия ослабленных деревьев на растения нижних ярусов в результате проникновения к нижним ярусам большого количества солнечной радиации в сочетании с поступлением на поверхность почвы богатых азотом травматического опада и экскрементов листогрызущих насекомых. Все эти изменения в условиях произрастания, связанные с пологом листьев деревьев, происходят на фоне сезонных изменений метеорологических факторов: длительности фотопериода и интенсивности света; обеспечения теплом; количества атмосферных осадков и т.п.

3) травянистые растения с ежегодно отмирающими надземными органами, зависящие от воздействия на них листового полога деревьев. Среди них выделяются две группы видов: а) весенние эфемероиды, вегетирующие ранней весной в период до смыкания листового полога, а затем переходящие в состояние сезонного покоя; б) летние теневыносливые многолетники, вегетирующие и в период полного развития листового полога деревьев. Хотя эфемероиды - небольшие растения, но общая их масса может быть значительна. Так, в дубовом лесу в заповеднике "Лес на Верскле" масса их надземных органов достигала 3-4 ц/га воздушно-сухого вещества, а индекс листовой поверхности - 0.8-0.9 (Горышина, 1969). Период преобладания весенних эфемероидов правомерно выделяется в особую синузию. Она изучалась рядом исследователей в нашей стране и в Северной Америке, особенно в широколиственных и в хвойно-широколиственных лесах. Первоначально предполагалось, что пышное развитие весенних эфемероидов ранней весной всецело обусловлено созданием в это время благоприятных для них условий освещения. Однако накопились данные, свидетельствующие о том, что условия ранней весны благоприятны для них не только из-за лучших условий проникновения к поверхности почвы солнечной радиации, но и вследствие ослабления конкуренции с деревьями за элементы минерального питания, особенно за азот. Было обнаружено, что синузии весенних эфемероидов формируются не только в широколиственных лесах, но и в некоторых типах лесов, образованных иными листопадными древесными породами. Так, П.Л.Горчаковский описал для Западной Сибири леса из сибирской лиственницы с хорошо развитой синузией весенних эфемероидов. Хорошо развитая синузия весенних эфемероидов была обнаружена в сероольховых насаждениях в Московской области, в то время как в лесах, образованных листопадными берёзой и осиной на бедных подзолистых почвах, весенние эфемероиды отсутствуют (Работнов, 1939). Здесь явно проявляется значение высокой обеспеченности азотом для формирования синузии весенних эфемероидов, что имеет место в лесах, образованных серой ольхой, симбиотически связанной с актиномицетами, фиксирующими атмосферный азот. Весенние эфемероиды, будучи достаточно холодостойкими, в состоянии поглощать значительные количества азота (в это время другие растения не проявляют достаточной активности) и предотвращать его потери из лесов в результате вымывания. Таким образом, формирование синузии весенних эфемероидов обусловлено не только листопадностью деревьев, связанной с фитоклиматом, но и достаточным богатством почв доступным азотом, в том числе поставляемым древесными растениями, т.е. с фитосредой.

Одновременно с выяснением форм сезонной изменчивости в фитоценозах, главным образом в травяных, И.В.Борисовой (1965, 1972) было введено представление о "феноритмотипах", под которыми понимались "растения со сходными длительностью и

сроками начала и конца вегетации, а также с одинаковым направлением смен основных фенологических состояний и, следовательно, со сходной реакцией на изменяющиеся в течение вегетационного сезона условия произрастания и, очевидно, со сходными изменениями воздействия на среду". Было показано, что аспекты определяются не только сменой цветущих видов растений, но и изменением структуры фитоценоза. Соответственно предполагалось различать две формы смен аспектов - фенологическую и синузальную (Шамурин, 1962), или физиономическую и структурную (Ниценко, 1962). Но поскольку аспект (внешний вид) определяется и тем и другим, то признано необходимым при характеристике аспекта учитывать все особенности, его формирующие.

Было высказано предположение об увеличении числа ярусов в травяных фитоценозах по мере нарастания массы надземных органов растений и по мере увеличения высоты травостоев, но оно не подтвердилось. Как уже отмечалось выше, изменение участия отдельных видов растений в сложении общей массы надземных органов в течение вегетационного сезона характеризуется своеобразными колоколообразными кривыми. Следовательно, и отдельные феноритмотипы, включающие группы видов, характеризуются определёнными кривыми. В районе Монпелье (Франция) в условиях средиземноморского климата в ассоциации *Brachypodietum ramosi* были установлены изменения в участии видов, относящихся к различным жизненным формам по Раункьеру, в отдельные сезоны года. Изменяется по сезонам и число видов, находящихся в состоянии сезонного покоя. Если весной лишь 2% видов находилось в состоянии сезонного покоя, то летом их было 64%; одновременно число терофитов весной составляло 51.5% от общего числа видов, а летом их было всего 6% (Braun-Blanquet, 1964).

Установлено, что в течение вегетационного сезона происходят изменения в составе консортов-опылителей растений, входящих в состав фитоценоза. Это было показано при изучении биологического спектра цветущих растений (по типам опыления) в фитоценозе, относящемся к ассоциации *Inuletum ensiforme*. Были выделены четыре группы видов растений: 1) эутропы, приспособленные к опылению одним или немногими опылителями; 2) гемитропы, приспособленные к опылению многими опылителями; 3) аллотропы, не имеющие приспособления для опыления специализированными опылителями; 4) ветроопыляемые. Было показано, что число видов, относящихся к этим группам, изменяется по сезонам года (Braun-Blanquet, 1964). Несомненно, что в течение вегетационного сезона изменяется состав и других консортов, как-то: листогрызущих насекомых, паразитных грибов и др. Таким образом, консортивные связи можно установить на уровне не только видов, но и фитоценозов. Представляется перспективным изучение сезонной изменчивости фитоценозных консорций.

Изучение разногодичной изменчивости (флуктуаций)

Ещё в 1825 г. Дюро де ля Маль писал о чередовании периодов с преобладанием на лугах различных видов растений. Разногодичные изменения луговой растительности наблюдались также агрономами (Болотовым, Бажановым). Данные об изменчивости фитоценозов от года к году или по периодам лет постепенно накапливались в разных странах при изучении луговой, степной, полупустынной, пустынной растительности. Обширные исследования были проведены в нашей стране, где благодаря выраженности континентального климата такая изменчивость фитоценозов широко распространена. Были предложены различные названия такой изменчивости фитоценозов, из которых признание получили: разногодичная, погодичная, годовая, флуктуационная изменчивость, флуктуации. Были выявлены причины разногодичной изменчивости фитоценозов: различия в метеорологических и гидрологических условиях отдельных лет или периодов лет; воздействие животных и человека; особенности жизненного цикла некоторых видов растений. В связи с этим было предложено различать следующие типы флуктуаций: экотопические, фитоциклические, зоогенные, антропоические.

Экотопические флуктуации наиболее выражены в пониженных элементах рельефа с сильной изменчивостью гидрологического режима (западины, поймы рек), а также в регионах, характеризующихся чередованием периодов дождливых и засушливых лет, т.е. в условиях со значительными изменениями водного режима экотопов по годам или по периодам лет. Более резко экотопические флуктуации обусловлены массовым вымерзанием растений в суровые малоснежные зимы. Было установлено, что флористический состав фитоценозов при флуктуациях, как правило, остаётся неизменным. Кажущееся исчезновение или появление новых видов обычно связано с переходом некоторых из них в покоящееся состояние (в виде покоящихся подземных органов или жизнеспособных семян, а иногда малозаметных угнетённых особей) или, наоборот, с переходом угнетённых особей в нормально развитые, с оживлением покоящихся взрослых особей, массовым прорастанием жизнеспособных семян, имеющихся в почве. По годам, в зависимости от условий произрастания, возникновение и приживание всходов из семян, переход растений в состояние покоя могут резко колебаться. Помимо того, от года к году может резко колебаться число генеративных побегов в связи с тем, что особи, достигшие способности цвести и плодоносить, развивают генеративные побеги не ежегодно, а только в годы, благоприятные для цветения.

Способность переходить в покоящееся состояние при наступлении неблагоприятных условий достаточно широко распространена у различных видов травянистых растений, как луговых, так и лесных. Всё это определяет флуктуационные изменения в общей массе надземных органов (урожае) и в количественном соотношении видов, вплоть до смены доминантов в травяных синузях лесных фитоценозов. Флуктуации различают не только по причинам, их вызывающим. По степени выраженности предложено различать следующие типы флуктуаций: скрытые; осцилляции; осцилляционно-циклические; дигрессионно-демутационные. Изменения фитоценозов при дигрессионно-демутационных флуктуациях иногда настолько значительны, что их трудно отличить от сукцессий. В отличие от сукцессий, под флуктуациями предложено понимать "ненаправленные, различно ориентированные или циклические изменения фитоценозов от года к году или в течение краткосрочных климатических или иных циклов, завершающихся возвратом к состоянию, близкому к исходному" (Работнов, 1983).

Изучение продуктивности фитоценозов

Продуктивность - оячень важное для сельского и лесного хозяйства свойство фитоценозов. Поэтому агрономы давно изучали продуктивность фитоценозов, используемых как кормовые угодья, а лесные таксаторы определяли запасы деловой древесины в лесах. В дальнейшем, проводя опыты с внесением различных удобрений, орошением и др., было выявлено значение отдельных экологических факторов в определении продуктивности луговых и других травяных ценозов. Биологическая разработка этого вопроса началась позже, особенно при проведении "Международной биологической программы" (1964-1974). Было чётко сформулировано понятие "биологическая продукция", которое определялось как количество органического вещества, продуцируемого растениями или растительным сообществом в единицу времени на единицу площади. Продукция может быть выражена в массе (граммах на 1 м² либо килограммах на 1 га в год) или в количестве энергии (килокалориях либо джоулях).

Принято различать общую, или валовую, продукцию (брутто-продукцию) - количество органического вещества, созданного растениями в процессе фотосинтеза, и чистую продукцию (нетто-продукцию) - количество органического вещества, сохранившегося после использования части его на дыхание. Часть чистой продукции потребляется биотрофными консортами (животными, паразитными грибами, симбионтами), часть поступает в опад и используется сапротрофами. В задачу исследований по "Международной биологической программе" входило определение всех этих параметров. В результате были охарактеризованы продуктивные процессы многих типов фитоценозов и

был собран материал для оценки продукции всего растительного покрова нашей планеты. Такие обобщения были выполнены как в нашей стране (Базилевич, Родин, Розов, 1970), так и за рубежом (Whittaker, 1965).

Изучение сукцессий

Обстоятельное изучение сукцессий в Южной Финляндии Гультом (Hult, 1884) и сукцессий растительности песчаных приморских дюн Вармингом (Warming, 1887) не оказали влияние на последующее изучение этого процесса, так как их результаты были опубликованы на недоступных для большинства ботаников языках (шведском и датском), зато работы Каулса (Cowles, 1899, 1909) и особенно Клементса (1916 и др.) привлекли внимание ботаников к изучению сукцессий на длительное время. Работы Каулса и Клементса охарактеризованы в разделах, посвящённых этим исследователям.

В США также были проведены исследования изменений условий произрастания растений в ходе первичных сукцессий при отступлении ледника (Cracker, Major, 1956), при зарастании песчаных дюн на побережье озера Мичиган (Olson, 1958). В условиях гумидного климата в процессе первичных сукцессий происходит вымывание карбонатов и подкисление почвы, постепенное накопление в почве органического вещества и азота. Быстрое накопление азота установлено в сукцессии при отступлении ледника на Аляске, поскольку в ходе смены растительности здесь участвовали растения (дриада, ольха), симбиотически связанные с фиксирующими азот актиномицетами. В этих и в ряде других исследований была также установлена длительность периода времени, необходимого для достижения растительностью климаксового состояния. Она изменялась от немногих сотен до нескольких тысяч лет в зависимости от материковой породы, почв, климата и др. В некоторых случаях быстро достигалось квазиклимаксовое состояние, т.е. формирование растительного сообщества климаксового типа на почве, характерной для более ранних сукцессионных стадий.

Огромное число исследований в разных странах было проведено по изучению вторичных сукцессий, в том числе вызванных деятельностью человека. Среди них - сукцессии, идущие при зарастании лесосек и гарей, при превращении пашни в залежь, под влиянием выпаса скота, при осушении, орошении и т.п., а также рекреационного и техногенного воздействия человека. При этом возникли некоторые общие вопросы. К ним можно отнести представление Эглера (Egler, 1954) об исходной полноте видового состава фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях, однако оно не обосновано необходимыми фактическими данными.

На примере лесных сукцессий - зарастания лесосек и гарей - можно утверждать, что жизнеспособные семена, а возможно, и подземные покоящиеся органы раннесукцессионных видов могут длительное время сохраняться в почве до достижения лесами климаксового состояния и переходить в активное состояние после вырубki или выгорания леса. Подобные данные для видов поздних стадий сукцессий и климакса отсутствуют. Диаспоры многих из них поступают в фитоценозы извне. Установлено значение поступления диаспор при помощи ветра в ранние стадии лесных сукцессий и птиц - в более поздние. Коннер и Слейтер (Connell, Slatyer, 1977) выдвинули положение о трёх моделях поведения растений при сукцессиях: благоприятствования, сопротивления, толерантности.

Виды более ранних сукцессионных стадий либо создают благоприятные условия для внедрения в ценозы видов последующих сукцессионных стадий, либо препятствуют их внедрению, либо относятся к ним индифферентно. При первичных сукцессиях в основном проявляется модель благоприятствования. При вторичных сукцессиях, как показали многие наблюдения и эксперименты, наряду с благоприятствованием довольно широко распространено ингибирование. При восстановлении лесов на вырубках и гарях обычно наблюдаются три основные стадии: травяная, преобладания мелколиственных пород деревьев, преобладания климаксовых пород деревьев. В настоящее время установлено, что в период формирования древостоя из климаксовых пород деревьев фитоценозы проходят ещё

несколько стадий: формирования одновозрастных популяций климаксовых пород под пологом мелколиственных пород и спелого насаждения, образованного климаксовыми породами.

В дальнейшем в связи с возникновением новых генераций климаксового вида насаждение из одновозрастного становится разновозрастным. Повышается значение вывалов стареющих деревьев, образования "окон", в зарастании которых принимают участие и виды, свойственные начальным фазам сукцессии. Создаётся устойчивая система, образованная мозаикой микрогруппировок, характеризующих различные стадии демуляции после нарушений, вызванных вывалами деревьев. Она в целом устойчива при одновременной циклической изменчивости слагающих её микрогруппировок. Эту фазу предложено называть фазой "мозаично-сменного устойчивого состояния" (Vogman, Likens, 1979). Таким образом, лесная растительность может длительно поддерживаться в климаксовом состоянии. Представление о трёхфазной структуре лесных экосистем (открытой, "пионерной", климаксовой) получило в настоящее время широкое распространение.

Аналогично протекают сукцессии и в аридных регионах (сухих степях, полупустынях), где широко распространены грызуны и землерои, создающие в результате своей деятельности комплекс нарушений - мест и участков, находящихся в различных стадиях демуляции растительности. Климаксовая растительность сохраняется и тогда неопределённо длительное время. Г.Вальтер (Walter, 1962, 1968) писал: "В результате деятельности грызунов происходит известный круговорот растительных микрокомплексов. Такого рода чередование, по-видимому, является неперменным условием длительного сохранения растительности в неизменном виде на обширных площадях".

Общепризнано выделение среди сукцессий эндодинамических (по Сукачеву), или автогенных (по Тенсли), обусловленных внутренними причинами, и экзогенных (по Сукачеву), или аллогенных (по Тенсли), вызванных внешними причинами. Кроме того, В.Н.Сукачев (1942) выделяет сингенетические сукцессии, понимая под сингенезом "процесс заселения территории растениями, процесс борьбы между ними за территорию и средства жизни и процесс оживания растений и формирования взаимоотношений между ними".

По Л.Г.Раменскому (1938), можно различать следующие смены фитоценозов:

- 1) по развитию во времени: вековые, что соответствует филоценогенезу В.Н.Сукачева; длительные (растягивающиеся на десятки, а иногда на сотни лет); быстрые;
- 2) по состоянию и динамическим потенциям растительного покрова: смены, связанные с нарушением растительного покрова, и смены, не нарушающие текущего равновесия растительности; первые принято называть "катастрофическими", вторые - "сменами развития" (Александрова, 1972);
- 3) по ведущим факторам: смены эндодинамные, вызванные жизнедеятельностью растений и их консортов, экзодинамные и смешанные. Предложено также различать сукцессии стационарные, проходящие на одном и том же месте, и поступательные, захватывающие всё большую территорию (Работнов, 1993).

Был разработан метод ботанического анализа торфа, определение по слагающим его остаткам растений их видового или родового состава. Это позволило получить ценнейший материал по сукцессиям растительности в процессе формирования торфяной залежи. Одновременно был разработан метод "спорово-пыльцевого анализа", позволявший определять в основном состав растительности, окружающей торфяные болота и водоёмы, что обеспечило получение данных о климатогенных сукцессиях. С применением этих методов для многих регионов были получены данные о сменах растительного покрова в голоцене.

Заключение

За почти двухсотлетний период после опубликования работ Гумбольдта была проведена огромная работа по описанию растительности отдельных регионов. Уже в 1872 г. Э.Гризебах смог опубликовать содержательную сводку о растительности земного шара. В

1893 г. Шимпер опубликовал книгу "География растений на физиологической основе", в которой дал глубокий (по тому времени) физиолого-экологический анализ распределения растительности нашей планеты. Эта книга, неоднократно переиздававшаяся, наряду с книгой Е. Варминга (немецкое издание 1896 г.) оказала очень большое влияние на многих исследователей растительного покрова. Однако, когда Генриху Вальтеру (Walter, 1898-1899) было предложено переработать её для нового издания, он, справедливо отмечая, что классические сочинения должны переиздаваться без изменений (лишь с комментариями), создал свою двухтомную сводку "Растительность земного шара в экофизиологическом отношении" (русское трёхтомное издание - 1969, 1971, 1973). Несколько позже (в 1983, 1984, 1986 и 1991 гг.) Вальтер совместно с Зигмаром Бреккле (Breckle) опубликовал (на немецком и английском языках) четырёхтомный труд "Экология земли. Геобиосфера", в котором дано описание растительности земного шара по зонам. Вальтером было также организовано издание целого ряда монографий о растительности отдельных континентов и крупных регионов (Северной, Центральной и Южной Америки, африки, Европы, Азии и Австралии) в серии "Монографии растительности крупных территорий". Из других изданий особенно ценным по полноте и глубине является монография Г. Элленберга "Растительность Центральной Европы и Альп" (1963), выдержавшая несколько изданий на немецком языке.

В настоящее время установлены основные закономерности распределения растительности по зонам, высотным поясам, в зависимости от расположения по отношению к океанам и др. Растительный покров Земли достаточно хорошо изучен (хотя и с разной детальностью). Уже в начале XIX столетия (под разными названиями) оформилось представление о растительном сообществе. Были разработаны методы количественной оценки участия отдельных видов в составе растительных сообществ, начаты исследования структуры сообществ и их сукцессий (Гульт, Варминг). В конце XIX в. возникла необходимость выделения особой научной дисциплины, изучающей растительные сообщества (Пачоский, 1891), и было предложено назвать её "фитосоциология" (Пачоский, 1896; Крылов, 1898). Почти одновременно в США Клементсом было введено другое название - "plant ecology", объединившее учение о растительных сообществах и экологию растений. В 1902 г. К. Шрётер предложил название "синэкология", а в 1918 г. Г. Гамс - "фитоценология". В настоящее время в разных странах используются разные наименования: "экология" (в англоязычных странах), "фитосоциология" (или "социология растений"), "Pflanzensoziologie" (в континентальной Западной Европе), "фитоценология" (в нашей стране). С конца XIX столетия, особенно после опубликования книги Варминга, на развитие фитоценологии оказали влияние работы Дарвина, исследователи стали изучать взаимоотношения между растениями, "борьбу за существование" в растительных сообществах. Работы Варминга и Шимпера способствовали усилению экологического направления в фитоценологии.

С начала XX в. уточняются и углубляются методы изучения растительности, издаются первые методические руководства (Флёров, Федченко, 1902; Clements, 1905), программы ботанико-географических исследований (Rübel, 1922), вводится "метод площадок (квадратов)" вместо безмасштабных методов оценки участия видов в фитоценозах. Используются масштабные методы с учётом проективного покрытия или веса или полумасштабные методы оценки (шкала "покрытия-обилия" Браун-Бланке). Описания растительности сводятся в таблицы, разрабатываются методы анализа таблиц.

Наряду с маршрутными исследованиями всё шире развёртывается стационарное изучение растительных сообществ с использованием приборов для учёта факторов среды, анализ структуры и динамики растительных сообществ. Всё шире применяется метод эксперимента, в том числе для изучения взаимоотношений между растениями. Используются лабораторные методы, опыты в полевых условиях в искусственно созданных сообществах, а также опыты в природных фитоценозах, в том числе для решения прикладных вопросов. Создаётся экспериментальная фитоценология.

Одновременно шло накопление знаний по экологии и биологии (включая биофморфологию) отдельных видов растений, публиковались ценные обобщения

("Lenebgeschichte der Blütenpflanzen..." и др.). Постепенно создавалось представление о том, что каждый вид растений в процессе эволюционного становления фитоценозов (филоценогенеза), длившегося столетия и тысячелетия, занял в сообществах определённое место, в том числе в сукцессионных сериях (инициальных, серийных, климаксовых стадиях), что каждый вид своеобразен в отношении экологических, биологических и ценологических (включая средообразующие) свойств.

Начиная с сороковых годов нашего столетия, в связи с признанием значения биогеоценологического (экосистемного) подхода к изучению растительности, получило распространение комплексное стационарное изучение отдельных биогеоценозов (экосистем) учёными различных специальностей. В СССР такие исследования были организованы В.Н.Сукачевым на ряде стационаров Института леса АН СССР. Итоги этих исследований были опубликованы в книге под редакцией В.Н.Сукачева и Н.В.Дылиса "Основы лесной биогеоценологии" (1964). Этот капитальный труд оказал значительное влияние на разработку в СССР биогеоценологического подхода в фитоценологии.

В Западной Европе наиболее значительными были двадцатилетние комплексные стационарные исследования, проведённые в ФРГ под руководством Г.Элленберга (H.Ellenberg) с 1966 по 1986 г. Был организован исследовательский коллектив из 120 человек (ботаников, зоологов, специалистов по различным группам животных, микологов, микробиологов, физиологов растений, почвоведов, климатологов) - сотрудников 17 исследовательских учреждений, расположенных в 15 городах. Объектами исследований были буковый и еловый леса, луг, поле. В обобщении данных приняло участие 17 человек. Итоги исследований опубликованы в монографии "Ökosystemforschung: Ergebnisse des Solings-Projekte, 1966-1986" под редакцией Элленберга, Майера, Вагенманна в 1988 г.

Помимо этого, в ряде стран было проведено много других комплексных стационарных исследований различных экосистем. Биогеоценологический, экосистемный подход стал основой фитоценологических исследований, а во многих высших учебных заведениях - основой преподавания фитоценологии. К биогеоценологическим примыкали многочисленные исследования биоэнергетики и обмена веществ в фитоценозах.

Начиная с пятидесятых годов нашего века в СССР и за рубежом были проведены многочисленные и разнообразные исследования по изучению популяций растений для целей фитоценологии. В СССР особенно широкие исследования были проведены по изучению фитоценологических популяций (направление Работнова-Уранова). За рубежом особенно следует отметить исследования Дж.Харпера, его учеников и последователей. Их результаты были обобщены в монографии Харпера "Популяционная биология растений" (Harper, 1977).

Во второй половине XX столетия при изучении проблем фитоценологии всё шире стали применяться математические методы и моделирование. В нашей стране наибольший вклад в применение математических методов в геоботанике внёс В.И.Василевич.

В заключение приведём схему смен парадигм в фитоценологии, составленную В.В.Мазингом (1981). По мнению Мазинга, в историческом развитии геоботаники как науки можно выделить следующие четыре парадигмы: форамционную, ассоциационную, континуальную и системную. Каждая из них при своём появлении в какой-то мере отрицает предыдущую, но в определённой степени заимствует достижения предыдущего (или предпредыдущего) этапа. Современная системная парадигма требует раздельного подхода (разных способов классификации) для систем разных уровней; она находится в стадии становления, и её теоретические основы ещё не вполне ясны.

Литература *

- Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. - М.; Л., 1964. - Т.3.
- Александрова В. Д. О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове // Философские проблемы современной биологии. - М.; Л., 1965.
- Александрова В. Д. Классификация растительности. - Л.: Наука, 1969.
- Александрова В. Д. Проблема развития в геоботанике // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1982. - Т. 66, вып. 3.
- Алёхин В. В. Фитоценология (учение о растительных сообществах) и её последние успехи у нас и на Западе // Методика геоботанических исследований / В. В. Алёхин и др. - Л.; М., 1925.
- Алёхин В. В. Русские степи и методы исследования их растительного покрова // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1931. - Т. 40, вып. 3-4.
- Алёхин В. В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986.
- Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. - Л., 1972. - Т. 4.
- Браун Д. Методы исследования и учёта растительности. - М.: Изд-во иностр. лит., 1957.
- Быков Б. А. Геоботаника. - 2-е изд. - Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1957; 3-е изд. - Алма-Ата: Наука, 1978.
- Бяллович Ю. П. Биогеоценологические горизонты // Тр. Моск. о-ва испытателей природы. - М., 1960. - Т. 3.
- Вальтер Г. Растительность земного шара: В 3 т. - М.: Прогресс, 1968-1975. - Т. 1.: Тропические и субтропические зоны. - 1968; Т. 2: Леса умеренной зоны. - 1974; Т. 3: Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. - 1975.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. - М.: Баландин, 1901.
- Вернадский В. И. Биосфера: В 2 т. - Л.: Науч. хим. технич. изд-во, 1926.
- Вульф Е. В. Значение работ Александра Гумбольдта для географии растений // География растений / А. Гумбольдт. - М., 1936.
- Гризебах А. Растительность земного шара согласно её климатическому распределению. - СПб.: Общественная польза, 1874-1877.
- Гумбольдт А. География растений. - М.; Л.: ОГИЗ: Сельхозгиз, 1936.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора // Сочинения / Ч. Дарвин. - М.; Л.: 1939. - Т. 3.
- Доктуровский В. С. Растительные ассоциации в освещении шведских фитосоциологов // Методика геоботанических исследований / В. В. Алёхин и др. - Л.; М., 1925.
- Дохман Г. И. К истории понятия комплекса // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1959. - Т. 64, вып. 6.
- Дохман Г. И. Синузимальное сложение фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1963. - Т. 68, вып. 3.
- Дохман Г. И. История геоботаники в России. - М.: Наука, 1973.
- Дылис Н. В. Развитие учения об экосистемах за рубежом // Лесоведение. - 1967. - № 3.
- Ильинский А. П. Гумбольдт А. "География растений". 1939. (Рецензия) // Сов. ботаника. - 1937. - № 3.
- Ильинский А. П. Дарвин и фитогеография (к 100-летию выхода в свет Journal of Researches) // Сов. ботаника. - 1939. - № 6-7.
- Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. - Л.: Наука, 1969.
- Карпов В. Г., Лавренко Е. М. В. Н. Сукачев и его исследования в области лесной типологии и биогеоценологии // Избранные труды / В. Н. Сукачев. - Л., 1972. - Т. 1.
- Коржинский С. И. Северная граница чернозёмной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении // Тр. О-ва

* В настоящий список включены лишь наиболее важные работы, относящиеся к теме книги.

- естествоиспытателей при Казан. ун-те. - Ч. 1: Казань, 1888. - Т. 18, вып. 5; Ч. 2: Казань, 1891. - Т. 22, вып. 6.
- Корчагин А. А. Роль В. Н. Сукачева в развитии русской, советской фитоценологии // Избранные труды / В. Н. Сукачев. - Л., 1975. - Т. 3.
- Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. - Л., 1976. - Т. 5.
- Лавренко Е. М. О фитогеосфере // Вопр. географии. - М., 1949. - Сб. 15.
- Лавренко Е. М. О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган // Вопр. географии. - М., 1951. - Сб. 24.
- Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей в результате деятельности животных и растений // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. - Л., 1952. - Сер. 3: Геоботаника. - Вып. 8.
- Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. - М.; Л., 1959. - Т. 1.
- Лавренко Е. М., Дылис Н. В. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР // Бот. журн. - 1968. - Т. 53, № 2.
- Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. - М., 1966.
- Мазинг В. В. Проблемы изучения консорций // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов: Материалы II Всесоюз. сов. по пробл. изуч. консорций. - Пермь, 1976. - (Учён. зап. Перм. пед. ин-та; Т. 150).
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. - Вып. 1: Введение в биологию леса. - СПб.: Б. и., 1912.
- Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. - Херсон: Студ. комитет С.-х. техникума, 1921.
- Понятовская В. М. Учёт обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. - М.; Л., 1964. - Т. 3.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых фитоценозах // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. - Сер. 3: Геоботаника. - Л., 1950. - Вып. 6.
- Работнов Т. А. Влияние погремка (*Rhinanthus major* Ehrh.) на урожай и состав травостоя пойменного луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1959. - Т. 64, вып. 6.
- Работнов Т. А. Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов // Полевая геоботаника. - Л., 1972. - Т. 4.
- Работнов Т. А. Луговедение. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974.
- Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987.
- Работнов Т. А. К столетию разработки проблем фитоценологии в России - СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1991. - Т. 96, вып. 6.
- Работнов Т. А. Фитоценология. - 3-е изд. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992.
- Работнов Т. А., Дёмин А. П. Численность проидаточных корней как признак структуры луговых фитоценозов // ДАН СССР. - 1971. - Т. 201, № 1.
- Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. (отд. Отгиск). - Воронеж, 1925.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. - М.: Сельхозгиз, 1938.
- Раменский Л.Г. Избранные труды. Проблемы и методы изучения растительного покрова. - Л.: Наука, 1971.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. - М.: Сельхозгиз, 1956.
- Речан С. П., Малышева Т. В. Флуктуационная динамика лещиново-снытевой дубравы Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1992. - Т. 97, вып. 2.
- Родин Т. А., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. - М.; Л.: Наука, 1965.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. - М.: Высшая школа, 1962.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника / ВИНТИ. - 1972. - Т. 1.

- Сукачев В. Н. Экспериментальная фитосоциология и её задачи // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. - Л., 1925. - Т. 2.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). - 4-е изд. - М.; Л.: Книга, 1928.
- Сукачев В. Н. Идеи развития в фитоценологии // Сов. ботаника. - 1942. - № 1, 2.
- Сукачев В. Н. Проблема борьбы за существование в биогеоценологии // Вестн. Ленингр. ун-та. - 1946. - № 2.
- Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Бот. журн. - 1953. - Т. 38, № 1.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. - Т. 3: Проблемы фитоценологии. - Л.: Наука, 1975.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
- Трасс Х. Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии // Изучение растительности острова Сааремаа. - Тарту, 1964.
- Трасс Х. Х. Геоботаника. История, современные тенденции развития. - Л.: Наука, 1979.
- Уальд С. А. Влияние сорной растительности на прирост лесных насаждений // Лесоведение. - 1969. - № 1.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. - М.: Прогресс, 1980.
- Флёрв А. Ф., Федченко Б. А. Пособие к изучению растительных сообществ Средней России. - М.: Сабашниковы, 1902.
- Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений // Механизмы биологической конкуренции. - М., 1964.
- Шенников А. П. Теоретическая геоботаника за последние 20 лет // Сов. ботаника. - 1937. - № 5.
- Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биол. - 1942. - Т. 3, № 5-6.
- Шенников А. П. Географический и биологический методы в геоботанике // Бот. журн. - 1948. - Т. 33, № 1.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. - 1. Aufl. - Berlin: Springer, 1928. - 2. Aufl. - Wien: Springer, 1951. - Aufl. - Wien: Springer, 1964.
- Brokman-Jerosen H., Rübel E. Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. - Leipzig: S. I., 1912.
- Cajander A. K. Ueber waldtypen // Acta Forest. Fennica. - 1909. - Vol. 1, № 1.
- Candolle A. P. de. Essai elementaire de geographie botanique // Dictionnaire des sciences naturelles. - Paris, 1820. - Art. Geographie botanique.
- Clements F. E. Research methods in ecology. - Lincoln: Univ. Publ. Company, 1905.
- Clements F. E. Plant succession: a analysis of the development of vegetation. - Washington: Carnegie Inst. Publ. House, 1916.
- Clements F. E., Weaver J. E., Hanson H. C. Plant competition. - Washington: Carnegie Inst. Publ. House, 1929.
- Coleman W. Evolution into Ecology? The strategy of warming's ecological plant geography // J. Hist. Biol. - 1986. - Vol. 19, № 2.
- Collander R. The history of botany in Finland, 1828-1918. - Helsinki: Societas scientiarum fennica, 1965.
- Cooper W. S. Henry Chaudler Cowles // Ecology. - 1935. - Vol. 16, № 3.
- Davies H. Mole hills and pasture restoration // J. of Brit. Grass Soc. - 1966. - Vol. 21.
- Drude O. Warming E. "Plantensamfund..." // Botanische Ztschr. - 1897. - Nr. 55.
- Du Rietz G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. - Wien: Holzhausen, 1921.
- Du Rietz G. E. Life-forms of terrestrial flowering plants. - Uppsala: Akadem. Abh., 1931.

- Ellenberg H. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. II. Wiesen und Wieden und ihre standortliche Bewertung. - Stuttgart: Ulmer, 1952.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - Stuttgart: Ulmer, 1963.
- Ellenberg H., Mayer R., Schauerermann J. Ökosystemforschung Ergebnisse des Sollingprojekts, 1966-1986. - Stuttgart: Ulmer, 1986.
- Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., Wirth V., Werner W., Pauliben D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. - Göttingen, 1991. - Vol. 18.
- Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung: Ein Beitrag zur Begriffsklarung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. - Zurich, 1918. - Vol. 63.
- Gams H. Anton Kerner und Josef Roman Lorenz als Pioniere und Klassiker der Biocoenotik // Arch. für Naturschutz und Landschaftsforschung. - 1970. - Bd. 10, H. 4.
- Gleason H. A. The structure and development of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. - 1917. - Vol. 44.
- Gleason H. A. The individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. - 1926. - Vol. 53.
- Gleason H. A. The individualistic concept of the plant association // Amer. Midland naturalist. - 1939. - Vol. 21.
- Godwin H. Sir Arthur Tansley: the man and the subject // J. Ecol. - 1977. - Vol. 65.
- Grime J. R. Plant strategies and vegetation processes. - Chichester; N. Y.: Wiley, 1979.
- Harper J. Population Biology of Plants. - N. Y.: Academic Press, 1977.
- Hult R. Blekinges vegetation: ett bidrag till växtformationernas utvecklingshistoria // Meddel. Soc. fauna et flora fennia. - 1885. - Vol. 12.
- Ivessalo Y. Aimo Kaarlo Cajander - im memoriam // acta Forest. Fennica. - 1949. - Vol. 56.
- Lippmaa T. Some selected papers. - Tartu: Tartu Univ., 1992.
- Maarel E., van der. The Braun-Blanquet approach in perspective // Vegetatio. - 1975. - Vol. 30.
- Maarel E., van der. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity // Vegetatio. - 1979. - Vol. 39.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The Theory of Island Biogeography. - Princeton: Princeton Univ. Press, 1967.
- Maguire B. Henry Allan Gleason, 1882-1975 // Bull. Torrey Bot. Club. - 1975. - Vol. 102.
- McIntosh R. P. H. A. Gleason - "Individualistic Ecologist" 1882-1975. His contribution to ecological theory // Bull. Torrey Bot. Club. - 1975. - Vol. 102, № 5.
- Muller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. - N. Y. etc.: Wiley, 1974.
- Nicolson M. Henry Allan Gleason and the Individualistic Hypothesis: The structure of a botanist's career // Bot. Rev. - 1990. - Vol. 56.
- Pignatti S. Josias Braun-Blanquet. Die Lehre Braun-Blanquets gestern und heute und ihre Bedeutung für die Zukunft // Phytocoenologia. - 1981. - Vol. 9, Nr. 4.
- Rübel E. Pflanzengesellschaften der Erde. - Bern: Huber, 1930.
- Rübel E. Über die Entwicklung der Gesellschaftsmorphologie // J. Ecol. - 1920. - Vol. 8.
- Schimper A. F. D. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. - Jena: Fischer, 1898.
- Schneider U., Kahi H. Samenbank und Vegetationsaufnahmen ostmediterräner Theorophytenfloren im Vorylich // Flora. - 1987. - Vol. 179, № 5.
- Sheal J. Seventy five years in Ecology. - Oxford etc.: Ed. of The Brit. Ecol. Soc., 1987.
- Tansley A. G. Charles Edward Moss // J. Ecol. - 1931. - Vol. 19.
- Tansley A. G. Carl Schröter // J. Ecol. - 1939. - Vol. 27.
- Tansley A. G. Frederic Edward Clements, 1874-1945 // J. Ecol. - 1947. - Vol. 34.
- Titus J. H. Seed bank of a hard wood floodplain in Florida // Castanea. - 1991. - Vol. 56, № 2.
- Walter H., Breckle S.-W. Ökologie der Erde. - Bd. 2: Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. - Stuttgart: Fischer, 1984. - Bd. 4: Spezielle Ökologie der Gemässigten und Arktischen Zonen ausserhalb Euro-Nordasiens. - Stuttgart: Fischer, 1991.
- Watt A. S. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration // J. Ecol. - 1923. - Vol. 11, № 1.

- Weaver J. E., Clements F. E. Plant ecology: In 2 pt. - N. Y.; L.: McGraw-Hill, 1929-1938.
- Westhoff V., Maarel E., van der. The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation science. - Hague, 1973. - Part 7.
- Whittaker R. H. Classification of natural communities // Bot. Rev. - 1962. - Vol. 28, № 1.
- Whittaker R. H. Gradient analysis of vegetation // Bot. Rev. - 1967. - Vol. 42.
- Williams C. H., Simpson J. R. Some effects of cultivation and water logging on the availability of phosphorus in pasture soil // Austral. J. of Agr. Research. - 1965. - Vol. 16.

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Предисловие редактора.</i>	3
Предисловие.	4
Начальный период разработки основ фитоценологии.	4
Начальный период формирования фитоценологии.	6
Влияние Дарвина на развитие фитоценологии.	9
Фитоценологические школы в Западной Европе.	17
Развитие фитоценологии в США и Англии.	23
Работы Каяндера.	31
Развитие фитоценологии в России.	33
Изучение некоторых проблем фитоценологии в двадцатом столетии.	42
Исследования в области биогеоценологии и учения об экосистемах.	42
Разработка учения о консорциях.	46
Об аут- и синэкологических оптимумах и ареалах.	47
Изучение ценотического значения отдельных компонентов растительных сообществ.	48
Изучение жизненных форм растений.	52
Изучение экологических и биологических свойств растений.	55
Изучение взаимоотношений между растениями.	59
Изучение аллелопатии.	63
Установление флористического состава растительных сообществ.	65
Определение участия видов в фитоценозах.	67
Изучение внутриценозных структурных образований.	73
Изучение фитоценологических популяций.	74
Изучение содержания в почве жизнеспособных диаспор.	75
Изучение синузий.	76
Изучение ярусности фитоценозов.	79
Изучение мозаичности фитоценозов.	82
Изучение сезонной изменчивости фитоценозов.	83
Изучение разногодичной изменчивости (флуктуаций).	87
Изучение продуктивности фитоценозов.	88
Изучение сукцессий.	89
Заключение.	91
Литература.	94

Тихон Александрович РАБОТНОВ
ИСТОРИЯ ФИТОЦЕНОЛОГИИ
Учебное пособие

Редактор к.б.н. *А.В.Щербаков*
Корректор *А.И.Киселёва*
Компьютерная вёрстка *А.А.Маслов*
Компьютерный набор *Г.Т.Давлетишина*

Изд. лицензия ЛР № 061591 от 07.09.1992
Подписано в печать 06.11.1995. Формат 60 x 84 1/16.
Бумага тип. № 1. Гарнитура "Таймс". Ротапринт.
Усл. печ. л. 10.0. Тираж 1000 экз. Заказ

Издательство "АРГУС"
127018, Россия, Москва, Октябрьский пер., д.32.
Тел. 289-25-92.