

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
«КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ им. В.П. Астафьева»

ОСНОВЫ ГЕОБОТАНИКИ

Учебное пособие

Электронное издание

КРАСНОЯРСК
2015

ББК 28.58
О 75

Рецензенты:

Доктор биологических наук, профессор

Е.М. Антипова

Кандидат биологических наук, доцент

Н.В. Степанов

О 75 Основы геоботаники: учебное пособие / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева; сост. Н.Н. Тупицына / [Электронный ресурс] / Электрон. дан. / Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. – Красноярск, 2015. – Систем. требования: PC не ниже класса Pentium I ADM, Intel от 600 MHz, 100 Мб HDD, 128 Мб RAM; Windows, Linux; Adobe Acrobat Reader. – Загл. с экрана.

ISBN 978-5-85981-906-5

Включает теоретический материал по основам науки о растительности как междисциплинарном комплексе из нескольких наук, исследующих отношения растений и условий среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до крупных фитоценозов. Рассматриваются вопросы строения, динамики и классификации растительных сообществ.

Предназначено для студентов, изучающих курс по выбору «Основы ландшафтоведения и геоботаники».

ББК 28.58

Издается при финансовой поддержке проекта № 12/12 «Инновационный подход в профессиональной подготовке педагогических кадров по предметам естественнонаучного цикла» Программы стратегического развития КГПУ им. В.П. Астафьева на 2012–2016 годы.

ISBN 978-5-85981-906-5

© Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева, 2015

© Тупицына Н.Н., 2015

Предисловие

Основы геоботаники – это основы науки о растительности, междисциплинарный комплекс, включающий несколько наук, исследующих отношения растений и условий среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до крупных фитохорий. В целом по объему он соответствует *геоботанике* (греч. *gō* земля + *botanē* растение) – науке о растительных сообществах, их составе, структуре, взаимосвязях компонентов, динамике в пространстве и времени на поверхности Земли. Термин «геоботаника» введен в 1866 г. одновременно и независимо русским ботаником и почвоведом Ф.И. Рупрехтом и австрийским ботаником Г. Гризебахом.

До середины 90-х гг. российские ученые, следуя традиции, называли экологическую ботанику *фитоценологией* (греч. *phyton* – растение + *koinos* общий + *logos* – слово, учение) – один из разделов геоботаники, изучающий особенности строения, динамику и классификацию растительных сообществ, или *фитоценозов*. Специалисты полагают, что сегодня объем знаний об экологической ботанике настолько возрос, что выходит за рамки науки о растительных сообществах.

Освоение науки о растительных сообществах (о *растительности*) позволяет студентам, с одной стороны, сформировать целостное представление о закономерностях отношений растений и условий среды на уровнях от организма до крупных фитохорий, а с другой – изучить экологию как науку об экосистемах. Поскольку условия среды и гетеротрофные компоненты не входят в состав растительных сообществ и растительности в целом, но определяют их, рассматривать растительность в отрыве от этих компонентов экосистем невозможно. По существу, наука о растительности – это вариант экологии с акцентом на роли и особен-

ностях состава, структуры и функции автотрофного компонента экосистемы. Гетеротрофная биота и условия среды, не являясь признаками растительности, постоянно сопутствуют им.

При составлении пособия привлечены труды ведущих отечественных и зарубежных ученых. В библиографическом списке указаны источники на русском языке. Примеры разнообразных классификаций, систем, сукцессий взяты из работы Е.П. Прокофьева (2003).

ГЛАВА 1.

РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ)

1.1. Растительное сообщество и растительный покров

Существует два подхода в определении растительного покрова. В последние десятилетия некоторые ботаники предлагают понимать растительный покров как систему, состоящую из двух взаимосвязанных подсистем – *флоры* и *растительности*.

Флора – исторически сложившаяся совокупность видов растений на определенном географическом пространстве, связанная с его природными условиями, геологическим прошлым и находящаяся в более или менее устойчивых отношениях с флорой других участков земной поверхности. Каждое растение входит в состав растительного сообщества – фитоценоза.

Растительность – совокупность растительных сообществ, населяющих определенную территорию. Так, например, совокупность растительных сообществ на территории Средне-Сибирского проскогорья образует растительный покров Средне-Сибирского проскогорья. Совокупность растительных сообществ всей Земли образует ее растительный покров, для обозначения которого нередко используется также термин *фитосфера*. Можно выделять растительный покров и административных единиц – растительность Красноярского края, Республики Хакасия и т.п. С такой точки зрения термины *растительность* и *растительный покров* обозначают разные понятия: растительность как сово-

купность растительных сообществ той или иной территории представляет собой лишь часть понятия растительного покрова, другую часть которого составляет флора.

С точки зрения второго подхода растительностью, или растительным покровом, называют только совокупность растительных сообществ.

Растительное сообщество, или фитоценоз, – совокупность растений (автотрофных организмов) на экологически однородном участке территории, находящаяся в состоянии взаимозависимости и характеризующаяся как определенным составом и строением, так и определенными взаимоотношениями со средой (Сукачев, 1934). Фитоценоз представляет собой конкретную группировку растений на всем протяжении занимаемого ею пространства, относительно однородную по внешности, флористическому составу, строению, по условиям существования и характеризующуюся относительно одинаковой системой взаимоотношений между растениями и растений со средой обитания (Шенников, 1964). Примерами конкретных сообществ являются участок соснового леса с багульниково-сфагновым напочвенным покровом на торфянисто-глеевой песчаной почве, участок осоково-канареечника луга на аллювиальной дерново-глеевой суглинистой почве и т.д.

Фитоценоз – наиболее существенная часть любой экологической системы, поскольку растения играют важнейшую роль в фиксации солнечной энергии.

Иногда под фитоценозом понимают группировку одних только макрофитных автотрофных растений, выделяя население микроорганизмов и грибов в самостоятельные сообщества – *микробоценоз* и *микоценоз*. В западно-европейской фитоценологии принято еще более узкое понимание фитоценоза, так как в качестве самостоятельных сообществ выделяются сообщества мхов (*бриоценозы*), лишайников (*лихеноценозы*), водорослей (*альгоценозы*).

Фитоценоз может рассматриваться как совокупность всех автотрофных организмов, включая представителей царства растений и фотосинтезирующих прокариотов, представленных, цианеями. Такая трактовка растительного сообщества целесообразна при экосистемных исследованиях, когда в особый блок выделяются все автотрофные организмы.

Однако при изучении фитоценоза как самостоятельного объекта нередко его рассматривают, включая бактерии, все отделы водорослей, грибы, лишайники и высшие растения.

По происхождению растительные сообщества делят на естественные, возникшие под влиянием естественных факторов, и искусственные, созданные человеком. Учитывая, что многие естественные сообщества испытывают то или иное влияние человека, В. Вестхофф различает следующие категории растительных сообществ: натуральные – естественные; квазинатуральные – почти естественные; семинатуральные – полустественные; культивированные – искусственные. Искусственные фитоценозы, созданные человеком в результате возделывания сельскохозяйственных культур, получили название *агроценозов*.

1.2. Фитоценоз как фитоценотическая система

Растительное сообщество, состоящее из многих видов представленных обычно более или менее значительным числом особей, находящихся во взаимодействии друг с другом и со средой, является *фитоценотической системой*, которая относится к категории материальных, открытых экологических, динамических систем, обладающих вероятностным механизмом саморегуляции и определенным уровнем организованности и целостности.

Растительное сообщество представляет собой систему, которая состоит из различных структурных и функциональных компонентов – ценопопуляций, микрогруппировок, це-

ноячек, синузий и т.д. Однако основными элементами фитоценотической системы являются особи, а основными системообразующими связями выступают топические отношения растений, т. е. связи ценопопуляций со средой, а также трофические связи автотрофных и гетеротрофных организмов. Кроме «индивидуальных» отношений между растениями в сообществе существуют еще «коллективные» отношения между ценоячейками и синузиями.

С другой стороны, фитоценоз выступает в качестве подсистемы в более интегрированных экологических системах. Так, фитоценоз вместе с животным населением составляет *биоценоз*, а комплекс фитоценоза (совокупности автотрофных организмов), гетеротрофных организмов и среды образует *биогеоценоз*. При этом все компоненты биогеоценоза связаны между собой обменом вещества и энергии в единую экологическую систему – *экосистему* (рис. 1), в которой фитоценоз может быть выделен лишь условно, так как многие фитоценотические связи не замыкаются в его пределах.

Таким образом, как компонент биогеоценоза растительное сообщество, или фитоценоз, это – условно выделенная из биоценоза, открытая биологическая система, представляющая существенную часть (в материальном и энергетическом отношении) более сложной биокосной системы – биогеоценоза, состоящей из растений, главным образом автотрофных (фототрофов), находящихся в сложных взаимоотношениях друг с другом, с другими биоконпонентами и со средой, осуществляющей в результате жизнедеятельности своих автотрофных компонентов фиксацию солнечной энергии и при участии других организмов ее трансформацию и биологический круговорот веществ, а также фиксацию молекулярного азота и обладающей определенным составом и более или менее гомогенной или гомогенно-мозаичной структурой в пределах занимаемого ею пространства.

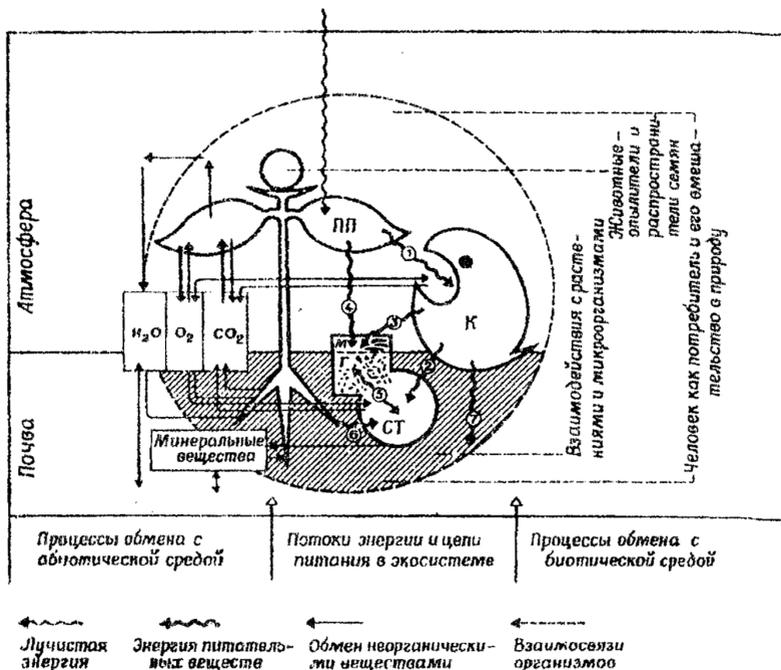


Рис. 1. Состав компонентов и поток энергии и вещества в наземной экосистеме (по: Лархер, 1978). Компоненты экосистемы:

ПП – первичные продуценты; К – консументы; Р – редуценты; МГ – мертвые органические остатки, Г – гумус; МВ – минеральные вещества. Поток энергии и пищевые цепи: СР – солнечная радиация; 1 – поедание животными и паразитами; 2 – органические выделения животных и микроорганизмов; 3 – трупы животных и микроорганизмов; 4 – пад первичных продуцентов; 5 – разложение органических остатков; 6 – органические выделения растений; 7 – потеря органического вещества экосистемой. Транспорт неорганических веществ: вода, кислород углекислый газ, минеральные вещества

Кроме того, возможно территориальное объединение растительных сообществ в более сложные гетерогенные фитоценоотические системы – микрофитоценохоры, мезофитоценохоры, макрофитоценохоры, геоботанические районы и т.д. Элементами гетерогенных территориальных еди-

ниц растительности как фитоценологических систем являются отдельные фитоценозы, а главными системообразующими факторами – факторы физико-географической среды, например климат, рельеф, почвы и т.д.

1.3. Концепция континуума

Растительный покров любой местности, как отмечалось выше, визуально расчленяется на отдельные однородные по видовому составу и строению элементарные участки, называемые растительными сообществами, или фитоценозами. На первый взгляд подобные формы растительного покрова могут восприниматься как вполне *дискретные*, т. е. обособленные друг от друга, единицы. На ранних этапах развития фитоценологии такой подход был целесообразен и даже необходим, так как позволял ориентироваться в многообразии неизученного растительного покрова. Так, в основе этого направления лежит признание положения о том, что в самом растительном покрове содержатся вполне дискретные единицы, каковыми являются реально существующие в природе растительные сообщества и что фитоценоз является основным объектом науки о растительности.

Но уже в начале XX столетия был высказан совершенно другой взгляд на природу растительности, рассматривающий ее как явление непрерывное, считающий, что в растительном покрове не существует естественных, обособленных друг от друга единиц. Они могут быть выделены лишь искусственно. Такая точка зрения была высказана независимо друг от друга рядом исследователей как в России, так и за рубежом. Идея непрерывности растительного покрова оформлялась постепенно. Сначала было выявлено отсутствие резких границ между растительными сообществами, затем установлено наличие переходных зон между ними, и, наконец, встал вопрос о *непрерывности растительности* вообще.

Учение о непрерывности растительности базируется на следующих трех основных положениях:

– каждый вид растений индивидуален по своим требованиям к среде, имеет специфическую экологическую амплитуду по каждому экологическому фактору, не совпадающую с амплитудами других видов;

– по градиентам факторов виды распределяются равномерно, поэтому экологических групп растений не существуют в природе;

– среда изменяется постепенно, как в пространстве, так и во времени.

В связи с экологической индивидуальностью видов, равномерным распределением их по градиентам факторов и постепенным изменением среды переход от одной комбинации ценопопуляций к другой их комбинации совершается постепенно и непрерывно как в пространстве, так и во времени: одни виды постепенно уменьшают свое обилие и, наконец, исчезают, а другие появляются и постепенно увеличивают свое участие. Такая картина постепенного изменения растительности в пространстве получила название *пространственного*, или *топографического, континуума*, а постепенное изменение во времени стали называть *временным континуумом*.

Естественная растительность действительно проявляет свойство непрерывности, но эта непрерывность не абсолютна, а относительна. В то же время она обладает свойством дискретности – прерывистости, которая также не абсолютна, а относительна. Таким образом, растительности присущи одновременно оба свойства – дискретность и непрерывность, которые не исключают друг друга.

В растительном покрове встречаются разнообразные варианты: от четкого разграничения растительности на вполне обособленные фитоценозы до явной непрерыв-

ности на так называемых *клинальных участках* с постепенным изменением состава и строения. При этом крайние варианты представлены в природе сравнительно редко, являясь исключением из правила. Чаще всего встречаются промежуточные формы, когда отдельные фитоценозы отличаются друг от друга достаточно четко, но разграничиваются полосами переходного характера. Так, например, осоковый луг межгривной ложбины и корневищно-злаковый луг, расположенный на вершине пойменной гривы, резко отличаются друг от друга как два разных фитоценоза. Однако они разделяются достаточно выраженной переходной полосой на склоне гривы, где травостой образован совместно произрастающими осокой и злаками. Подобные переходные полосы называют *эктонами*.

Дискретность естественного растительного покрова обуславливается следующими причинами.

Во-первых, условия среды изменяются в пространстве не всегда постепенно. Встречаются и достаточно резкие переходы, влияющие на обособление фитоценозов. Например, на берегах водоемов, у нижней кромки осыпей, у подножия крупных скал и т.п.

Во-вторых, даже при непрерывном изменении косвенно действующих факторов могут наблюдаться переломные пункты прямодействующих экологических режимов.

В-третьих, различные *эдификаторы* формируют неодинаковую *фитосреду* и тем самым усиливают неоднородность условий существования растений и также способствуют обособлению фитоценозов.

К причинам дискретности (квантованности) растительности также относят: катастрофические воздействия на среду и растительный покров природных факторов, деятельность животных и деятельность человека.

Таким образом, растительность обладает свойствами дискретности и непрерывности, поэтому выделяются реаль-

но существующие относительно однородные участки, называемые растительными сообществами, или фитоценозами, которые, однако, не отличаются четкой обособленностью друг от друга, что затрудняет установление границ между ними и делает эти границы в известной мере условными.

1.4. Факторы организации растительных сообществ

Виды в фитоценозе ассоциированы под влиянием определенных факторов, и в разных фитоценозах вклад этих факторов различен. При широком (полимодельном) понимании природы растительного сообщества взаимные отношения между растениями рассматриваются как один из факторов организации видовых сообществ, роль которого различается в зависимости от типа сообщества.

Фитоценоз автономен условно и является органичной частью экосистемы, на взаимоотношения растений влияют гетеротрофные компоненты-«посредники»: животные, грибы или растения-гетеротрофы из числа паразитов и полупаразитов. На эти взаимоотношения может влиять и хозяйственная деятельность человека. Поэтому рассмотрим факторы, которые могут участвовать в организации сообществ.

Классификация факторов среды. Экологические факторы делятся на *абиотические*, т. е. факторы неорганической, или неживой, природы и *биотические*, порожденные жизнедеятельностью организмов.

Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется *экотопом* – это «ниша фитоценоза в ландшафте», его местообитание. Экотоп объединяет занимаемое фитоценозом пространство и ресурсы, используемые для производства биологической продукции. При любой модели организации фитоценоза экотоп является ведущим фактором, хотя он может быть в значительной мере трансформирован биотическими влияниями или нарушени-

ями. Однако даже самая сильная трансформация экотопа, например, сфагновыми мхами, также имеет границы, определенные факторами абиотической среды. Основной ареал сфагновых болот совпадает с ареалом биома тайги, а их южные форпосты на равнине лежат в лесостепной зоне. Эври-топные R-стратеги, которые формируют сообщества при активных нарушениях, также имеют пределы распространения на климатических градиентах, и их нет ни в зоне пустынь, ни в тундре.

К абиотическим факторам относятся:

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

– *эдафические*, или почвенно-грунтовые, – гранулометрический и химический состав почвы, ее водный и температурный режимы;

– *топографические* – условия рельефа.

Климатические и эдафические факторы во многом определяются географическим положением экотопа: его удаленностью от экватора и от океана и высотой над уровнем моря.

Прямые экологические факторы непосредственно влияют на растения. Примеры прямых факторов: увлажнение, температура, богатство почвы элементами минерального питания и др.

Косвенные экологические факторы действуют на растения опосредствованно – через прямые факторы среды. Примеры косвенных факторов: географическая широта и удаленность от океана, рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), гранулометрический состав почвы. С подъемом в горы изменяется климат (количество осадков и температурный режим); экспозиция и крутизна склона влияют на интенсивность прогревания поверхности почвы и режим ее увлажнения и т.д.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называется *комплексным градиентом*. Нет эко-

логических факторов, которые бы не объединялись в комплексные градиенты. Комплексные градиенты, как правило, формируются косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря или географической широте. В комплексные градиенты могут объединяться и прямодействующие экологические факторы. Например, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах – и их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы.

Изменение увлажнения влияет на биохимические процессы в почве и активность различных групп микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества. Изменение температуры почвы также может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований.

Комплексные градиенты, которые в большей степени, чем другие, влияют на состав и структуру фитоценозов, называются *ведущими*. В состав ведущих комплексных градиентов всегда входят *лимитирующие* факторы среды, т. е. факторы, которые находятся в максимуме или минимуме и потому сильнее прочих влияют на распределение и развитие растений.

Так, в тундровой зоне основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, так как влаги там достаточно, а обеспеченность элементами минерального питания также зависит от тепла: чем теплее субстраты, тем активнее идут в них процессы образования гумуса и его минерализации, а потому меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

В зоне тайги лимитирующим фактором в составе ведущего комплексного градиента является обеспеченность почв элементами минерального питания. Почвы, образу-

щиеся на карбонатных породах, богатых кальцием и другими элементами минерального питания, позволяют формироваться очень продуктивным сообществам. Однако в условиях тайги возрастает роль второго ведущего комплексного градиента, связанного с увлажнением.

В лесостепной и степной зонах ведущий комплексный градиент объединяет экологические факторы, связанные с увлажнением почв, так как в этих зонах (черноземы) они богаты элементами минерального питания. На этот комплексный градиент может накладываться влияние выпаса или засоление почв.

Вся совокупность биотических факторов называется *биотопом*. Биотические факторы являются следствием взаимоотношений организмов. Факторы, связанные с влиянием человека, выделяются в группу *антропогенных факторов*.

1.5. Взаимоотношения растений в сообществах

Первые высказывания о влиянии растений друг на друга при совместном их произрастании содержатся в трудах древнегреческих философов. Однако лишь в начале XIX в. это положение было сформулировано А. Гумбольдтом и О.П. Декандалем и легло в основу понимания растительного сообщества.

Наличие взаимоотношений растений является одним из важнейших признаков сложившегося фитоценоза, который определяет многие другие его свойства и признаки, такие, например, как состав и структура, биологический круговорот веществ, воздействие на среду и т.д. Даже в пустынных и других разреженных сообществах, где взаимодействие растений сильно ослаблено, оно все равно проявляется в отдельных точках.

Изучение взаимоотношений растений в фитоценозах возможно при постановке эксперимента, позволяющего изо-

лизовать отношения изучаемых видов; при вычленении отношений изучаемых видов из всего комплекса взаимовлияний растений в растительном сообществе путем математической обработки данных.

Первый подход начал применяться в фитоценологии уже давно, прежде всего в форме выращивания изучаемых видов в искусственных посевах или посадках, а в последние десятилетия реализуется путем проведения полевых и лабораторных экспериментов. Математические методы анализа взаимных влияний растений стали использоваться значительно позже, но в последнее время получили весьма широкое распространение. В настоящее время часто совмещаются оба эти подхода.

Термин «взаимодействия» обычно понимают широко, обозначая им не только взаимные влияния одних растений на другие, но и односторонние воздействия. При узком понимании растительного сообщества как совокупности одних, только автотрофных организмов к фитоценологическим отношениям причисляют взаимодействия организмов одного трофического уровня, осуществляющиеся главным образом через изменение ими среды. Однако крайне важно учитывать также взаимосвязь высших автотрофных растений с некоторыми гетеротрофными организмами (паразитами, симбионтами), оказывающими большое влияние на состояние высших растений, которые выступают вместе с гетеротрофами как единое целое, как *квазиорганизмы*, или *конфасции*.

Взаимоотношения растений в сообществах чрезвычайно многообразны. Уже О. Декандоль различал следующие формы влияния растений друг на друга: давление, затенение, корневая конкуренция, влияние корневых выделений и отмерших остатков, влияние через подземные органы. Позднее появились более совершенные классифика-

ции, приведем одну из наиболее популярных – классификацию В.Н. Сукачева (1954), основанную на учете механизмов и каналов взаимовлияний растений (рис. 2).

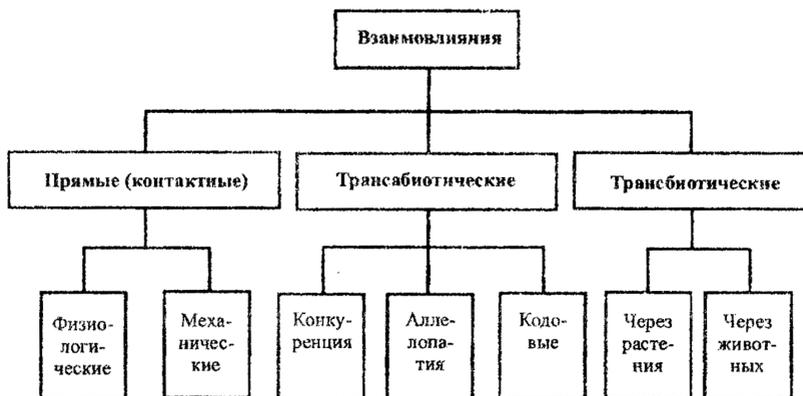


Рис. 2. Схема взаимоотношений растений в фитоценозе (по: Сукачев, 1954)

1.5.1. Прямые (контактные) взаимоотношения растений. К данной группе относят непосредственные взаимовлияния, возникающие при соприкосновении растений друг с другом, при срастании их или проникновении одного растительного организма в тело другого.

Физиологические взаимоотношения растений. Относятся к взаимосвязи, сопровождающиеся физиологическим обменом веществами и энергией между растениями и другими группами организмов. Они представлены тремя типами взаимоотношений: паразитизмом, симбиозом и взаимоотношениями растений при срастании их корней.

Паразитизм – это тип взаимоотношений между организмами, при котором один из них (паразит) живет за счет другого (растения-хозяина), используя его как место обитания и как источник вещества и энергии. Растение-хозяин при этом угнетается из-за потери части вещества, а иногда также

вследствие выделения паразитом токсических продуктов обмена. Различают несколько разновидностей паразитов.

По степени паразитизма:

– *голопаразиты* (настоящие паразиты) полностью живут за счет растения-хозяина, являясь гетеротрофами, они не могут осуществлять фотосинтез и все необходимые им питательные вещества получают от растения-хозяина.

– *полупаразиты* – сами производят органические вещества в процессе фотосинтеза, а от растения-хозяина получают главным образом воду и элементы минерального питания.

По времени паразитизма:

– *облигатные* (обязательные) паразиты всегда ведут паразитический образ жизни.

– *факультативные* (необязательные) паразиты ведут паразитический образ жизни только в определенных условиях существования.

По форме контакта с хозяином:

– *эктопаразиты* – внешние, наружные паразиты, у которых большая часть тела находится вне хозяина и лишь органы питания (присоски, или *гаустории*) внедряются во внутренние ткани и вступают в физиологический контакт с живыми клетками растения-хозяина.

– *эндопаразиты* – внутренние паразиты, у которых все или почти все тело паразита, за исключением выступающих наружу органов размножения, погружено в живую ткань растения-хозяина.

Среди высших растений паразиты характерны в основном для цветковых растений. До сих пор паразиты не обнаружены или крайне редко встречаются среди мхов, папоротниковидных и голосеменных. Высшие растения-паразиты представлены как голопаразитами, так и полупаразитами; как облигатными, так и факультативными формами. К насто-

ящему времени в мировой флоре цветковых растений выявлено более 570 видов голопаразитов и около 2 500 видов полупаразитов. Цветковые голопаразиты относятся к 8 семействам и 50 родам. Наиболее богаты голопаразитами такие семейства, как заразиховые (*Orobanchaceae*) – 160 видов, баланофоровые (*Balanophoraceae*) – 100 видов, повиликовые (*Cuscutaceae*) – 180 видов, раффлезиевые (*Rafflesiaceae*) – 50 видов. Во флоре умеренных широт эта группа паразитов представлена в основном видами двух родов – заразихи (*Orobanche*) и повилики (*Cuscuta*). Цветковые полупаразиты принадлежат к 11 семействам и 83 родам. Наиболее богаты полупаразитами семейства ремнецветные (*Loranthaceae*) – около 1 000 видов, норичниковые (*Scrophulariaceae*) – около 500 видов, санталовые (*Santalaceae*) – 430 видов. Во флоре умеренных широт данная группа паразитов представлена в основном норичниковыми – видами погремка (*Rhinanthus*), мытника (*Pedicularis*), марьяника (*Melampyrum*), зубчатки (*Odontites*).

Степень поражения растений фитопаразитами зависит от целого ряда факторов:

1) анатомо-морфологических и биохимических особенностей растения-хозяина, поэтому растения разных систематических групп поражаются неодинаково;

2) условий местообитаний: на сильно засоленных и переувлажненных почвах растения почти не поражаются;

3) жизненного состояния особей каждой конкретной ценопопуляции: ослабленные ценопопуляции поражаются сильнее, чем вполне здоровые, процветающие;

4) наличия или отсутствия сопряженности развития паразита и хозяина.

При наличии сопряженности развития степень поражения будет меньше, так как у растения-хозяина успевают сформироваться механизмы защиты от вредного влияния

паразита. При несопряженном (раздельном) развитии паразита и хозяина у последнего обычно отсутствуют механизмы защиты против паразита, потому он сильнее поражается. Поэтому дикорастущие виды местной флоры поражаются паразитами слабее, чем культурные и завезенные из других регионов растения. Так, например, под влиянием грибных паразитов урожай снижается на естественных пастбищах на 6 %, в посевах люцерны – на 18 %, а в посевах красного клевера – на 35 %. Еще более показателен пример практически полного уничтожения в первой половине XX столетия зубчатого каштана (*Castanea dentata*), ранее широко распространенного в широколиственных лесах США, случайно завезенным в 1904 г. из Китая грибом *Endothia parasitica*.

Против паразитов грибов и бактерий у растений-хозяев выработались специальные механизмы защиты: выделение фунгицидных и бактерицидных веществ, губительно влияющих на грибных и бактериальных паразитов; образование покровных тканей, затрудняющих проникновение паразита внутрь; особенности биохимического состава и обмена веществ в клетках растения-хозяина, оказывающие неблагоприятное влияние на проникшего внутрь паразита вплоть до его уничтожения. Однако, несмотря на эти механизмы защиты, паразиты способны сильно поражать высшие растения, вызывая у них болезни, ведущие к ослаблению, а иногда и гибели растений-хозяев. Особенно широко распространены заболевания, обусловленные патогенными грибами (ржавчинными, головневыми, мучнисто-росяными), среди которых к настоящему времени выявлено около 6 000 видов.

Цветковые голопаразиты, как правило, не причиняют такого большого вреда растениям-хозяевам, что связано прежде всего с их нешироким распространением. Только в случае интродукции и акклиматизации растений последние могут в массе уничтожаться цветковыми голопаразита-

ми. Так, например, обстоит дело при интродукции подсолнечника из Америки в Европу, где он стал сильно поражаться одним из местных видов заразихи, названной впоследствии заразихой подсолнечной (*Orohanche cumatia*), которая ранее паразитировала на нескольких видах полыни, не принося им существенного вреда.

Цветковые полупаразиты влияют на растение-хозяина еще слабее. Тем не менее при значительной их численности, что наблюдается нередко, они могут сильно ослаблять целопопуляцни поражаемых растений и заметно снижать продуктивность фитоценозов. Например, при массовом разрастании на подмосковных лугах погремков урожайность травостоя снижается на 20–25 %.

Симбиоз – это тип взаимоотношения организмов, при которых один или оба организма получают выгоду. Симбиоз обычно возникает между высшими растениями и другими группами организмов, хотя в природе известен уникальный случай симбиоза между грибами и водорослями и цианеями, приведший к возникновению новых организмов – лишайников. В зависимости от групп низших растений, с которыми высшие растения вступают в симбиоз, различают два типа симбиоза: микосимбиотрофию и бактериосимбиотрофию.

Микосимбиотрофия – это симбиоз высших растений (*микосимбиотрофов*) с грибами. Грибы поселяются на корнях микосимбиотрофов, образуя так называемую *микоризу*. Микосимбиотрофия очень широко распространена в природе. Она встречается во всех широтных зонах и горных поясах, во всех фитоценозах наземных типов растительности. Микориза обнаружена примерно у 80 % видов сосудистых растений. Среди голосеменных все имеют микоризу, среди покрытосеменных она встречается у 77–81 % видов, в группе сосудистых споровых СНГ – у 60 %, а среди папоротни-

ковидных Британских островов – у 79 % видов, у моховидных она встречается крайне редко.

Таким образом, микосимбиотрофия характерна прежде всего для семенных растений. Вместе с тем у некоторых семейств покрытосеменных микориза до сих пор не обнаружена или очень слабо представлена, например у крестоцветных (*Brassicaceae*), маковых (*Papaveraceae*), гвоздиковых (*Caryophyllaceae*), маревых (*Chenopodiaceae*), осокowych (*Cypripogonaceae*), ситниковых (*Juncaceae*), рдестовых (*Potamogetonaceae*), рогозовых (*Typhaceae*), что связано, по-видимому, с особенностями химизма данных растений. Кроме того, микориза отсутствует у цветковых голопаразитов, полупаразитов и насекомоядных растений.

Участие микосимбиотрофов во флоре возрастает от тундровой зоны к южной тайге. Широко распространена микосимбиотрофия также среди степных, горно-лесных и горно-луговых растений, заметно ослабевая в пустынях, а также в субнивальном и в особенности нивальном горных поясах. Наиболее благоприятны для развития микоризы условия умеренно увлажненных и хорошо аэрируемых почв, поэтому достаточно много их среди мезофитов и ксерофитов; в группе субгидрофитов процент микоризных растений резко падает, а среди типичных водных растений микориза отсутствует совсем.

Различают четыре основные формы микоризы: эктомикоризу, везикулярно-арбускулярную эндомикоризу, эрикоидную микоризу и микоризу орхидных.

При *эктомикоризе* гифы гриба образуют сплошное сплетение (чехол) на поверхности окончаний молодых корешков, а отростки гиф проникают с одной стороны в межклетники наружной части коры корня, разветвляясь в них и образуя так называемую сеть Гартинга, с другой стороны – в почву. Корневые волоски при этом отмирают, а их

функцию выполняет мицелий гриба, у которого общая длина гифов может превышать длину корней микосимбиотрофного растения в 105 раз.

Эктомикориза обнаружена примерно у 5 000 видов мировой флоры, что составляет около 10 % всех микосимбиотрофных растений. В основном это деревянистые растения из семейств сосновые (*Pinaceae*), березовые (*Betulaceae*), буковые (*Fagaceae*), ивовые (*Salicaceae*) и некоторых тропических семейств. Данную форму микоризы образуют около 5 000 видов грибов из родов *Boletus*, *Russula*, *Lactaria*, *Amanita* и др., включая многие виды съедобных, таких, например, как белый гриб, подберезовик, подосиновик, рыжик, белый груздь и др.

Специфичность выбора грибами видов микосимбиотрофных растений проявляется не очень строго. Часто на одном виде растения микоризу образуют разные грибы, и наоборот, один и тот же гриб может формировать микоризу у нескольких видов микосимбиотрофов.

При *везикулярно-арбускулярной* *эндомикоризе* гифы гриба проникают в клетки коры корня, образуя там вздутия (везикулы) и древовидные разветвления (арбускулы), которые существуют 10–15 дней, а затем разрушаются, их содержимое переходит в протоплазму клеток. Корневые волоски у высших растений обычно сохраняются, от корня отходят многочисленные гифы микоризного гриба, которые вместе с корневыми волосками поглощают из почвы воду и элементы минерального питания. Везикулярно-арбускулярная *эндомикориза* распространена гораздо шире *эктомикоризы*, обнаруживается примерно у 225 000 видов, что составляет более 80 % общего количества микосимбиотрофов. Она характерна для большинства видов травянистых растений, многих кустарников и полукустарников, а также некоторых древесных, особенно тропических лесов. В микори-

зу вступают чаще всего виды родов, относящихся к семейству *Endogonaceae*, не проявляющих специфичности к видам высших растений.

Ерикоидная микориза формируется сумчатым грибом *Pezizella ericae* и видами (около 2 000) семейства вересковых (*Ericaceae*), представителями таких родов, как брусника (*Vaccinium*), вереск (*Calluna*), багульник (*Ledum*), водяника (*Empetrum*) и др., обитающими на кислых, бедных элементами минерального питания, но богатых мертвым органическим веществом почвах тундровых, хвойно-лесных, верещатниковых и болотных экосистем. Гриб проникает внутрь клеток коры корня и образует там мицелий, который со временем подвергается лизису. На поверхности корешков растений мицелиальный чехол обычно отсутствует, но формируется хорошо развитая система разветвленных внешних гиф.

Микоризу орхидных образуют сапротрофные грибы в основном из рода *Rhizoctonium*, способные «перерабатывать» целлюлозу и лигнин мертвых органических веществ почвы и обеспечивать добытой таким способом энергией связанных с ними симбиотрофных орхидных, временно или постоянно пребывающих в гетеротрофном состоянии. Даже у автотрофных орхидных проростки достаточно долгое время (от 2 до 11 лет) ведут подземный гетеротрофный образ жизни, получая в течение этого периода вещество и энергию от микоризного гриба, который проникает из почвы в семя и, развиваясь вместе с проростком, способствует его выживанию.

Значение симбиоза для микоризного гриба пока не выяснено, и данную форму симбиоза можно рассматривать в качестве примера комменсализма, в отличие от трех предыдущих форм, представляющих собой мутуалистический тип взаимоотношений организмов.

Экологический смысл микосимбиотрофии состоит в том, что гриб получает от высшего растения углеводы (за

исключением микоризы орхидных) и некоторые витамины, а высшее растение получает от грибного компонента несколько выгод.

Во-первых, внешний мицелий гриба увеличивает всасывающую поверхность корня высшего растения и улучшает его водоснабжение и минеральное питание. Особенно заметно это выражено при эктомикоризе: корни поглощают воду и минеральные вещества в 2–4 раза интенсивнее по сравнению с растениями, лишенными микоризы. При этом затраты энергии на увеличение всасывающей поверхности за счет микоризного гриба примерно в 1000 раз меньше, чем за счет непосредственного прироста поверхности коня.

Во-вторых, грибной симбионт может выделять некоторые витамины и ростовые вещества, используемые высшим растением.

В-третьих, микоризные грибы могут разлагать некоторые недоступные высшим растениям органические вещества и переводить их в доступную форму.

В-четвертых, микоризные грибы могут предохранять корни высших растений от заражения паразитами. Достигается это, с одной стороны, образованием на поверхности корешков некоторых форм микоризы мицелярного чехла, непроницаемого для паразитов, с другой – выделением некоторыми микоризными грибами антибиотиков, губительных для паразитов.

В-пятых, в случае с везикулярно-арбускулярной эндомикоризой, эрикоидной микоризой и микоризой орхидных гифы гриба, проникшие в клетки корня, лизируются и высвободившиеся в этом процессе вещества включаются в обмен веществ высшего растения, получающего таким способом дополнительное питание.

Связь микоризных грибов с высшими микотрофными растениями настолько глубокая и тесная, что при искус-

ственном расторжении симбиоза оба компонента заметно угнетены, а иногда даже погибают. С данной точки зрения все микотрофные растения подразделяются на три группы:

- растения, не развивающиеся из семян без заражения их микоризным грибом;

- растения, которые могут расти без микоризы, но значительно лучше развиваются при наличии симбиоза;

- растения, которые нередко имеют микоризу, но в благоприятных условиях хорошо развиваются и без нее.

На богатых почвах число микосимбиотрофных видов уменьшается, поскольку затраты энергии на «содержание» микоризных грибов значительны (1/3–1/2 всех продуктов фотосинтеза); при наличии достаточного количества доступных элементов минерального питания в почве более экономичным является способ прямого их поглощения.

Бактериосимбиотрофия – симбиоз высших растений с клубеньковыми бактериями из рода *Rhizobium* и с актиномицетами из рода *Frankia*. В мировой флоре цветковых растений выявлено около 10 000 бактериосимбиотрофных видов, что составляет около 5 % всего флористического разнообразия. Различают две формы бактериосимбиотрофии: корневую и листовую, первая из которых распространена гораздо шире, чем вторая.

Корневая бактериосимбиотрофия – клубеньковые бактерии проникают через корневые волоски в корни некоторых растений и вызывают интенсивное деление их клеток, в результате чего на корнях бактериосимбиотрофов образуются однолетние клубеньки. Сначала клубеньковые бактерии ведут себя как настоящие паразиты, используя питательные вещества высшего растения. Они растут и начинают фиксировать атмосферный азот, который после отмирания микроорганизмов используется высшим растением. Таким путем бактериосимбиотрофные растения получают до-

полнительное азотное питание. Кроме того, клубеньковые бактерии продуцируют ряд физиологически активных веществ, благоприятно влияющих на растения.

Наиболее характерна бактериосимбиотрофия для растений семейства бобовые (*Fabaceae*), среди которых 86 % видов заражаются клубеньковыми бактериями. Кроме того, к настоящему времени выявлено более 200 видов, относящихся к 20 родам из других 7–8 семейств: злаки (*Poaceae*), березовые (*Betulaceae*), розовые (*Rosaceae*), лоховые (*Elaeagnaceae*), крушиновые (*Rhamnaceae*), мириковые (*Miricaceae*), казуариновые (*Casuarinaceae*), у которых клубеньки образуют азотфиксирующие актиномицеты рода *Frankenia*. Наибольшее значение среди них имеют виды из родов ольха (*Alnus*) – 34 вида имеют клубеньки, облепиха (*Hippophae*) – 31 вид, мирика (*Mirica*) – 26 видов, казуарина (*Casuarina*) – 25 видов, лох (*Eleagnus*) – 17 видов.

Выявлена специфичность рас клубеньковых бактерий и актиномицетов, симбиотически связанных с определенными видами бобовых и небобовых растений.

Бактериосимбиотрофное растение расходует на содержание клубеньковых бактерий 10–30 % продуктов фотосинтеза, и тем не менее такой путь фиксации атмосферного азота является более «экономичным» по сравнению со связыванием его свободноживущими в почве азотфиксаторами. Интенсивность фиксации азота клубеньковыми бактериями и актиномицетами зависит от их видовой специфичности, обеспеченности растений водой и элементами минерального питания, а также от выраженности факторов, ограничивающих жизнедеятельность симбиотрофных микроорганизмов – высокой кислотности, плохой аэрации почв, низких температур и т.д.

Клубеньковые бактерии способны фиксировать значительное количество атмосферного азота. Например, в на-

шей стране на природных лугах с участием бобовых связывается азота 30–50 кг/га, в посевах клевера лугового – 130–190 кг/га, а на искусственных злаково-клеверовых лугах Новой Зеландии и Великобритании – соответственно 145–225 и 74–280 кг/га в год. Интенсивность фиксации азота клубеньковыми актиномицетами небобовых растений оценивается следующими цифрами (кг/га/год): *Mirica gale* – 10–30, *Casuarina angustifolia* – 60–70, *Alnus rugosa* – 85–160, *Alnus glutinosa* и *A. crispa* – 210–225.

Таким образом, корневая бактериосимбиотрофия, как и микосимбиотрофия, играют важную роль в обеспечении растений азотом, так как 90–95 % связанного микроорганизмами азота включается в обмен высшего растения. Этот азот является дополнительным источником питания не только для самих бактериосимбиотрофов, но и для всех других растений сообщества, поскольку после разложения и минерализации опада бактериосимбиотрофов фиксированный клубеньковыми микроорганизмами атмосферный азот переходит в почвенный раствор и становится доступным для всех растений фитоценоза.

Листовая бактериосимбиотрофия заключается в том, что некоторые виды бактерий, проникающие в лист через устьица еще на почечной стадии его развития, при разворачивании листа формируют мелкие, но видимые невооруженным глазом желвачки (100–200 штук на одном листе). Фиксация азота выражена слабо, но влияние листовых клубеньковых бактерий на высшие растения вне зависимости от фиксации азота несомненно. Результаты некоторых исследований позволяют предположить, что растения, искусственно лишённые листовых клубеньковых бактерий, не могут развиваться нормально. Листовая бактериосимбиотрофия обнаружена у некоторых субтропических и тропических видов из семейств мареновые (*Rubiaceae*), мирсиновые (*Myrsinaceae*), диоскорейные (*Dioscoreaceae*).

К этой же группе следует причислить симбиоз двух автотрофных организмов: высших растений и азотфиксирующих цианобактерий из родов *Anabaena* и *Nostoc*, которые, несмотря на широкое распространение и значимую роль в накоплении азота в некоторых экосистемах, в большинстве случаев являются свободноживущими и достаточно редко вступают в симбиоз с высшими растениями. Симбиотрофия установлена у небольшого числа видов растений: у некоторых печеночных мхов (*Anthoceras*, *Blasia*), водного папоротника *Azolla*, примерно у 80 видов саговниковых (*Cycadaceae*, *Zamiaceae*) и одного тропического вида покрытосеменных – гуннеры шероховатой (*Gunnera scabra*).

Одноклеточные цианеи проникают в воздушные камеры слоевищ мхов, в межклетники и воздухоносные полости листьев сосудистых растений. Они способны фиксировать значительное количество атмосферного азота (от 40–80 до 300–330 кг/га в год). Для цианобактерий выгода симбиоза с высшими растениями заключается, по-видимому, в том, что, обитая во внутренних тканях растения, они находят защиту от неблагоприятных воздействий внешней среды. Кроме того, они частично могут получать от высшего растения углеводы, что предварительно установлено для саговников и гуннеры.

Кроме того, цианобактерии, фиксирующие свободный азот, могут вступать в симбиоз с грибами, составляя автотрофный компонент некоторых напочвенных и эпифитных лишайников.

Физиологические взаимоотношения растений при срастании их корней встречаются сравнительно редко и до сих пор изучены недостаточно. Присущи, по-видимому, исключительно древесным растениям. Во всяком случае, пока они обнаружены учеными США у 56 видов древесных пород, относящихся к 19 родам. Установлено, что при срастании

корней имеет место физиологический обмен между особями. Из одного растения в другое могут перемещаться, с одной стороны, вода и различные продукты ассимиляции, с другой – грибная и бактериальная инфекция. На основании этого предполагается, что срастание корней может иметь и положительное и отрицательное значение для каждого растения. Кроме того, известны случаи физиологического обмена между растениями через «гифопроводы», когда один гриб образует микоризу у нескольких особей одного или разных видов растений, соединяя их корни друг с другом.

Механические взаимоотношения растений. К данной категории взаимоотношений растений в фитоценозах относят взаимосвязи: эпифитов и форофитов; лиан и опорных растений; прочие механические взаимовлияния.

Взаимоотношения эпифитов и форофитов. *Эпифиты* – это автотрофные растения, поселяющиеся на других растениях – *форофитах*, получающие воду и элементы минерального питания из окружающей среды, а не от форофитов. Форофитами являются деревья, кустарники, кустарнички и полукустарники. Эпифиты поселяются главным образом на стеблях (стволах) форофитов и лишь иногда на листьях. В последнем случае их называют *эпифилами*. В мировой флоре выявлено примерно 30 000 видов эпифитных растений, относящихся к 85 родам и 68 семействам.

Эпифиты разнообразны по систематике, морфологии и экологии. Среди них встречаются цветковые растения, папоротники, мхи, лишайники, водоросли. Полный набор систематических групп и большое обилие эпифитов характерны прежде всего для влажных тропических лесов. При продвижении в умеренные широты цветковые и папоротниковидные эпифиты исчезают, а общее обилие эпифитов резко уменьшается.

Различают две группы эпифитов – сосудистые и бессосудистые. Первая группа представлена цветковыми и папорот-

никовидными. Среди цветковых однодольных наибольшее количество видов отмечено у орхидных (*Orchidaceae*) – около 20 000, бромелиевых (*Bromeliaceae*) – 920, ароидных (*Araceae*) – 850, среди двудольных у перцовых (*Piperaceae*) – 710, геснериевых (*Gesneriaceae*) – 550, вересковых (*Ericaceae*) и меластомовых (*Melastomataceae*) – по 480 видов. Большим видовым разнообразием среди папоротниковидных отличаются полиподиевые (*Polypodiaceae*) – 970 видов.

Среди сосудистых эпифитов встречаются коровые и гумусные формы. Первая форма представлена прикрепляющимися к коре деревьев растениями с воздушными или редуцированными корнями. Гумусные эпифиты поселяются в разветвлениях стволов деревьев, где накапливаются мелкозем и растительный опад и со временем формируется почвенная микронива, в которую они погружают более или менее нормально развитые питающие корни. Иногда у них образуются так называемые *корневые гнезда* – сплетения корней в виде корзинки, в которой скапливаются мелкозем и органика, таким путем создается микропочва. И, наконец, у некоторых гумусных эпифитов-папоротников имеются особые нишевые листья, образующие на стволе форофита ниши-полочки, на которых также формируется микропочва. Среди сосудистых эпифитов встречаются микосимбиотрофные, бактериосимбиотрофные и насекомоядные виды.

К бессосудистым эпифитам относится подавляющее большинство видов лишайников, мхов и водорослей тропических лесов и довольно большое число видов лишайников и мхов лесов умеренного и бореального поясов Земли.

Обычно считали, что эпифит получает выгоду, не затрагивая интересы форофита, и что здесь мы имеем дело с комменсализмом. Однако научные данные последних десятилетий показывают, что действительно, эпифит получает очевидную выгоду, используя тело форофита как ме-

сто поселения и занимая, таким образом, более благоприятную по условиям освещения экологическую нишу. Воду сосудистые эпифиты поглощают из атмосферы губчатым покровом (веломеном) воздушных корней или специальными волосками на листьях, а бсссосудистые – всей поверхностью тела. При этом многие эпифиты, особенно бсссосудистые, являясь пойкилогидрическими растениями, усваивают не только жидкую, но и парообразную влагу. Питательные вещества они получают частично из воздуха, частично с атмосферными осадками, частично в результате разложения растительного опада, задерживающегося на покровных тканях деревьев, в развилках их стволов и веток, в корневых гнездах, листовых нишах; часть питательных веществ заносится на деревья муравьями. И, наконец, некоторые эпифиты являются насекомоядными растениями.

Однако эпифиты все-таки влияют на форофитов, и их воздействия в большинстве случаев оказываются отрицательными: эпифиты частично перехватывают у форофитов свет и стекающую по стволам влагу; задерживая стекающую влагу, они увеличивают влажность покровной ткани стеблей деревьев и кустарников и способствуют ее загниванию, что облегчает проникновение во внутренние ткани форофита паразитирующих бактерий и грибов; покрывая молодые веточки, а иногда и листья, эпифиты уменьшают фотосинтезирующую поверхность форофитов; в случае обильного разрастания крупные сосудистые эпифиты могут накапливать большую фитомассу (более 10 т/га) и создавать значительные нагрузки на ветви форофита, вызывая их деформацию и поломку.

Положительное влияние эпифитов на форофиты проявляется лишь в случае, когда в качестве эпифитов выступают лишайники с фотобионтом, способным фиксировать атмосферный азот. Тогда усвоенный атмосферный азот после от-

мирования и разложения лишайника попадает в почву и усваивается корнями форофита.

Взаимоотношения лиан и опорных растений. *Лианы* – растения, не способные самостоятельно сохранять вертикальное положение стебля и использующие в качестве опоры другие растения, а иногда также скалы, постройки и иные объекты. Стебли большинства лиан быстро растут в длину и незначительно – в толщину; благодаря особому анатомическому строению они приобретают высокую гибкость и прочность. Способность к лазанию и обвиванию обеспечивает лианам преимущества в конкуренции с другими растениями за свет.

В систематическом плане лианы представлены в основном цветковыми растениями и значительно реже – папоротниковидными, плауновидными (*Selaginella*) и голосеменными (*Gnetum*). Большинство лиан – это типичные автотрофные растения, укореняющиеся в почве, но иногда лианами являются эпифиты и даже паразиты, лишенные зеленых листьев и корней, например повилика. По характеру прикрепления к опоре различают вьющиеся и лазающие лианы. В морфологическом отношении различают: некрупные травянистые; крупные деревянистые, достигающие в длину 70–100 м, а в некоторых случаях – 240 м, например лазающие ратанговые пальмы (*Calamus*, *Demonopors* и др.).

Взаимоотношения лиан и опорных растений оказываются полезными для лиан и вредными для опорных растений. Большинство лиан более или менее светолюбивы. Используя опорные растения, они выносят листовой аппарат в тенистых лесах или в густом травостое лугов вверх, в условия лучшего освещения. Не образуя толстых стеблей, они тратят меньше вещества и энергии, что оказывается для них выгодным. В свою очередь, лианы влияют на опорные растения прямо и косвенно. Прямое влияние заключается

в том, что они создают механическую нагрузку на опорные растения. Лианы крупного размера, особенно деревянистых видов, могут вызывать деформацию и поломку ветвей опорных растений, а фикусы-удушители, например *Ficus indica*, плотно оплетающие воздушными корнями ствол дерева, способны вызвать гибель всего опорного растения. Косвенное влияние лиан сказывается в «перехвате» ими у опорных растений элементов питания (света, воды, минерального питания) и других ресурсов местообитания.

Лианы наиболее характерны для лесных растительных сообществ. Больше всего их во влажных тропических лесах (до 2 000 видов), где встречаются не только травянистые, но и крупные деревянистые виды, присутствующие в массовом обилии (до 1 500 и более особей на 1 га). Здесь лианы оказывают значительное влияние на другие растения и играют важную роль в формировании и функционировании растительных сообществ. Именно поэтому в тропическом лесоводстве лианы считаются растениями, с которыми человеку приходится вести борьбу.

Во всех остальных районах Земли, где лианы представлены в основном травянистыми видами – горошками (*Vicia*), чинами (*Lathyrus*), вьюнками (*Convolvulus*) и т.п., их роль бывает незначительной, а в большинстве пустынных, степных, бореально-лесных, тундровых и некоторых других сообществах они отсутствуют совсем. И только в наиболее благоприятных для лиан условиях хорошего водоснабжения и достаточной обеспеченности азотом некоторые их представители могут разрастаться обильно, например хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*) в ольховых лесах и полевой заборный (*Calistegia sepium*) в прирусовых ивняках, где они играют важную роль в жизнедеятельности других растений. Существенный вред деревьям и кустарникам могут наносить лианы, интродуцированные из других районов и внедрившиеся в естественные растительные сообщества.

Прочие механические взаимовлияния растений.

К данной группе механических взаимовлияний растений относятся простое касание, трение, давление их друг на друга, занятость места, прорастание корневищ одних растений через корни других, задержка плодов, семян и пыльцы на надземных органах других растений и т.п. Особую форму механических взаимовлияний представляет охлестывание деревьев раскачивающимися на ветру ветвями соседних деревьев. В целом прочие механические взаимовлияния растений, достаточно разнообразны и играют немаловажную роль в их жизнедеятельности, но изучены слабо.

1.5.2. Трансабиотические взаимоотношения растений – косвенные влияния растений друг на друга через изменение ими окружающей среды. Каждый растительный организм в процессе жизнедеятельности изменяет среду путем усвоения света, воды, элементов минерального питания и других ресурсов и выделения в окружающую среду разнообразных продуктов обмена, что оказывается небезразличным для соседних растений.

Согласно концепции А.А. Уранова (1965), каждая растительная особь имеет свое *фитогенное поле* – пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства под влиянием данной особи. Фитогенные поля соседних особей частично перекрываются, благодаря чему возникают трансабиотические взаимовлияния, которые сказываются на состоянии особей, скорости их роста и размножения и в конечном счете на численности, массе и роли ценопопуляций в растительном сообществе. Трансабиотические взаимоотношения растений подразделяются на конкуренцию, аллелопатию и кодовые взаимовлияния.

Конкуренция. Впервые научное представление о конкуренции растений было обосновано в 1820 г. О.П. Декандалем под названием «борьба за существование между рас-

тениями», позднее оно неоднократно видоизменялось. В современной фитоценологии под *конкуренцией* понимают такие взаимоотношения растений, когда они перехватывают друг у друга наличные ресурсы местообитания. Конкуренция является следствием двух причин: ограниченности ресурсов местообитания и перенаселенности растений в фитоценозе. Действительно, каждое конкретное местообитание имеет ограниченные экологические ресурсы: количество воды и элементов минерального питания, световой солнечной энергии и т.д. В каждый конкретный момент времени ресурсы ограничены и могут удовлетворить потребности ограниченного числа растений.

В то же время в сложившемся растительном сообществе существует перенаселенность в связи со способностью растений к неограниченному размножению во времени. В любом сообществе регулярно появляются все новые жизнеспособные зачатки произрастающих здесь видов растений, поэтому при малейшем уменьшении плотности населения в отдельных точках, зачатки разных видов прорастают, а молодые особи «стремятся закрепиться» в данном фитоценозе, создавая перенаселенность. Поскольку перенаселенность в растительном сообществе поддерживается постоянно (даже в отдельных точках слабосомкнутых сообществ), в нем всегда имеет место конкуренция между растениями.

Конкуренция ведет к уменьшению скорости роста и развития, а также количества запасаемых особью веществ. Все это снижает выживаемость и плодовитость растений и уменьшает вклад каждой особи в следующее поколение. Различают конкуренцию внутривидовую и межвидовую.

Внутривидовая конкуренция возникает в растительном сообществе между особями одного вида и основана на их индивидуальных различиях, широко распространена в при-

роде. Примером внутривидовой конкуренции является дифференциация одновозрастных растений по высоте и мощности развития в лесных сообществах и агрофитоценозах. В лесоводстве давно используется шкала Крафта, согласно которой одновозрастные деревья в лесных фитоценозах подразделяются на пять классов: к I классу относятся наиболее высокие и мощные деревья, к V классу – наиболее низкие сильно угнетенные, к II, III и IV классам – деревья, занимающие промежуточное положение. Аналогичная дифференциация по степени развития характерна также для травянистых растений.

Еще более яркую иллюстрацию внутривидовой конкуренции представляет известная в лесоводстве закономерность резкого уменьшения числа стволов в древостое по мере увеличения его возраста. Это явление называется *самоизреживанием древостоя*. В молодом состоянии особи древесных пород имеют небольшие размеры, каждая из них потребляет незначительное количество ресурсов местообитания, которое поэтому может удовлетворить потребности огромного числа молодых деревьев. С возрастом размеры деревьев и потребности их в экологических ресурсах увеличиваются, что неизбежно ведет к обострению внутривидовой конкуренции. В результате наиболее слабые деревья, достигнув максимальной степени угнетения, засыхают и выпадают из древостоя. Процесс самоизреживания идет до тех пор, пока в древостое не останется столько взрослых деревьев, сколько способно «прокормить» данное местообитание.

Самоизреживание – один из основных способов регулирования численности ценопопуляций многолетних растений. Механизм, характерный для малолетников, связан с пластичностью растений и проявляется в том, что с увеличением численности их ценопопуляций уменьшаются размеры растений вплоть до миниатюризации. Таким об-

разом, внутривидовая конкуренция, влияя на рождаемость и смертность, регулирует численность ценопопуляции, поддерживает ее на более или менее стабильном уровне, при котором рождаемость уравнивается смертностью.

Межвидовая конкуренция возникает между особями и ценопопуляциями разных видов на основе их групповых различий. В многовидовых сообществах она носит диффузный характер, при котором все виды одновременно конкурируют за одни и те же ресурсы, и нередко ведет к вытеснению из растительного сообщества одних ценопопуляций другими. Она также широко распространена в природе, как и внутривидовая конкуренция, поскольку большинство естественных фитоценозов являются многовидовыми. Например, в производных осиново-березовых лесах таежной зоны Сибири, формирующихся на месте сведенных темнохвойных лесных сообществ, под пологом временных осиново-березовых лесов идет возобновление подроста темнохвойных пород, которые со временем вытесняют из древостоя березу и осину. В результате происходит восстановление коренных темнохвойных лесов.

Несмотря на наличие межвидовой конкуренции, практически в каждом естественном растительном сообществе возможно сосуществование нескольких или многих видов растений. Возможность эта обусловлена тем, что каждый вид в фитоценозе занимает свое особое место, которое называют экологической нишей.

Термин *экологическая ниша* был предложен американским экологом Дж. Гринеллом. В настоящее время существует несколько понятий экологической ниши. Иногда экологической нишей называют часть местообитания с особыми условиями среды, различая, например, внутрпочвенную и припочвенную ниши, нишу, связанную с кронами деревьев в лесу, нишу, приуроченную к мочажинам на грядово-мочажинном болоте и т.д.

Однако наиболее популярным является понятие экологической ниши, предложенное Г.Э. Хатчинсоном и основанное на использовании теории множеств. Суть его заключается в следующем. Любой абиотический или биотический фактор среды можно рассматривать как ось многомерного пространства (*гиперпространства*). Каждый вид может существовать и размножаться лишь в пределах определенной амплитуды каждого фактора. Концы этих амплитуд определяют тот объем многомерного пространства (*гиперобъем*), который пригоден для существования вида и является его экологической нишей.

Таким образом, *экологическая ниша*, по Г.Э. Хатчинсону, – это отвлеченное понятие, включающее весь диапазон условий и ресурсов среды, в котором возможно поддержание жизнедеятельности вида. Следовательно, экологическая ниша является экологической характеристикой вида, а *местообитание* – это совокупность экологических условий и ресурсов на конкретном однородном участке земной поверхности, в пределах которого могут быть реализованы экологические ниши разных видов.

Поскольку виды растений существуют в природе в форме конкретных ценопопуляций, образованных совокупностями особей и связанных с определенными растительными сообществами и местообитаниями, понятие экологической ниши приложимо и к каждой конкретной ценопопуляции, и к особи вида.

Были установлены следующие правила межвидовых конкурентных взаимоотношений организмов в сообществе:

- если два вида в сообществе занимают одну экологическую нишу, то один из них со временем будет вытеснен другим;
- дифференциация экологических ниш в сообществе снижает конкуренцию между видами;

– в сообществе существует система отношений дифференцированных по экологическим нишам видовых популяций, причем процесс усиления положительных взаимодействий протекает быстрее, чем нарастание конкуренции за ресурсы среды.

Основными параметрами местообитания, по которым осуществляется дифференциация экологических ниш в сообществе, являются физическое пространство (место), время и ресурсы. Поскольку каждому виду растений нужны одни и те же ресурсы (свет, вода, элементы минерального питания), постольку ни по одному из них у автотрофных растений не может быть полного расхождения экологических ниш. Надежная дифференциация экологических ниш у растений возможна лишь тогда, когда они разграничены в пространстве или во времени.

Дифференциация экологических ниш у растений проявляется в том, что:

– в растительном сообществе обитают виды разной высоты, которые используют разные горизонты воздушной среды с разной степенью освещения и температуры;

– корни разных видов проникают в почву на неодинаковую глубину и используют разные почвенные горизонты;

– большинство ценопопуляций имеет групповое распределение и частично расходится в горизонтальном направлении;

– разные виды проходят основные фазы фенологического развития (вегетацию, цветение и т.д.) в разные сроки, благодаря чему могут использовать некоторые горизонты местообитания в разное время;

– виды растений экологически разнородны, поэтому по-разному используют одни и те же ресурсы местообитания: есть ресурсы, доступные всем видам, и ресурсы, используемые лишь некоторыми видами; одни виды способны усваивать больше того или иного ресурса, а другие – меньше.

Аллелопатия – косвенные влияния растений друг на друга через среду путем выделения в нее активных метаболитов. Еще в работах древнегреческих философов Теофраста и Диоскорида содержатся высказывания о взаимовлияниях растений через продукты их выделений. Научное обоснование этому явлению сделал австрийский физиолог Г. Молиш в 1937 г. Однако до сих пор аллелопатия не изучена надлежащим образом.

Аллелопатию можно трактовать узко, как влияние прижизненных выделений растений друг на друга, и более широко, понимая как воздействие не только прижизненных выделений, но и веществ, образующихся при разложении отмерших частей растений. Поскольку в природе трудно отделить влияние прижизненных выделений растений от влияния веществ, образующихся при разложении растительного опада, аллелопатию лучше понимать широко, при этом нужно различать ее формы:

– *экрисодинамию* – влияния через прижизненные выделения автотрофов;

– *сапротриодинамию* – влияния через выделения сапротрофных организмов, в том числе и животных, разрушающих мертвые остатки автотрофных растений.

С точки зрения химической природы *аллелопатически активные* продукты выделения растений разнообразны, они представлены различными классами химических веществ: фенольными соединениями, терпенами, органическими кислотами, аминокислотами, кумаринами, спиртами, альдегидами и т.д. При этом аллелопатическая активность растений обусловлена, как правило, не одним каким-то специфическим, для данного вида веществом, а совокупностью веществ разной природы, состав которых может изменяться с изменением условий среды. Физическое состояние веществ также разнообразно – летучие (газообразные), жидкие и твердые метаболиты.

Выделяются аллелопатически активные вещества и надземными органами (в первую очередь листьями), и корнями. Известно три механизма их выделения:

– активное выделение растениями газообразных и жидких метаболитов специальными железками или гидатодами;

– вымывание атмосферными осадками из живых органов и из растительного опада, что характерно для растворимых твердых метаболитов;

– выделение метаболитов в газообразном, жидком или твердом состоянии в результате жизнедеятельности микроорганизмов, разрушающих растительный опад.

Большинство зарубежных исследователей понимают аллелопатию как особую форму прямого влияния одних растений на другие, при которой одно растение (*растение-донор*) выделяет специфические вещества, которые непосредственно физиологически влияют на жизнедеятельность другого растения (*растения-акцептора*).

Аллелопатию нужно рассматривать как косвенные взаимовлияния растений через изменения ими окружающей среды, так как аллелопатически активные вещества выделяются растениями в окружающую среду, накапливаются в ней, изменяют среду, и эти изменения отражаются на жизнедеятельности других растений, что представляется вполне убедительным.

Было предложено также рассматривать всю совокупность аллелопатически активных веществ в фитоценозе как составную часть фитосреды, как особый *аллелопатический экологический фактор*. Поскольку в каждом растительном сообществе аллелопатический фактор представляет собой сложный, изменяемый во времени по качественному составу и количественным соотношениям комплекс аллелопатически активных веществ, постольку можно говорить об *аллелопатическом режиме* по аналогии с тепловым, водным

и другими экологическими режимами. Степень влияния аллелопатического фактора на растения фитоценоза зависит от напряженности аллелопатического режима, который характеризуется качественным и количественным составом аллелопатически активных веществ.

Ряд исследователей считают, что действие аллелопатически активных веществ строго специфично и всецело зависит от видовых особенностей взаимодействующих растений. Данная точка зрения находит подтверждение в том, что при одинаковых концентрациях аллелопатически активных веществ, выделяемых разными видами растений, один вид растения-акцептора реагирует на них по-разному, и наоборот, разные виды растений-акцепторов неодинаково реагируют на выделения одного вида – донора.

Специфичность действия аллелопатически активных веществ проявляется не только на видовом уровне, но и на уровне более крупных таксонов, что нашло отражение в определении Г. Грюммером функциональных типов аллелопатически активных веществ:

- *колины* – выделяются высшими растениями и влияют на высшие растения;
- *фитонциды* – выделяются высшими растениями и влияют на низшие растения;
- *антибиотики* – выделяются низшими растениями и действуют на низшие растения;
- *маразмины* – выделяются низшими растениями и действуют на высшие растения.

Влияние аллелопатически активных веществ неспецифично и зависит не от видовых особенностей растений, а от концентрации веществ в среде. Изучая действие разных доз выделений большого числа видов-доноров на ограниченное число видов-акцепторов, он установил, что при малых концентрациях аллелопатически активные вещества либо

не оказывают влияния на растения-акцепторы, либо даже стимулируют их развитие, а при увеличении доз выделений растений наблюдается угнетающее влияние их на растения-акцепторы вплоть до гибели последних.

Очевидно, выводы о специфичности и неспецифичности действия аллелопатического фактора не противоречат друг другу и оба эти действия проявляются одновременно.

Специфичность действия аллелопатически активных веществ проявляется в том, что каждый вид растений характеризуется своей амплитудой реакции на аллелопатический фактор с определенными значениями точек минимума, оптимума и максимума и, следовательно, обладает особой *аллелопатической чувствительностью*. Н.М. Матвеевым выделяются группы:

– *аллелопатически чувствительные* виды – не выносят аллелопатического режима смыкающихся искусственных лесных насаждений;

– *аллелопатически малочувствительные* виды – не выносят аллелопатического режима сомкнувшихся лесных насаждений;

– *аллелопатически толерантные* виды – выносят аллелопатический режим натурализовавшихся насаждений.

Первые две группы представлены сорными, степными и луговыми видами, а последняя – в основном лесными видами.

Неспецифичность действия аллелопатического фактора проявляется в том, что у всех видов характер реакции на него зависит от концентрации аллелопатически активных веществ.

Кодовые взаимоотношения растений. Любой растительный организм генерирует слабые электромагнитные колебания и создает вокруг себя электромагнитное поле, которое является одной из характеристик фитогенного поля

и может оказывать влияние на соседние растения. В связи с ритмикой процессов жизнедеятельности растений фитогенные поля у них изменяются во времени, и эти изменения носят колебательный характер. Претерпевают различные изменения, в том числе краткосрочные колебательные, и факторы среды. Все это вместе взятое обуславливает колебательный характер вещественно-энергетических связей растений со средой. Электромагнитные колебания, генерируемые одним растением, индуцируют электромагнитное поле у соседнего растения, что способствует взаимной настройке биоритмов данного растения и колебательной динамики факторов среды и усиливает у него вещественно-энергетические обменные процессы со средой, ускоряя рост и развитие.

Таким образом, кодовые взаимодействия управляют параметрическими потоками вещества и энергии в системе растительный организм – среда и усиливают их. Они являются взаимовыгодными для растений и потому способствуют более оптимальному использованию растительным сообществом ресурсов местообитания. Кодовые взаимовлияния растений пока слабо изучены.

К трансбиотическим взаимовлияниям относятся также образование в почве и на ее поверхности мертвого органического растительного вещества (опада) и формирование внутри сообщества особого микроклимата, так как взаимовлияния осуществляются через изменение абиотических условий существования.

1.5.3. Трансбиотические взаимоотношения растений – это косвенные влияния одних растений на другие через посредство каких-то третьих организмов по следующей схеме (рис. 3): один организм или ценопопуляция (А) влияет на другой организм или ценопопуляцию (Б), изменяя их состояние, и это сказывается на состоянии третьего организма

или ценопопуляции (В). Следовательно, компонент А косвенно влияет на компонент В через компонент Б.

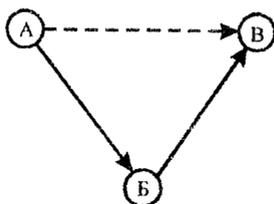


Рис. 3. Схема трансбиотических взаимовлияний растений (по: Прокопьев, 1997)

В качестве посредника (Б) могут выступать как растения, так и животные, поэтому В.Н. Сукачев различает трансбиотические взаимовлияния через растения и через животных. Так, например, в дубовом лесу дуб влияет на ценопопуляцию весенних эфемероидов через изменение состояния ценопопуляции сныти, а сорные растения, привлекающие хищных насекомых, могут положительно влиять на культурные растения, защищая их от фитофагов. Несомненно, существуют и более сложные цепи трансбиотических взаимоотношений не одного, а двух-трех посредников. Трансбиотические связи могут быть и отрицательными (рис. 4), и положительными (рис. 5).

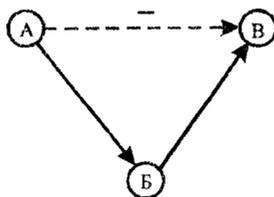


Рис. 4. Пример отрицательных трансбиотических влияний (по: Прокопьев, 1997): А – микоризный гриб; Б – микосимбиотрофное высшее растение; В – высшее растение, связанное с микотрофным растением конкурентными отношениями

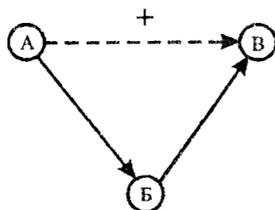


Рис. 5. Пример положительных, трансбиотических влияний (по: Прокопьев, 1997): А – фитопаразит; Б – автотрофное растение-хозяин; В – автотрофное растение, связанное с растением-хозяином конкурентными отношениями

Рассмотренные выше основные типы взаимоотношений растений в фитоценозах не в полной мере представляют все их разнообразие.

1.6. Жизненные формы растений

Жизненная форма растений (ЖФ) – это внешний облик растения, комплекс морфологических (а также физиологических и анатомических) признаков, отражающих приспособленность вида к условиям среды. *Форма роста* (ФР) – комплекс морфологических признаков, в известной мере независимых от этих условий. Эти понятия считались синонимами, но в современной фитоценологии различаются. К этим двум категориям *физиогномики* в последние годы добавилась третья – *функциональные типы растений* (ФТР). По существу это то же, что и ЖФ, но с особым акцентом на признаки, относящиеся к физиологии (метаболизму) растений: продуктивность, индекс листовой поверхности, скорость роста, сезонная ритмика, адаптация к стрессам и нарушениям и т.д.

Принципиальной разницы между ФР, ЖФ и ФТР нет, так как, даже если признать определенную независимость формы от функции, то все равно любая ФР не может абстрагироваться от экологических условий, а ФТР базируется

на тех параметрах функции, которые отражаются во внешнем облике растений.

Система ЖФ первична. Зародившись во времена Теофраста, она развивалась. Вклад в развитие системы ЖФ внесли А. Гумбольдт, А. Гризебах, О. Друде, Е. Варминг, Ф. Клементс, а особенно – К. Раункиер и И.Г. Серебряков.

Системы ФР и ФТР – ее прагматические дериваты. В системе ФР предпринята попытка освободить морфологию от экологии, а в системе ФТР – экологию от формальной морфологии, т. е. отобрать лишь те признаки растений, которые отражают условия среды.

Система жизненных форм К. Раункиера и ее развитие сыграла не меньшую роль в развитии физиогномики, чем работы К. Линнея в области систематики растений. Датский исследователь свел все разнообразие ЖФ к небольшому числу их макротипов, выделенных всего по одному критерию – положению и способу защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого).

Различаются пять основных типов ЖФ (рис. 6):

– *фанерофиты* – зимующие почки расположены высоко над землей;

– *хамефиты* – почки расположены не выше 20–30 см от земли;

– *гемикриптофиты* – почки расположены у поверхности почвы;

– *криптофиты* – почки расположены в земле – *геофиты*, водные растения – *гидрофиты*;

– *терофиты* – зимуют в стадии семян.

Предпринималось много попыток развить систему ЖФ Раункиера. Последняя принадлежит Д. Мюллеру-Дембуа и Г. Элленбергу. Предложенная система классифицирует растения по следующим признакам:

– *типу питания* (автотрофные, полуавтотрофные – полупаразиты, гетеротрофные – паразиты и сапрофиты);

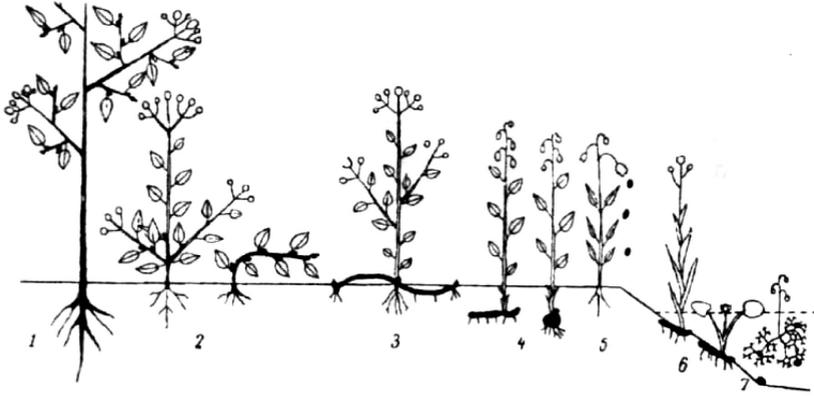


Рис. 6. Жизненные формы растений по Раункиеру: 1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит; 6, 7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части)

- анатомическому строению (кормофиты, таллофиты);
- характеру автономности стебля и типу укоренения (укорененные в земле и с автономными стеблями, лианы, полуэпифиты, эпифиты, водные растения);

- общей архитектонике растений (с одним главным стеблем, многочисленными стеблями, растения-подушки, растения с розеточными листьями, полурозеточными листьями, ползучими не укореняющимися стеблями, ползучими укореняющимися стеблями, цепляющиеся растения);

- степени одревеснения тканей (древесные, полудревесные, травы);

- сезонной ритмике (вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые);

- характеру органов вегетативного размножения (имеющие столоны, корневища, луковицы, почки возобновления на стержневом корне);

- наличию специфических тканей (суккуленты, геломорфные растения);

- дополнительным признакам (эпифиты, сапрофиты).

Приведем фрагмент системы Мюллера-Дембуа-Элленберга для фанерофитов Центральной Европы.

1. Фанерофиты. Растения, превышающие 25–50 см, соответственно с высоким расположением почек возобновления.

1.1. Деревья. Отдельные стволы с разветвлением в области кроны. Подразделение на нано- (ниже 2 м), микро- (2–5 м) и мезофанерофиты (до 50 м).

1.1.1. Вечнозеленые.

1.1.1.1. Хвойные: *Abies*, *Picea*, *Pinus*.

1.1.1.2. Жестколистные: *Ilex aquifolium*.

1.1.2. Летнезеленые (листопадные).

1.1.2.1. Хвойные: *Larix europaea*.

1.1.2.2. Лиственные.

1.1.2.2.1. Без подземных побегов: *Acer*, *Betula*, *Caprinus* и др.

1.1.2.2.2. С подземными побегами: *Populus tremula*, *Prunus avium* и др.

1.2. Кустарники. Преимущественно вертикально растущие, одревесневшие от основания до верхушек побегов. (Подразделение по высоте см. 1.1.)

1.2.1. Вечнозеленые.

1.2.1.1. Хвойные: *Juniperus communis*.

1.2.1.2. Жестколистные: *Daphne laureola*, *Hippophae rhamnoides*.

1.2.1.3. Стланик-криволесье: *Pinus mugo*.

1.2.2. Летнезеленые (листопадные).

1.2.2.1. Без подземных побегов: *Corylus*, *Crataegus*, *Sambucus* и др.

1.2.2.2. С подземными побегами: *Cornus sanguinea*, *Frangula alnus* и др.

1.2.2.3. С надземными стелющимися укореняющимися ветвями побегов (иногда только при определенных условиях роста): *Ribes nigrum*, *Prunus padus* и др.

1.2.2.4. Стелющиеся: *Alnus viridis*.

1.2.3. Зимующие зеленые: *Rosa pendulina*, *Rubus fruticosus*.

1.3. Лианы. Цепляющиеся за опоры древесные растения. При больших зимних холодах становятся стелющимися растениями.

1.3.1. Вечнозеленые: *Hedera helix* (с лазающими корнями).

1.3.2. Летнезеленые.

1.3.2.1. Плети с усиками: *Clematis alpine*, *C. vitalba*.

1.3.2.2. Вьющиеся: *Lonicera periclymentum*, *Vitis sylvestris*.

1.3.2.3. Лазающие: *Rosa arvensis*, *R. fruticosus*.

1.4. Эпифиты.

1.4.1. Вечнозеленые: *Viscum*.

1.4.2. Летнезеленые: *Loranthus*.

Таким образом, классификация Раункиера детализирована и включает пять иерархических рангов. Так, фанерофиты вначале разделяются на деревья, кустарники, лианы, эпифиты; хамефиты – на кустарнички, полукустарнички и травы; гемикриптофиты – на многостебельные, розеточные, полурозеточные, с одним главным стеблем, со стелющимися стеблями, цепляющиеся растения, суккуленты и т.д.

На следующих этапах деления за критерии дробных единиц приняты тип фенологического развития растения (вечно-, летне-, зимне-, весеннезеленые) и некоторые дополнительные морфологические критерии (по характеру листьев – иглы или широкие листья у деревьев; по органам вегетативного размножения и т.д.).

Функциональные типы растений (ФТР). Система функциональных типов растений – это наиболее интегрированный вариант ЖФ, впервые описанный Е. Вармингом и ориентированный на установление ограниченного числа типов. В первую очередь ФТР используются при аэрокосмическом мониторинге.

Самая обобщенная система ФТР для земного шара предложена Е. Боксом и включает следующие типы.

1. Тропические вечнозеленые широколиственные деревья.
2. Тропические листопадные широколиственные деревья.
3. Экстратропические вечнозеленые листопадные деревья (с лавровидными, т. е. кожистыми, листьями).
4. Листопадные широколиственные деревья умеренной широты.
5. Иглолистные вечнозеленые деревья умеренной и бореальной полосы.
6. Иглолистные листопадные деревья умеренной и бореальной полосы.
7. Склерофильные вечнозеленые деревья и кустарники.
8. Склерофильно-кожистые вечнозеленые и полувечнозеленые кустарники и кустарнички (растения полупустынь).
9. Листопадные кустарнички (растения полупустынь).
10. Широколиственные кустарнички с коротким периодом развития (тундровые растения).

11. Вечнозеленые кустарники, кустарнички и травы, образующие дерновины и переживающие холодные ночи в состоянии покоя (альпийские растения тропиков).
12. Граминоиды (злаки, осоки).
13. Стресс-толерантные суккуленты.
14. Травы-эфемеры.
15. Стресс-толерантные маленькие растения (мхи и лишайники).

Существуют и региональные системы ФТР: для растений тундр, саванн, широколиственных лесов, а также специальные системы ФТР, отражающие поведение растений при пирогенной восстановительной сукцессии, усилении выпаса и др. Региональные системы более детальны. Например, в тундрах как ФТР выделены осоки, разнотравье, листопадные кустарники, злаки, вечнозеленые кустарники, мхи, лишайники, листопадные и вечнозеленые деревья, а в саваннах – вечнозеленые деревья, листопадные деревья с узкими и широкими листьями, хамефиты, геофиты, многолетние узко- и широколистные злаки, а также с переходным типом листа, однолетние злаки, однолетнее разнотравье.

Системы ЖФ российских исследователей. В основу систем ЖФ российских исследователей был положен принцип разделения растений на деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, травы, которые далее достаточно подробно делились по типу строения надземных и подземных органов. Все предложенные системы были региональными и создавались для ограниченного разнообразия типов растительности. Низшие единицы этих систем ЖФ называются *экоморфами*.

Этот опыт обобщил в своей системе ЖФ И.Г. Серебряков (1964). Его система иерархична, достаточно сложна (до 8 рангов: отдел – тип – класс – подкласс – группа – подгруппа – секция – жизненная форма) и опирается на две теоретические посылки:

– признание адекватности структуры и функции, что позволяло рассматривать гипотетические связи между стро-

ением растений и условиями среды обитания как закономерности;

– эволюционная трактовка всех ЖФ как элементов филогенетического древа, например от единого корня «деревья» отходили ветви на лиановидные, суккулентные, многоствольные, стелющиеся деревья и деревья-подушки, и уже на этих ветвях деревья последовательно эволюционировали в кустарники, травянистые поли- и монокарпики.

Общая структура системы ЖФ И.Г. Серебрякова следующая. Все формы растений разбиваются на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы. Отделы разбиты на типы. Первый – на деревья, кустарники, кустарнички; второй – на полукустарники и полукустарнички; третий – на поли- и монокарпические травы; четвертый – на земноводные, планктонные и водные травы. Каждый тип в свою очередь разделен на множество более мелких единиц.

Чтобы показать принцип деления, приведем полный список единиц для одного типа – деревьев (характеристики единиц сокращены):

Тип. Деревья

1 класс. Кронаобразующие с полностью одревесневшими удлиненными побегами.

1 подкласс. Наземные кронаобразующие.

Группа А. С обычной, подземной, корневой системой.

Подгруппа а. С прямостоящими стволами. Рост стволов всегда ортотропен.

Секция 1. Одноствольные с высоким стволом (лесного типа). Ствол (моноподиальный или симподиальный) в единственном числе сохраняется в течение всего онтогенеза дерева.

Секция 2. Кустовидные или немногоствольные (плеюкормные) субальпийского и субарктического типов. Во взрослом состоянии имеют несколько стволов, возникающих из спящих почек у основания материнского главного ствола.

Секция 3. Одноствольные с низким стволом (лесостепного и саванно-лесного типа или «плодового типа»).

Секция 4. Саванновые с водозапасающим, резко утолщенным (иногда бочковидно) мощным стволом.

Секция 5. С сезонно суккулентными однолетними безлистными побегами (деревья внетропических пустынных областей).

Подгруппа б. С лежачим укореняющимся стволом и главными ветвями – стланцы.

Подгруппа в. С лиановидным стволом.

Группа Б. Обладающие, кроме обычных подземных корней, еще и специализированными надземными корнями.

Подгруппа а. С «ходульными» надземными корнями в нижней части ствола.

Подгруппа б. С «дыхательными» корнями.

Подгруппа в. С «досковидными» выростами-подпорками корневого происхождения в основании ствола.

2 подкласс. Гемизипифитные кронообразующие.

Группа А. Вегетативнонеподвижные гемизипифитные кронообразующие. Воздушные корни – ложные стволы растут лишь вниз по стволу дерева-хозяина, тесно окружая его со всех сторон; утолщение их приводит к повреждению и отмиранию ствола дерева-хозяина.

Группа Б. Вегетативно-подвижные гемизипифитные кронообразующие. Воздушные корни растут не только вниз по главному стволу, но и вдоль ветвей кроны дерева-хозяина, спускаясь к земле под всей его кроной и образуя множество колонновидных «стволов» корневого происхождения.

2 класс. Розеточные.

1 подкласс. Неветвящиеся розеточные.

2 подкласс. Ветвящиеся розеточные.

3 класс. Суккулентно-стеблевые безлистные.

И.Г. Серебряков обосновывал свою систему огромным фактическим материалом, и потому все приводимые им единицы, от высших и до низших, реально существуют. Эта система удобна для регионального использования, когда из нее отбирается ограниченное количество экоморф, встречающихся на исследованной территории. Для обзоров в глобальном масштабе или масштабе целых материков удобнее компактная система Мюллера-Дембуа – Элленберга либо еще более обобщенные системы ФТР.

1.7. Формирование растительных сообществ

Рассмотрим образование (становление) конкретных фитоценозов на свободных (голых) участках. Различают первично свободные и вторично свободные участки земной поверхности, которым соответствуют первично свободные и вторично свободные экотопы.

Первично свободные участки (экотопы) в прошлом не заселялись растениями, субстрат их впервые становится пригодным для поселения растений, поэтому они практически лишены зачатков высших растений и фитоценозы на них могут формироваться лишь при поступлении диаспор со стороны. К первично свободным участкам относятся скальные обнажения, свежие речные наносы, территории, освобождающиеся при таянии ледников, участки обнажающегося дна морей и озер и т.д. В целом на Земле первично свободные участки занимают относительно небольшие площади.

Вторично свободные участки (экотопы) образуются в тех местах, где раньше уже существовала растительность, но была уничтожена в результате сильного воздействия внешнего фактора. Примерами вторично свободных участков являются свежие гари, незасеянные пашни и т.д. Постоянно возникающие вторично свободные участки занимают на земном шаре большие суммарные площади, особенно участки, связанные с деятельностью человека. На этих участках в большинстве случаев сохраняется почва вместе с микроорганизмами, мезофауной, различными зачатками растений (семенами, спорами, покоящимися подземными органами), поэтому формирование фитоценозов здесь в меньшей степени зависит от поступления диаспор извне и обычно протекает быстрее.

Каждый свободный участок, независимо от его происхождения, неизбежно заселяется видами растений, для ко-

торых условия данного участка становятся пригодными. Происходит это потому, что растения обладают способностью к беспредельному размножению и распространению своих диаспор в течение многих поколений.

Формирование растительных сообществ – это непрерывный процесс. Однако с известной долей условности его можно подразделить на несколько стадий, или фаз, которые во времени разграничиваются нечетко, но содержание их различается существенно.

В.Н. Сукачев (1938) выделял следующие стадии формирования фитоценоза.

1. *Отсутствие фитоценоза*: случайный состав видов, растущих отдельно друг от друга и не образующих сомкнутого покрова; взаимодействие между растениями отсутствует, влияние их на среду очень слабое; структура не выражена.

2. *Открытый фитоценоз*: видовой состав еще в значительной степени случаен и неустойчив, в нем много растений с легко распространяемыми семенами, много малолетников, среди многолетников преобладают вегетативно подвижные виды; растительный покров еще не сомкнут, но гуще, чем на предыдущей стадии; структура не выражена.

3. *Закрытый невыработавшийся фитоценоз*: значительная часть первых поселенцев выпадает и заменяется растениями, приспособленными к конкуренции, хотя видовой состав не вполне постоянен, так как идет внедрение новых видов; сомкнутость покрова увеличивается; взаимное влияние растений становится более заметным; горизонтальная структура характеризуется смешанно-пятнистым сложением, при котором в скопления особей одних видов проникают особи других видов; намечаются ярусы.

4. *Закрытый выработавшийся фитоценоз*: характеризуется диффузным сложением, при котором популяции всех видов перемешиваются; видовой состав становится постоянным, так как замкнутость фитоценоза, затрудняющая проникновение в него новых видов, резко возрастает; сомкнутость покрова увеличивается, вырабатывается определенная ярусная структура.

А.Л. Шенников (1964) различал три стадии формирования растительных сообществ.

1. *Пионерная группировка* – начальная стадия, на которой еще отсутствуют взаимоотношения между первыми малочисленными ценопопуляциями.

2. *Группово-зарослевое сообщество* – стадия, на которой численность особей в ценопопуляциях увеличивается, они имеют куртинное распределение, в куртинах между растениями возникают взаимоотношения.

3. *Диффузное сообщество* – стадия, на которой ценопопуляции перемешиваются, в результате чего возникает гомогенная структура, вырабатывается определенная система взаимоотношений видов.

Американские ученые различали шесть фаз формирования фитоценоза:

– *миграция* – нанос зачатков растений на свободный участок;
– *эцезис* – приживание и закрепление мигрантов на участке;
– *агрегация* – образование групп потомства вокруг материнских особей мигрантов;

– *инвазия* – внедрение растений из одних групп мигрантов в другие, перемешивание ценопопуляций;

– *конкуренция* – резкое увеличение численности и сомкнутости растений, формирование системы взаимоотношений между ними, и в первую очередь конкурентных отношений;

– *стабилизация* – формирование устойчивого растительного сообщества с определенной структурой и определенной фитоценотической замкнутостью, препятствующей внедрению новых видов.

Суммируя разные схемы членения процесса формирования растительного сообщества на первично свободных участках, можно выделить три процесса: поступление зачатков на участок; экотопический отбор; фитоценотический отбор.

1.7.1. Поступление зачатков растений на свободный участок. Процесс поступления зачатков растений на первично свободный участок составляет сущность начальной ста-

дии формирования фитоценоза. Видовой состав поступающих на участок зачатков растений обусловлен несколькими причинами.

Во-первых, видовой состав диаспор зависит от характера растительности окружающих территорий. Если участок окружен лесной растительностью, на него будут поступать зачатки лесных растений, если он находится в окружении степных сообществ, на него будут поступать зачатки степных растений, а если к нему примыкают пашни, он будет снабжаться зачатками сорных растений.

Во-вторых, видовой состав зачатков, поступающих на свободный участок, будет зависеть от способов распространения растениями диаспор.

Автохоры сами активно распространяют свои зачатки, механизм распространения их зачатков малоэффективен: за один прием семена распространяются от материнской особи обычно на десятки сантиметров, в лучшем случае – на несколько метров. У *аллохор* диаспоры распространяются пассивно, путем переноса ветром, водой, животными, человеком. Аллохоры обладают гораздо более эффективными механизмами распространения зачатков, которые могут удаляться от материнской особи на километры, десятки и сотни километров. Поэтому при зарастании свободных участков основную роль играют аллохоры, а среди них – анемохоры. Их зачатки могут поступать не только из соседних фитоценозов, но и с более или менее удаленных территорий.

Таким образом, любой первично свободный участок со временем снабжается зачатками разнообразных видов растений, дальнейшая судьба которых в большой степени зависит от особенностей экотопа свободного участка.

1.7.2. Экологический отбор. Из всего разнообразия зачатков растений прорастают и развиваются лишь зачат-

ки тех видов, для которых условия экотопа окажутся более или менее благоприятными. Эти растения называют *пионерными*. Зачатки остальных видов либо сразу погибают, либо остаются лежать на поверхности субстрата и в субстрате, сохраняя свою жизнеспособность, либо прорастают, но растения гибнут в молодом возрасте. В результате происходит так называемый *экотопический отбор* пионерных растений, т.е. отбор видов под влиянием абиотических экологических факторов (факторов неживой природы).

Наличие экотопического отбора очень четко проявляется при зарастании экотопов, расположенных по соседству, но резко различающихся по экологическим условиям. Такие экотопы, несомненно, характеризуются сходными режимами зачатков, так как располагаются рядом. Однако состав пионерных растений на них оказывается различным; на их отбор влияют такие факторы экотопа, как твердость субстрата, его механический и химический состав, засоленность, климатические условия.

Так, например, зарастание скальных обнажений начинается исключительно низшими организмами – цианобактериями, водорослями, лишайниками. Высшие растения здесь появляются много позже, после того как накопится, хотя бы на отдельных участках (в углублениях и трещинах скал), некоторое количество мелкозема и органики. При этом состав пионерных растений очень сильно зависит от химического состава твердых пород: на гранитных обнажениях, лишенных извести, пионерная флора будет иной, чем на обнажениях карбонатных пород.

При зарастании мягких субстратов, образованных рыхлыми осадочными породами, среди пионерных сразу появляются высшие растения, причем их видовой состав сильно зависит от механического состава и засоленности субстрата. Так, при зарастании прирусловых отмелей Верхне-

го Иртыша на галечниковых отложениях пионерными видами являются такие петрофиты, как хондрилла (*Chondrilla brevirostris*, *Ch. piptocoma*), гониолимон (*Goniolimon speciosum*), горноколосник (*Orostachys spinosa*), очиток (*Sedum hybridum*). Песчаные наносы заселяются псаммофитами – вейником ложнотростниковым (*Calamagrostis pseudophragmites*), дурнишником (*Xanthium strumarium*), полынью высокой (*Artemisia procera*). В составе пионерной флоры заиленных пляжей чаще всего присутствуют полевика побегообразующая (*Agrostis stolonifera*), клубнекамыш морской (*Bolboschoenus maritimus*), водолуб болотный (*Eleocharis palustris*).

Влияние засоленности субстратов на состав пионерных растений лучше всего наблюдается при зарастании обсохших степных соленых озер, окруженных гликофитной луговой и степной растительностью. Первыми поселяются галофиты, мигрировавшие с отдаленных галофитных растительных сообществ, а не луговые и степные растения, обитающие по берегам или вблизи усохшего озера. Семена последних, несомненно, заносятся на обсохшее дно озера, но не прорастают, не находя подходящих условий.

Следовательно, экотопический отбор определяет на основе имеющегося набора зачатков видовой состав пионерных растений – первых поселенцев на первично свободном участке. Позднее, при появлении потомства первых поселенцев, действие эитопического отбора распространяется и на него. В результате виды, более приспособленные к условиям экотопа, начинают численно преобладать, так как они интенсивно разрастаются и размножаются, в то время как менее приспособленные остаются в небольшом обилии.

Таким путем экотопический отбор устанавливает определенные количественные отношения между пионерными

растениями и формирует пионерную группировку. Так действие экотопического отбора определяет набор первых поселенцев на свободном участке, закрепление их потомства и количественные соотношения пионерных растений. Он играет важную роль при формировании фитоценоза.

1.7.3. Фитоценотический отбор. Со временем число особей пионерных растений на зарастающем участке увеличивается, что неминуемо ведет к сближению растений друг с другом вплоть до смыкания, что обуславливает два очень важных последствия: во-первых, растения начинают влиять друг на друга; во-вторых, растения начинают сильно изменять экотоп.

Пока на зарастающем участке пионерных растений мало и они далеко отстоят друг от друга, они не могут сильно изменить экотоп. Среда изменяется только в отдельных точках экотопа, в непосредственной близости от одиночных растений. Когда на зарастающем участке поселится много растений и они станут произрастать сближенно друг с другом, суммарное их влияние на экотоп оказывается значительным даже в случае их малых размеров (мхи или лишайники), существенно изменяются все факторы экотопа – тепловой, световой, солевой режимы, режим влажности. В результате *первичная, абиотическая среда* экотопа превращается в качественно новую *вторичную, биогенную среду*, называемую *фитосредой*. Под фитосредой понимают внутреннюю среду фитоценоза, созданную совокупным влиянием растений на абиотические факторы экотопа. Элементами фитосреды являются измененные влиянием растений световой режим, состав и движение воздуха, химические и физические свойства субстрата, тепловой и водный режимы.

Таким образом, под влиянием растений (и других живых организмов) экотоп, т.е. совокупность абиотических

экологических факторов, превращается в *местообитание*, или *биотоп*, т. е. совокупность абиотических и биотических факторов. При этом местообитание представляет собой не простую сумму абиотических и биотических факторов, а такой их комплекс, в котором живые организмы создают качественно новую среду.

По мере формирования фитосреды на зарастающем участке начинает действовать *фитоценотический отбор*, т.е. отбор, обусловленный факторами фитосреды и взаимоотношениями растений. Поэтому некоторые пионерные виды, приспособленные к экотопу, оказываются неприспособленными к фитосреде и выпадают из состава растительности зарастающего участка. Так ведет себя, например, по мере увеличения затенения в надземной сфере формирующегося сообщества большинство светолюбивых однолетников, нередко преобладающих среди пионерных растений.

С другой стороны, специфика фитосреды позволяет внедриться на зарастающий участок ряду других видов растений, которые замещают исчезающие пионерные растения. Новый набор видов оказывается нередко более многочисленным в связи с большей сложностью и большим разнообразием фитосреды по сравнению с абиотической средой экотопа. Фитосреда не в одинаковой степени благоприятна для вновь закрепившихся растений. Поэтому одни виды разрастаются обильно, другие менее обильно, а третьи виды представлены малочисленными ценопопуляциями. Так постепенно вырабатываются определенные количественные соотношения в новом наборе видов.

Фитосреда и взаимоотношения растений являются наиболее существенными признаками растительного сообщества, поэтому пока нет этих признаков на зарастающем участке, нет и самого сообщества, которое возника-

ет с оформлением данных признаков. В полевых условиях определить степень выработанности фитосреды и взаимовлияний растений возможно на основе учета некоторых косвенных признаков, прежде всего степени сомкнутости надземной массы растений. В качестве пороговой величины можно принять сомкнутость в 30 %.

Таким образом, фитоценотический отбор характеризуется следующими результатами: превращением экотопа в местообитание (биотоп), выработкой нового, окончательного состава видов и количественных соотношений между ними, формированием определенной структуры и определенной системы взаимоотношений растений друг с другом и со средой, превращением пионерной группировки в фитоценоз.

Некоторые фитоценологи не считают обязательным критерием растительного сообщества наличие в нем взаимоотношений растений и определенной структуры и к фитоценозам относят участки не только сложившегося, но и еще формирующегося растительного покрова: пионерные группировки, агрегации, проценозы и др.

Изучение формирования растительных сообществ тесно связано с вопросом о факторах сосуществования растений, другими словами, с вопросом о природе фитоценоза. В настоящее время основными факторами организации фитоценозов считаются (Миркин, Наумова, 1998):

- экотоп и его биотическая трансформация в местообитание (биотоп);
- взаимоотношения растений друг с другом, с микроорганизмами и животными;
- дифференциация видов по экологическим нишам;
- природные и антропогенные нарушения.

Акцентируя внимание на неодинаковой роли отдельных факторов, Б.М. Миркин разработал *полимодельную концепцию* организации фитоценозов и предложил различать шесть основных моделей.

Абиотическая S-модель отражает сообщества пациентов, формирующиеся в экстремальных экотопах, условия которых и являются главным фактором организации: фитоценозов, определяющим состав и количественное участие видов.

Биотическая S-модель соответствует сообществам верховых, болот, образованных также пациентами, где экстремальные условия (переувлажнение, бедность и высокая кислотность субстрата) обеспечиваются двумя факторами – экотопом и его трансформацией сфагновыми мхами.

C-S-модель отражает организацию лесных растительных сообществ, образованных виолентами (деревьями) и патентами (травы, мхи, лишайниками), в формировании которых первостепенную роль играют экотоп, взаимоотношения между растениями и дифференциация экологических ниш.

G-B-модель соответствует сообществам степных и саванновых экосистем, в которых главная организующая роль принадлежит экотопам и влиянию на растения крупных животных-фитофагов. При устранении или значительном ослаблении этого влияния степи сменяются зарослями степных кустарников, а саванны – ксерофильными редколесьями.

C-R-S-модель отражает организацию вторичных лугов и луговидных сообществ, в формировании которых первостепенное значение имеет экотоп. Кроме того, их существование поддерживается регулярными нарушениями. Таковы, например, регулярно используемые человеком вторичные луга лесной зоны, которые в случае прекращения сенокосения и выпаса замещаются лесными сообществами.

R-модель соответствует сообществам эксплерентов, формирующимся в условиях регулярных значительных нарушений, которые являются облигатным фактором их существования. Примером таких сообществ являются сегегальные и рудеральные фитоценозы, а также некоторые сообщества начальных стадий первичных и вторичных сукцессий.

ГЛАВА 2.

ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА (ФИТОЦЕНОЗА)

2.1. Состав растительных сообществ

Под составом растительного сообщества в широком смысле подразумевают наличие в нем различных совокупностей растений, объединяемых по каким-либо сходным признакам: видовому, популяционному, экологическому, биоморфологическому, фитоценотипному составу, а также по составу географических, флоро- и ценогенетических групп растений.

2.1.1. Видовой состав растительных сообществ. Каждый фитоценоз характеризуется особым видовым (флористическим) составом. Сложность или простота его определяется показателем *видового богатства*, или *видовой насыщенности*, под которой понимают число видов, приходящееся на единицу площади фитоценоза. Данный показатель является мерой *альфа-разнообразия*, т.е. биологического разнообразия на уровне фитоценоза. Зависимость видового богатства от площади учета определяется кривой регрессии (рис. 7).

Характер кривой свидетельствует о том, что для выявления видового состава растительного сообщества площадь учета не должна быть меньше определенного порогового значения, называемого *минимальным ареалом*, которое очень сильно зависит от размеров образующих це-

ноз растений и его горизонтальной структуры. Поэтому при установлении видового состава сообществ разных типов используются *пробные площади* (площади учета) неодинаковых размеров.

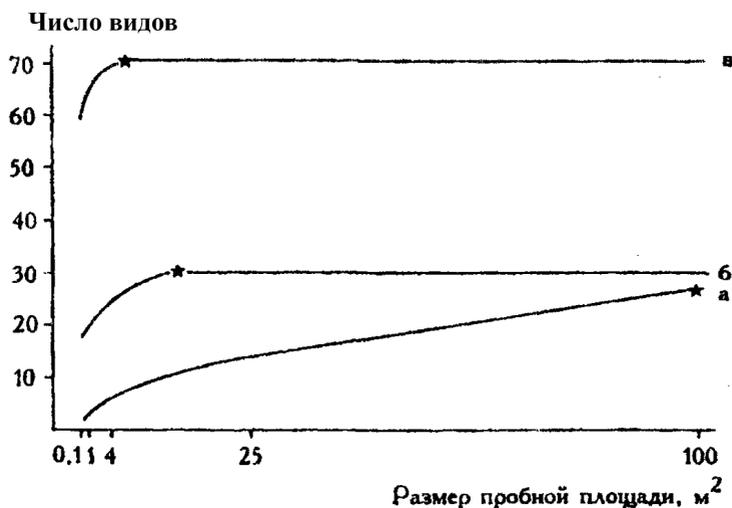


Рис. 7. Кривые отношения числа видов к площади учета для пустынной (а), сухостепной (б) и лугово-степной (в) растительности Монголии (по: Миркин, Наумова, 1998). Звездочкой обозначена точка кривой, соответствующая минимальному ареалу

Согласно традиционным методам полевой геоботаники видовой состав лесных сообществ выявляется при описании пробных площадей (0, 25 га), пустынных сообществ (0, 1 га), травяных (луговых и степных) сообществ (100 м²), моховых и лишайниковых (1 м²). В более поздних исследованиях дано статистическое обоснование использования более мелких пробных площадей для выявления видового состава и количественного участия видов. Например, рекомендуется при маршрутных исследованиях описывать лесные сообщества на площади 100–200 м², пустынные – 100 м², степные – 25 м², луговые – 4 м², моховые – 1 дм².

По значению показателя видовой насыщенности растительные сообщества можно разделить на три группы:

– флористически простые, состоящие из небольшого числа видов (до одного-двух десятков);

– флористически сложные, включающие многие десятки, а иногда и сотни видов; фитоценозы, занимающие по видовой насыщенности промежуточное положение.

Так, например, видовое разнообразие сосудистых растений в фитоценозах средней полосы России оценивается следующими цифрами: сенокосные луга – 40–60 видов, пастбищные луга – 20–30, сенокосные степи – 70–90, пастбищные степи – 20–40, сорные пашенные сообщества – 10–20, рудеральные сообщества – 5–15, широколиственные леса – 25–40, хвойные леса – 15–25 видов.

Обычно гораздо меньше в растительных сообществах содержится видов мхов, лишайников, водорослей, и больше гетеротрофных микроорганизмов – грибов, бактерий, актиномицетов (табл. 1).

Таблица 1

Полный видовой состав фитоценозов опустыненных степей Казахстана (по: Прокофьев, 2003)

Группа организмов	№ фитоценоза							
	1		2		3		4	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Цветковые растения	33	12,5	26	10,5	22	10,5	22	11,5
Мхи	2	0,8	0	0	1	0,5	0	0
Лишайники	12	4,6	15	6,0	19	9,0	14	7,0
Водоросли	26	9,9	42	17,0	24	11,5	8	4,5
Микроскопические грибы	85	32,3	85	34,5	71	34,0	74	39,0
Бактерии и актиномицеты	105	39,9	32	32,0	72	34,5	72	38,0
Всего	263	100	200	100	209	100	190	100

Видовое разнообразие растительных сообществ формируется под влиянием различных факторов. В естественных фитоценозах большое значение имеют общие физико-географические и исторические условия, от которых зависит видовое богатство флоры каждого конкретного района. Чем богаче флора района, тем больше будет видов-претендентов, способных поселиться в каждом конкретном фитоценозе. Так, например, видовая насыщенность фитоценозов влажных тропических лесов, формирующихся в условиях исключительно богатой тропической флоры, оценивается сотнями (до 2 000) видов высших растений, а видовое разнообразие сообществ сибирских таежных лесов, формирующихся на основе бедной бореальной флоры, варьирует, как правило, в пределах 15–30 видов. В рудеральных и сегетальных сообществах R-модели, образованных в основном синантропными видами, богатство или бедность флоры района не имеет особого значения.

На видовую насыщенность растительных сообществ влияют следующие факторы.

Характер местообитаний. Флористическое разнообразие растительных сообществ зависит от условий местообитаний: чем они благоприятнее, тем сложнее видовой состав, и наоборот, в неблагоприятных местообитаниях формируются флористически простые фитоценозы. Например, в ненарушенных растительных сообществах луговых степей европейской части России, связанных с умеренно увлажненными плодородными черноземными почвами, насчитывалось на 100 м² до 120 и более видов высших растений, тогда как в этих же районах по берегам водоемов с неблагоприятными сильно переувлажненными почвами или на солончаках формируются фитоценозы из 5–10 видов высших растений.

Таким образом, неблагоприятные факторы экотопа исключают возможность произрастания в нем многих видов

и создают так называемую *экотопическую замкнутость* фитоценоза, обуславливающую в данном случае простоту его видового состава. Поэтому вполне справедливо рассматривать видовую насыщенность растительного сообщества как *показатель экологической емкости местообитания*: чем больше в сообществе произрастает видов, тем выше емкость его местообитания, и наоборот.

На видовое разнообразие растительных сообществ оказывают влияние также ценотические условия, что проявляется, во-первых, в конкурентном исключении одних видов другими и, во-вторых, в образовании в сообществах специфической внутренней среды, препятствующей внедрению в них видов, не приспособленных к данной среде. Так, например, на месте уничтоженных темнохвойных лесов таежной зоны Западно-Сибирской равнины формируются производные березовые леса, в которых со временем береза вытесняется темнохвойными древесными породами. Вместе с ней исчезают из нижних ярусов и в дальнейшем отсутствуют некоторые ее спутники, не выносящие создаваемого в темнохвойных лесах значительного затенения, обильного хвойного опада, повышенной кислотности почвы. Данное явление, названное *ценотической замкнутостью* растительных сообществ, широко распространено в природе и особенно часто проявляется в тех фитоценозах, где имеются сильные доминанты, например в мертвопокровных буковых лесах, в зарослях тростника в дельтах рек.

При этом экотопический и ценотический аспекты замкнутости взаимосвязаны друг с другом и совместно определяют общую *экологическую замкнутость* фитоценоза и ограничивают емкость его местообитания.

Неоднородность местообитаний и переменность экологических режимов. В повышении видового богатства определенную роль играют также неоднородность

экотопа и колебание условий местообитания во времени. Очевидно, что неоднородность экотопа ведет к увеличению разнообразия ресурсов и, следовательно, к повышению видового богатства.

Переменность экологических режимов, особенно предсказуемые сезонные колебания климата, характерные для многих местообитаний, также повышает видовое разнообразие растительных сообществ, поскольку способствует дифференциации экологических ниш во времени. Примером таких сообществ являются сенокосные луга и степи средней полосы России, в которых, как было отмечено выше, флористическое богатство достигает соответственно 60 и 90 видов.

Богатство флористического состава растительных сообществ в гетерогенных и переменных местообитаниях объясняется тем, что в данных условиях ни один вид не может получить господство, в связи с чем ослабляется фитоценотический отбор, снижается фитоценотическая замкнутость сообщества и в него внедряется большое число видов. Напротив, в однородных и устойчивых местообитаниях нередко наблюдается сильное развитие некоторых популяций, вызывающих конкурентное исключение ряда видов и снижение видового разнообразия.

Факторы нарушений и антропогенных изменений сообществ и их местообитаний. На видовое разнообразие растительных сообществ могут оказывать влияние также животные и человек, главным образом через факторы нарушения (выпас, вытаптывание, выборочная рубка, вспашка и т.п.). В целом умеренные нарушения, ослабляющие позиции сильных конкурентов, повышают видовое богатство, способствуя внедрению видов со слабыми конкурентными возможностями, а высокая постоянная нагрузка нарушающего фактора обычно ведет к обеднению видового состава,

так как большинство видов не приспособлено к таким условиям. Так, например, при умеренном влиянии выпаса домашних животных флористический состав луговых и степных фитоценозов усложняется, а чрезмерная пастбищная нагрузка ведет к выпадению из травостоя большинства луговых и степных растений и замене их небольшим числом пастбищных видов.

Человек иногда сознательно уничтожает в растительных сообществах нежелательные для него растения и тем самым упрощает их видовой состав. Так, например, поступают при очистке от сорняков агрофитоценозов. В других случаях, напротив, человек вводит в состав естественных сообществ новые, полезные для него растения, усложняя видовой состав. Так поступают при улучшении состава естественных лугов путем подсева ценных кормовых трав.

Чаще всего человек сознательно или бессознательно влияет на местообитание, изменяет его и тем самым вызывает изменение видового состава фитоценозов: удобряя луга, осушая болота, орошая естественные сообщества степей и пустынь и т.д., человек изменяет местообитания, что вызывает изменение видового состава фитоценозов.

Следует отметить, что нарушения имеют не только зоо-генную и антропогенную природу, они могут быть вызваны также другими факторами, и все они влияют на видовое разнообразие фитоценозов разных моделей организации.

Возраст растительных сообществ. Видовое богатство фитоценозов разных моделей организации увеличивается с их возрастом, но не в одинаковой мере и в разных временных масштабах. При восстановлении нарушенных сообществ R-модели процесс протекает быстро, измеряясь отдельными годами или десятками лет, а при развитии естественных растительных сообществ в голоцене – тысячами лет.

Режим поступления диаспор растений в сообщество. Видовое разнообразие растительного сообщества может зависеть также от режима поступления зачатков растений на его территорию извне, что, прежде всего, определяется ландшафтным положением сообщества. Чем разнообразнее и в большем количестве поступают в фитоценоз зачатки растений со стороны, тем выше вероятность того, что данный фитоценоз будет богаче флористически. И хотя эта закономерность не всегда реализуется в природе, тенденция ее проявления сохраняется постоянно.

В естественных растительных сообществах далеко не всегда имеются жизнеспособные зачатки тех видов растений, которые могли бы в них произрастать. В связи с этим введены понятия *флористической полночленности* и *флористической неполночленности* фитоценозов и предложено различать полночленные и неполночленные фитоценозы.

Выделяются следующие типы растительных сообществ.

1. *Туземно-полночленные фитоценозы* включают все виды местной флоры, способные в них произрастать. Такие фитоценозы следует искать среди устойчивых экотопически и фитоценотически замкнутых сообществ, формирующихся в крайне неблагоприятных условиях экотопа или местобитания. Примером первых являются солончаковые ценозы, а вторых – некоторые сообщества олиготрофных сфагновых болот.

2. *Скрытнеполночленные фитоценозы* не содержат лишь отдельных необильных видов, которые в случае их присутствия здесь играли бы ничтожную, незаметную роль; к таким фитоценозам относятся большинство сформировавшихся луговых, болотных и других сообществ.

3. *Явнонеполночленные фитоценозы* не содержат ряда видов местной флоры, способных в них произрастать. При

поступлении зачатков естественным путем или с помощью человека эти виды приживаются в данных фитоценозах и нередко могут обильно разрастаться.

Установлено, что абсолютно полночленных фитоценозов, включающих все виды, способные в них произрастать, по-видимому, не существует в природе, так как в любом случае найдутся виды из других флористических областей, способные произрастать в том или ином конкретном сообществе. Об этом свидетельствуют факты широкого распространения и внедрения в естественные фитоценозы видов, случайно занесенных человеком из других регионов.

Для решения вопроса о полночленности или неполночленности фитоценозов требуются длительные наблюдения за судьбой подсеянных или подсаженных новых видов, чтобы убедиться в результатах их приживания. Данный вопрос имеет практическое значение, так как с наличием флористической неполночленности фитоценозов связаны возможности сознательного введения в естественные растительные сообщества полезных человеку растений, успешная борьба с сорняками, повышение продуктивности природных сенокосов и пастбищ и решение ряда других задач рационального использования растительности.

Основные закономерности изменения видового разнообразия растительных сообществ:

- видовое богатство уменьшается от экватора к полюсам, с подъемом в горы, а в водных экосистемах – с глубиной;
- видовое богатство увеличивается в ходе сукцессий от невыработавшихся и неустойчивых серийных фитоценозов вплоть до климакса (равновесного, устойчивого состояния растительного покрова) или до предклимаксовой стадии.

В действительности наблюдаются отклонения от указанных градиентов.

2.1.2. Ценопопуляции. В определении понятия *популяция растений* ботаники используют два подхода – генетический и экологический. Под *генетической (менделевской) популяцией* понимают совокупность особей вида, связанных друг с другом отношениями панмиксии и обладающих единым генофондом. Поскольку границы такой популяции в природе определить практически невозможно, в экологии растений и в фитоценологии пользуются понятием *локальная популяция*, или *ценопопуляция*.

Ценопопуляция объединяет совокупность особей вида в пределах одного экотопа (местообитания), занятого определенным фитоценозом. В большинстве случаев ценопопуляция составляет лишь часть генетической популяции и обладает признаками и свойствами последней. Однако, в отличие от генетической популяции, ценопопуляция имеет более или менее выраженные границы, устанавливаемые по границам растительного сообщества и соответствующего ему экотопа. Таким образом, в ценопопуляции особи вида объединены не только генетическими связями, но и условиями местообитания.

Понятие ценопопуляции было разработано в сороковых – начале пятидесятих годов прошлого века (Т.А. Работнов и др.), а термин «ценопопуляция» был введен в науку позже В.В. Петровским и А.А. Корчагиным. В дальнейшем учение о ценопопуляции интенсивно развивалось А.А. Урановым, его учениками и последователями.

К настоящему времени сформировалось представление о ценопопуляции как одном из основных элементов состава фитоценоза, а сам фитоценоз нередко определяется как система ценопопуляций, связанных друг с другом и со средой. Каждая ценопопуляция занимает свою экологическую нишу. При совместном произрастании видов в растительном сообществе ниши ценопопуляций частично перекрываются, но их центры всегда дифференцированы.

Ценопопуляция представляет собой гетерогенное образование. Она состоит из особей, различающихся по генотипу, происхождению (генеты и раметы клональных растений, гаметофиты и спорофиты споровых растений), морфологии, возрасту, размерам, жизненному состоянию, реакции на внешние воздействия, у двудомных растений – по полу (мужские и женские особи) и т.д. Считается, что внутренняя дифференциация ценопопуляции повышает ее приспособленность к местообитанию, позволяет полнее использовать ресурсы и является фактором устойчивости.

В связи с непрерывностью растительного покрова и слабой дискретностью естественных фитоценозов ценопопуляции одного вида из соседних фитоценозов оказываются связанными постепенными, континуумообразными переходами и нечетко отграничиваются друг от друга.

Каждая ценопопуляция занимает в растительном сообществе определенное положение, т.е. играет определенную роль, которая зависит прежде всего от следующих ее признаков: количественного участия, характера распределения в сообществе, возрастного состава, фенологического состояния, жизненного состояния, степени влияния на среду.

2.1.2.1. Количественное участие ценопопуляций в растительных сообществах, называемое в отечественной фитоценологии *обилием*, выражается различными показателями – численностью особей на единицу площади (плотностью), проективным покрытием поверхности почвы их надземными частями, массой.

Количественное участие любой конкретной ценопопуляции зависит от эколого-биологических особенностей представляемого ею вида и характера экотопа, а также от всей сложной системы взаимоотношений растений друг с другом и со средой. Разные ценопопуляции присутствуют

в сообществах в неодинаковом количестве и с данной точки зрения подразделяются:

- на *доминантные* – господствующие;
- *субдоминантные* – умеренно обильные (согосподствующие);
- недоминантные (*сопутствующие*) – необильные.

В конкретных растительных сообществах может присутствовать разное число доминантных ценопопуляций (от одной до десяти), что позволяет различать фитоценозы *монодоминантные*, *дидоминантные* и *полидоминантные*.

В степных сообществах Тувы набор доминантов одинаков в надземной и подземной сферах только в сложившихся (терминальных) фитоценозах, существующих в более или менее благоприятных условиях. В сообществах, связанных с крайне неблагоприятными местообитаниями или находящихся на ранних стадиях сукцессионного процесса, наблюдается несовпадение видового состава доминантов в надземной и подземной сферах, причем в последней число их обычно больше, чем в надземной.

Учитывая, что количественное участие доминантных ценопопуляций на лугах может варьировать в широких пределах, Т.А. Работнов (1974) предложил различать несколько категорий доминантов:

- *устойчивые абсолютные доминанты* – растения, ежегодно превосходящие по массе своих надземных органов все остальные ценопопуляции вместе взятые;
- *эпизодические абсолютные доминанты* – ценопопуляции, создающие в отдельные годы свыше 50 % общего урожая;
- *доминанты первого ранга* образуют от 20 до 50 % общего урожая;
- *доминанты второго ранга* (дополняющие доминанты) дают от 5 до 25 % общего урожая.

В некоторых растительных сообществах вообще бывает трудно выделить доминанты, так как основная фитомасса в них распределяется между многими (5–10) ценопопуляциями, присутствующими примерно в одинаковом обилии. В таких случаях говорят о *группах доминирования*, относя к последним группы видов одной жизненной формы и сходной экологии. Так, например, на остепненных лугах поймы Иртыша выделяется группа доминирования, включающая такие корневищные мезофильные растения, как пырей ползучий (*Elytrigia repens*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), мятлик узколистный (*Poa angustifolia*), осока ранняя (*Carex praecox*).

Доминантные ценопопуляции способны формировать далеко не все виды. Из 20 000 видов сосудистых растений флоры СССР доминантами могут выступать в определенных условиях лишь 1 400 видов, что составляет 7 %. Однако доминанты играют большую роль в образовании растительного покрова Земли и в функционировании конкретных растительных сообществ. Многие из них к тому же являются полезными растениями и имеют важное значение в жизни человека, поэтому заслуживают первоочередного внимания при любом изучении сообществ.

Недоминантные (сопутствующие) ценопопуляции заслуживают внимания при изучении растительных сообществ прежде всего потому, что представляют подавляющее большинство видов в сообществе и нередко в сумме дают до 50 % и более всей фитомассы. Кроме того, недоминанты позволяют полнее использовать ресурсы местообитания и часто выступают в качестве индикаторов тех или иных факторов.

2.1.2.2. Распределение ценопопуляций в растительных сообществах. В настоящее время принято различать четыре основных типа распределения ценопопуляций (рис. 8): регулярное, случайное, контагиозное, клинальное, хотя ни один из них обычно не проявляется в чистом виде.

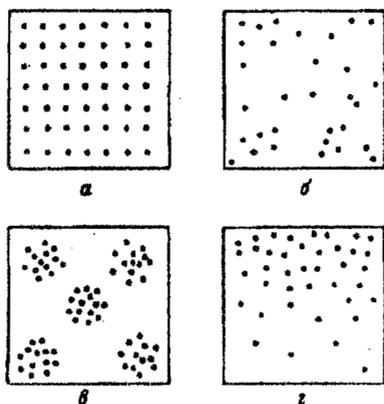


Рис. 8. Основные типы распределения ценопопуляций:
а – регулярное; *б* – случайное; *в* – контагиозное; *г* – клинальное

Регулярное распределение характеризуется тем, что особи ценопопуляции находятся друг от друга примерно на одинаковом расстоянии. В естественных растительных сообществах такой тип распределения, по-видимому, не встречается, но зато характерен для ряда агрофитоценозов.

Случайное распределение, при котором каждая особь ценопопуляции имеет одинаковую вероятность встретиться в любой точке растительного сообщества. Такой тип распределения в естественных сообществах встречается нередко. Регулярное и случайное распределения относятся к категории равномерного распределения.

Контагиозное (пятнистое) распределение характеризуется явно неравномерным распределением ценопопуляции, когда в одних точках особи образуют скопления (группы), а в других точках – разрежены или отсутствуют. Такой тип распределения ценопопуляции является преобладающим в естественных растительных сообществах. Степень контагиозности в распределении ценопопуляций может сильно варьировать от резкой пятнистости до слабовыраженной контагиозности.

Клиновое распределение проявляется в постепенном направленном изменении плотности особей ценопопуляции и обуславливается постепенным изменением среды в пространстве. Возможны два варианта клинового распределения: *случайно-клиновое* распределение отдельных особей и *контагиозно-клиновое* распределение их скоплений. Клиновое распределение ценопопуляций встречается в природных сообществах нередко.

Контагиозный и клиновый типы относятся к неравномерному распределению ценопопуляций, которое способствует более полному использованию ресурсов гетерогенных местообитаний и дифференциации экологических ниш, что снижает напряженность межвидовой конкуренции.

Неравномерность распределения растений в фитоценозах зависит от нескольких причин и прежде всего от особенностей их размножения и формы роста. Предложено различать два типа произрастания растений:

– *одиночное*, при котором особи ценопопуляции растут обособленно друг от друга, развивая от корня один, иногда два-три побега, и размножаются исключительно генеративным путем;

– *групповое*, которое характеризуется тем, что отдельные особи или их побеги растут скученно, группами.

Различают основные формы группового произрастания:

– *пучок (куст)* – от одного корня отходит несколько, но немного побегов в виде пучка;

– *дерновина (подушка)* – от короткого корневища отходит большое число побегов, образующих более или менее плотную кочку;

– *латка* – рыхлая группа побегов, которые отходят от узлов длинных корневищ или ползучих стеблей;

– *куртина* – совокупность скученных особей, которые, разрастаясь от корневищ, корней или других органов веге-

тативного размножения, теряют между собой связь и существуют в виде отдельных индивидуумов (рамет);

– *пятно* – групповое распределение особей по причине неравномерного распределения зачатков растений.

Неравномерность распределения ценопопуляций может быть обусловлена неоднородностью экотопа в разных точках, в которых особи находят неодинаковые условия существования. Этот фактор имеет очень широкое распространение, так как в природе подавляющее число наземных экотопов характеризуется той или иной гетерогенностью, связанной с неоднородностью микрорельефа, механического состава, увлажнения почв и т.д.

Взаимоотношения растений друг с другом также являются фактором неравномерного распределения их в растительных сообществах. Особенно большое влияние оказывают сильные эдификаторы на ассектаторов, вызывая приуроченность ассектаторов-эдификаторофилов к участкам с сильно выраженной фитосредой и локализацию ассектаторов-эдификаторофобов в местах с ослабленным фитоценоотическим режимом.

Неравномерность распределения ценопопуляций может быть связана с деятельностью животных (землерои, муравьи, травоядные и т.п.) и человека.

Таким образом, распределение ценопопуляций в растительных сообществах зависит от многих факторов, оказывается достаточно разнообразным и в конечном счете определяет характер горизонтальной структуры фитоценозов.

2.1.2.3. Возрастной состав ценопопуляций. В ботанике различают два подхода к определению возраста растений, в соответствии с чем говорят об *абсолютном*, или *календарном*, *возрасте*, представляющем отрезок времени с момента возникновения особи до момента наблюдения, и *биологическом возрасте*, или *возрастном состоянии*, которое ха-

рактирует определенную степень онтогенетического развития особи, ее возрастной уровень. Возрастное состояние особи всегда связано с ее календарным возрастом, так как онтогенез растений протекает во времени. Однако границы определенных отрезков абсолютного возраста и возрастных состояний обычно не совпадают, так что особи разного абсолютного возраста могут пребывать в одном возрастном состоянии, и наоборот, особи одинакового абсолютного возраста могут относиться к разным возрастным состояниям.

Чаще всего оказывается, что знание возрастного состояния позволяет лучше определить биологическую роль особи в ценопопуляции, чем знание ее абсолютного возраста. Кроме того, определение абсолютного возраста травянистых растений и большинства видов кустарников сопряжено с большими трудностями, в то время как принципы определения возрастных состояний растений разработаны хорошо, выявлены количественные морфологические признаки, скоррелированные с определенными возрастными состояниями, которые позволяют быстро и надежно определить биологический возраст растений. Поэтому при изучении возрастного состава ценопопуляций обычно учитывается не абсолютный возраст, а возрастное состояние образующих ценопопуляцию особей.

О разновозрастности древесных пород в лесных сообществах лесоведы знали издавна и использовали эти сведения при решении некоторых теоретических и прикладных задач.

Согласно представлениям отечественных ученых, весь жизненный цикл развития растений (их онтогенез) можно разделить на возрастные периоды и возрастные фазы (состояния) – латентный, виргинильный, генеративный, сенильный – и возрастные фазы (состояния) – проростки, ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные, молодые генеративные, зрелые генеративные, старые генеративные, субсенильные, сенильные растения (табл. 2).

Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называют *возрастным спектром* ценопопуляции. Он может быть выражен в абсолютных числах или в процентах от общего числа особей ценопопуляции и представлен в виде графика, гистограммы, таблицы.

Таблица 2

**Расчленение жизненного цикла растений
на возрастные периоды и фазы
(по: Смирнова и др., 1976; Жукова, 1987)**

Период Онтогенеза	Возрастное состояние особей	Условное обозначение
Латентный (первичного покоя)	Покоящиеся семена	se
Виргинильный (предгенеративный)	Проростки	p
	Ювенильное	j
	Имматурное	im
Генеративный	Виргинильное (взрослое вегетативное)	v
	Молодое (раннее) генеративное	g^1
	Среднее (зрелое) генеративное	g^2
Сенильный (старческий)	Старое (позднее) генеративное	g^3
	Субсенильное	ss
	Сенильное	s
	Отмирающие особи	sc

В зависимости от соотношения возрастных групп выделяются три типа ценопопуляций:

– инвазионные – состоят из молодых особей, не достигших половозрелого состояния и не дающих генеративного потомства;

– нормальные – характеризуются гармоничным соотношением молодых, половозрелых и стареющих особей;

– регрессивные – преобладают стареющие особи при полном или почти полном отсутствии молодых.

Принадлежность ценопопуляций к определенному возрастному типу характеризует ее позицию и жизнеспособность в растительном сообществе. Отсутствие молодых особей в регрессивной ценопопуляции свидетельствует об отсутствии ее возобновляемости, потере ценотической роли и возможности скорого выпадения из сообщества. Отсутствие половозрелых особей при наличии молодых в инвазионной ценопопуляции свидетельствует о том, что в данный момент ценопопуляция находится в стадии внедрения в фитоценоз; пока она не играет большой роли, но в будущем при успешном внедрении в фитоценоз ситуация может измениться в сторону усиления позиции данной ценопопуляции. Наличие различных возрастных групп в нормальной ценопопуляции свидетельствует об устойчивом ее положении в фитоценозе, о возможности ее существования за счет естественного возобновления.

Анализ возрастного состава ценопопуляций позволяет выяснить современное состояние ценопопуляций и сообществ, прогнозировать направление их дальнейшего развития, разрабатывать режим рационального использования, решать задачи их оптимизации и охраны.

2.1.2.4. Фенологическое состояние ценопопуляций.

Каждый растительный организм в течение вегетационного периода проходит ряд стадий сезонного роста и развития, начиная от прорастания генеративных зачатков или от возобновления роста перезимовавших почек и побегов до отмирания растения или подготовки к новому зимнему периоду. Эти стадии развития растений, адаптированные к сезонной динамике факторов среды, называют *фенологическими фазами*, или *фенофазами*. У цветковых растений различают следующие фазы:

– *вегетативного развития*: начало сокодвижения; набухание почек; начало роста побегов; зеленение листовых почек; разворачивание листьев; летняя потеря листвы; лет-

ний покой (летняя диапауза); засыхание отдельных побегов; разворачивание листьев после летнего покоя; закладка почек; начало осеннего окрашивания листьев; осенняя окраска листьев; начало листопада; листопад; окончание листопада; полная потеря листьев; зимнее отмирание побегов; зимняя диапауза; мертвое растение;

– *генеративного развития*: набухание цветочных почек; разворачивание цветочных почек; раскрытие первых цветков; массовое цветение; конец цветения; начало завязывания плодов; массовое завязывание плодов; созревание плодов; появление первых зрелых плодов; массовое созревание плодов; начало опадания плодов или семян; конец опадания плодов или семян; плодоношение закончено; у растений нет признаков генерации.

В полевых условиях удобно использовать более простую шкалу фенофаз (табл. 3), чтобы изучать фенологическое развитие отдельного растения (особи), отдельной ценопопуляции и фитоценоза в целом. Оценка фенологической фазы ценопопуляции производится по состоянию образующих ее особей, а фенологического состояния фитоценоза – по фенологическому состоянию входящих в него ценопопуляций.

Таблица 3

Упрощенная шкала фенофаз (по: Быков, 1973)

Вегетативное состояние	Индекс	Генеративное состояние	Индекс
В зачатках	°	Появление соцветий и спораносов	↑
Всходы, почки	^	Бутонизация	∩
Начало вегетации	→	Начало цветения	∩
Вегетация	–	Полное цветение	○
Конец вегетации	←	Конец цветения	∩
Перерыв вегетации, покой	=	Созревание плодов и спораносов	+
Отмирание	v	Зрелые плоды и спораносы	•
Мертвые растения	x	Осыпание плодов и семян	∪

Результаты фенологических исследований, проводимых на стационарах, изображают в графической форме в виде так называемых *фенологических спектров (феноспектров)*, на которых показываются последовательность и длительность прохождения фенологических фаз особи, ценопопуляции или фитоценоза в целом. На рис. 9 представлены примеры феноспектров четырех ценопопуляций.

Характер фенологических спектров зависит, с одной стороны, от видовой специфичности растений, с другой стороны, от особенностей сезонных изменений экологических условий. Анализ феноспектра на фоне изменения среды позволяет оценить состояние и экологическую нишу ценопопуляции, фенофазное состояние ценопопуляции, годовой цикл ее развития, изменение роли в течение вегетационного периода. Анализ фенологических спектров всех ценопопуляций растительного сообщества является одной из важных характеристик его сезонной динамики.

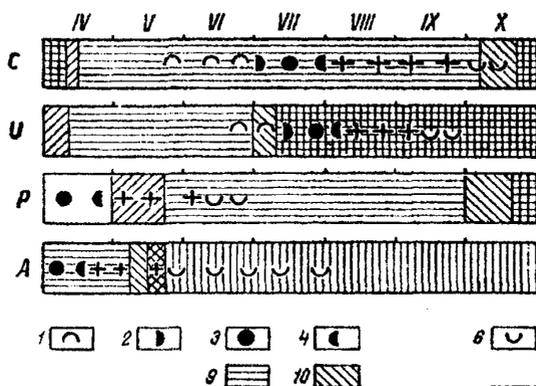


Рис. 9. Фенологические спектры: E – *Ceratoides papposa*; U – *Ungernia sewerzowii*; P – *Populus tremula*; A – *Alyssum turkestanicum* (по: Быков, 1983). Генеративные фазы: 1 – бутонизация; 2 – начало цветения; 3 – цветение; 4 – конец цветения; 5 – созревание плодов; 6 – осыпание плодов и семян. Вегетативные фазы: 7 – состояние покоя; 8 – начало вегетации; 9 – вегетация; 10 – конец вегетации; 11 – отмирание; 12 – мертвое растение. Римские цифры IV–X – месяцы

2.1.2.5. Жизненность ценопопуляции зависит от жизненного состояния образующих ее особей, которое определяется свойствами, проявляющимися в мощности особей и различных перспективах их развития. Жизненное состояние особи характеризуется такими показателями, как высота, число и степень разветвленности побегов, масса растения, размер листовых пластинок, степень облиственности, число генеративных побегов, число жизнеспособных почек и т.д.

Под *жизненностью* (*жизненным состоянием, или виталитетом*) ценопопуляции понимается интегральная характеристика, отражающая степень развития (процветания или угнетения), устойчивости и продуктивности ценопопуляции. Жизненность ценопопуляции характеризуется рядом качественных и количественных параметров, таких как возрастной состав, численность (плотность), фитомасса, проективное покрытие, средневзвешенная высота побегов, средневзвешенный диаметр стеблей или дерновин, средневзвешенная генеративность и т.д.

Применяются три методических подхода к оценке жизненного состояния ценопопуляций:

- глазомерная оценка по состоянию основной массы особей;
- изучение жизненного состояния модельных особей;
- изучение жизненного состояния всех особей на определенной учетной площади растительного сообщества.

Существует несколько шкал глазомерной оценки жизненности ценопопуляций.

В качестве примера приведем шкалу В.Н. Сукачева (1961):

- ценопопуляция развивается вполне нормально, проходя весь жизненный цикл до плодоношения включительно; особи достигают своих обычных размеров – «вп. н.»;
- ценопопуляция плодоносит, но ее особи не достигают своих обычных размеров – «п. н.»;

– ценопопуляция вегетативно развита нормально, но не плодоносит – «не пл.»;

– ценопопуляция не плодоносит и сильно угнетена в вегетативной сфере – «сл.».

Простой количественный метод оценки жизненного состояния ценопопуляций Ю.А. Злобина:

– выбирается один из важных признаков жизненного состояния ценопопуляции (масса растений, высота и т.п.), который замеряется у 25–50 модельных особей;

– по этим данным растения группируются в три класса виталитета – крупные (а), средние (b) и мелкие (с) особи;

– рассчитывается процентное участие разных классов, и по их соотношению определяется жизненность ценопопуляции по трехбалльной шкале: *процветающие* – преобладают особи первого класса (а), *равновесные* – особи всех классов (а, b, с) встречаются примерно в одинаковом количестве, *депрессивные* – преобладают особи третьего класса (с).

Жизненность ценопопуляций изменяется во времени и при переходе от одного растительного сообщества к другому, поэтому изучение жизненного состояния помогает определить положение и роль каждой ценопопуляции в конкретном фитоценозе и прогнозировать на обозримое будущее ее состояние и развитие.

2.1.2.6. Влияние ценопопуляций на среду и другие ценопопуляции. Каждая ценопопуляция в растительном сообществе играет определенную роль в воздействии на среду и на популяции других видов. Фитоценологи выделяют совокупности ценопопуляций разных видов, оказывающих сходное (по величине) влияние на среду и играющих сходную роль в жизнедеятельности фитоценозов. В.Н. Сукачев предложил назвать их фитосоциальными типами, или *фитоценотипами*.

Среди отечественных ботаников и экологов наиболее популярна приводимая ниже система популяционных фитоценотивов.

1. *Эдификаторы* – ценопопуляции, слагающие основу растительного сообщества, играющие главную роль в формировании фитосреды, оказывающие большое влияние на другие ценопопуляции. Они являются доминантами и образуют основную фитомассу в сообществе:

1. 1. *собственно эдификаторы* – единоличные эдификаторы главных ярусов, например ценопопуляция сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в сосновом лесу;

1. 2. *создификаторы* – коллективные эдификаторы в главных ярусах, например ценопопуляции сосны сибирской (*Pinus sibirica*) и пихты сибирской (*Abies sibirica*) в пихтово-кедровом темнохвойном лесу;

1. 3. *субэдификаторы* – эдификаторы подчиненных ярусов, например ценопопуляция брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) в сосняке брусничном.

Все эдификаторы подразделяются на *автохтонные* (эдификаторы естественных ненарушенных сообществ) и *дигрессивные* (эдификаторы нарушенных фитоценозов).

2. *Ассектаторы* – ценопопуляции, характерные для растительного сообщества, постоянно присутствующие в нем, но не обильные и потому не имеющие большого фитоценотического значения:

2. 1. *эдификаторофилы* – ассектаторы, хорошо приспособленные к фитосреде, создаваемой эдификаторами, например, необильные ценопопуляции тенелюбов – кислички (*Oxalis acetosella*), седмичника (*Trientalis europaea*), линнеи северной (*Linnaea borealis*) в темнохвойных лесах с зеленомошниковым напочвенным покровом;

2. 2. *эдификаторофобы* – ассектаторы, не приспособленные к фитосреде, создаваемой эдификаторами. В фито-

ценозах они локализуются на участках с ослабленным влиянием эдификаторов, например, светолюбивые растения, отмечаемые в прогалинах (окнах) древостоя тенистых темнохвойных лесов.

3. *Адвентивные растения* – ценопопуляции случайные, заносные, не свойственные данному растительному сообществу, быстро исчезающие из него, например полевые сорняки на естественных лугах, крапива (*Urtica dioica*) в водораздельных лесах и другие.

Один и тот же вид в разных сообществах может быть отнесен к различным фитоценотипам в зависимости от роли его конкретных ценопопуляций. Например, ценопопуляция сосны (*Pinus sylvestris*) в сосновом лесу является эдификатором, а на верховом сосново-сфагновом болоте – ассектатором; доминантная ценопопуляция брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) в сосняке брусничном – субэдификатор, а малочисленная популяция этого же вида в сосняке лишайниковом – ассектатор.

Поскольку понятие фитоцено типа приложимо к конкретным ценопопуляциям, постольку для них приложимо название *популяционных фитоцено типов*.

2.1.3. Типы эколого-фитоцено тических стратегий растений. В середине XIX в. ботаники обратили внимание на неодинаковое «поведение» и роль разных видов в образовании растительного покрова и стали разделять растения с данной точки зрения на определенные группы.

Ю. Лоренц предложил различать *организующие* и *случайные* растения.

Дж. Макклиод разделил растения по способу выживания на *капиталистов* – многолетников, затрачивающих основную энергию на поддержание взрослых особей, и *пролетариев* – однолетних растений, выживающих за счет образования большого количества семян.

Н.В. Высоцкий и И.К. Пачосский также выделили две группы видов: 1) *превалиды*, или *компоненты*, – постоянно присутствующие многолетние растения, определяющие основные признаки растительных сообществ; 2) *ингредиенты* – однолетники, в активном состоянии присутствующие в сообществах не ежегодно, резко меняющие свое обилие по годам, заполняющие промежутки между превалидами и потому не играющие важной роли в фитоценозах.

Главная заслуга в решении вопроса о типах стратегий растений принадлежит Л.Г. Раменскому и Дж. Грайму.

Л. Г. Раменский (1938) выделил три ценобиотических типа растений.

1. *Виоленты* («силовики») – растения, обладающие высокой энергией жизнедеятельности. Они быстро захватывают территорию и прочно удерживают ее за собой, подавляя и заглушая своих соперников, образно названы «львами растительного мира». К виолентам относят большинство древесных пород, многие крупные корневищные и дерновинные травы, особенно виды мезофильной экологии. В целом все виоленты обнаруживают высокую конкурентную способность, которая, однако, реализуется лишь в более или менее благоприятных условиях ненарушенных местообитаний.

2. *Пациенты* («верблюды») – растения, не отличающиеся особой энергией жизнедеятельности, но устойчивые к неблагоприятным условиям, поэтому способные формировать растительные сообщества в экстремальных местообитаниях. Типичными пациентами являются гидрофиты, галофиты, многие ксерофиты.

Данный фитоценотип подразделяется на два подтипа:

а) *пациенты экотопические* – виды, способные переносить абиотический стресс и обладающие развитым физиолого-биохимическим аппаратом оптимального ис-

пользования скудных ресурсов, например виды пустынь, тундр, галофиты, наскальные растения;

б) *пациенты фитоценотические* – виды, испытывающие и приспособленные выдерживать фитоценотический стресс со стороны конкурентов, например лесные тенелюбы, ацидофилы сфагновых болот и т.д.

3. *Эксплеренты* («шакалы») – растения низкой ценотической мощности и не устойчивые к экстремальным условиям. Они не выдерживают конкуренции с виолентами и поэтому в ненарушенных фитоценозах отсутствуют или представлены малочисленными ценопопуляциями. Вместе с тем эксплеренты обладают рядом приспособлений, позволяющих им быстро размножаться или разрастаться и занимать освободившиеся экологические ниши в нарушенных сообществах, образуя в них основную фитомассу. Однако эксплеренты не могут долго господствовать в фитоценозе и при восстановлении численности виолентных ценопопуляций вытесняются последними совсем или переходят в разряд подчиненных ценопопуляций. К эксплерентам относят сорные растения и виды ранних стадий сукцессий, заселяющие лесные гари и вырубки: березу (*Betula*), осину (*Populus tremula*), иван-чай (*Chamerion angustifolium*), а также полевую стелющуюся (*Agrostis stolonifera*), ситник лягушачий (*Juncus bufonius*), разрастающиеся на прирусловых отмелях.

Данный фитоценотип подразделяется на два подтипа:

а) *эксплеренты ложные* – однолетники пустынь, дающие вспышки развития в периоды дождей, степные эфемеры, эфемероиды листопадных лесов и т.д.;

б) *эксплеренты настоящие* – рудеральные виды в узком смысле, приспособленные к жизни в условиях нарушенных растительных сообществ.

Эксплеренты существуют в условиях регулярных нарушений растительного покрова под влиянием пожаров, за-

сух, застоя воды, массового размножения фитофагов и т.д. Успешное разрастание эксплерентов в нарушенных фитоценозах связано с такими их эколого-биологическими особенностями, как способность семян длительное время сохранять всхожесть и накапливаться в почве, быстрый налет семян из других местообитаний, способность к интенсивному вегетативному разрастанию и размножению. Эксплеренты имеют большое значение в быстром формировании временных сообществ на месте уничтоженной или нарушенной растительности, а в некоторых случаях они создают благоприятные условия для возобновления растений, свойственных исходной коренной растительности.

Ценобиотические типы Л.Г. Раменского представляют собой совокупности видов, сходных по способу выживания и поддержания ценопопуляций в разных местообитаниях, которые определяются наследственными, более или менее стабильными для каждого вида эколого-биологическими особенностями. Поскольку каждый вид в целом относится к какому-то одному ценотипу, было предложено называть их *видовыми фитоценотипами*; *типами стратегии жизни* растений; *типами эколого-фитоценотических стратегий* растений; *функциональными типами растений*.

Значительно позже Л. Г. Раменского английский эколог Дж. Грайм предложил различать три типа эколого-фитоценотических стратегий растений, которые полностью совпадают с ценотипами Л.Г. Раменского (*конкуренты* соответствуют виолентам, *толеранты* – патентам, *рудералы* – эксплерентам), и развил идеи русского ученого.

Во-первых, он акцентировал внимание на четкой связи типа стратегии с характером местообитаний, установив, что в ненарушенных, богатых ресурсами местообитаниях выгодна конкурентная стратегия, в ненарушенных, но бедных ресурсами или суровых местообитаниях – толерантная, а в

сильно нарушенных, богатых ресурсами благоприятных местообитаниях – рудеральная стратегия.

Во-вторых, изучая распределение конкретных видов в координатных осях суровости и нарушенности местообитаний, Дж. Грайм установил, что большинство видов растений характеризуется не основными (*первичными*) указанными выше типами стратегий, а переходными (*вторичными*).

В-третьих, он предложил экспериментальные методы идентификации типов, используя в качестве критериев определения типа стратегии видов показатели относительной скорости роста и морфологического индекса растений.

Развивая идеи Дж. Грайма и учитывая, что предложенные им критерии корректно можно определить лишь в лабораторных условиях или в вегетационном опыте, сотрудники Уральского университета Л.А. Иванов и В.И. Пьянков разработали более простые методы, пригодные для анализа большого числа видов, основанные на изучении структуры биомассы растений и некоторых показателей биохимического состава листьев.

При этом первостепенное значение имеют показатели структуры биомассы площадь листьев, масса целого растения, масса отдельных органов (листьев, стеблей, корней, генеративных органов), определяемые в полевых условиях. Кроме того, учитываются рассчитанные по данным показателям интегральные морфологические индексы, отражающие отношение массы отдельных органов к массе всего растения (индекс листьев, индекс корней, индекс стеблей, индекс генеративных органов), и некоторые другие признаки.

При изучении биохимического состава листьев, имеющего вспомогательное диагностическое значение, определялось содержание двух групп соединений: азота, органических кислот и минеральных солей; углерода и растворимых сахаров.

Единицы системы Раменского-Грайма представляют собой фундаментальные типы поведения видов в целом, отражающие всю совокупность их эколого-фитоценологических потенций. Однако в разных частях ареалов и в разных устойчивых типах растительных сообществ виды могут менять «тактику» поведения, и это служит основанием для выявления более частных, «ценологических» стратегий вида, обусловленных не только его эколого-фитоценологическими потенциями, но и особенностями конкретных фитоценозов.

Т.А. Работнов (1974, 1995) предложил вкладывать в понятие эколого-фитоценологического типа динамическое содержание, определив его как группу видов растений со сходным изменением их ценологической значимости в зависимости от условий произрастания или особенностей жизненного цикла. Он разработал достаточно детальную систему эколого-ценологических типов фитоценотивов для лугов.

А. Доминанты – растения, способные доминировать в растительных сообществах (данную группу фитоценотивов не следует путать с доминантной категорией количественного участия конкретных ценопопуляций).

1. *Детерминанты* – виды с сильно выраженной средообразующей способностью и устойчивым доминированием:

а) *виоленты* – многолетние растения, способные в благоприятных условиях создавать монодоминантные фитоценозы, устойчивые от года к году;

б) *субвиоленты* – многолетние растения, способные создавать в благоприятных условиях монодоминантные фитоценозы, но не способные исключить появление кондоминатов при изменении условий произрастания по годам;

в) *патиенты* – многолетние растения, способные создавать в экстремальных условиях монодоминантные фитоценозы, устойчивые по годам;

г) *субпатиенты* – многолетние растения, способные в экстремальных условиях создавать монодоминантные фитоценозы, но не исключающие возможность перехода в отдельные годы других видов на положение кондоминатов.

2. Временные доминанты – растения, способные доминировать в течение непродолжительного времени, обладающие слабовыраженным средообразующим воздействием:

а) *ценофлуктуенты* – преимущественно моно- и олигокарпики, которые, благодаря особенностям своего жизненного цикла, доминируют лишь периодически в течение короткого времени (нередко 1–2 года); не способны даже в благоприятных условиях устойчиво поддерживать высокую продуктивность и иметь высокое ценотическое значение;

б) *сезонные эксплеренты* – растения, вегетирующие и выполняющие роль доминантов в течение лишь части вегетационного сезона, когда резко ослабляется использование ресурсов основными доминирующими растениями, например весенние эфемероиды листопадных лесов;

в) *флуктуационные эксплеренты* – многолетние, реже малолетние растения, принимающие небольшое участие в формировании сомкнутых растительных сообществ, образованных основными видами, но обладающие свойством быстро и резко положительно реагировать на ослабление конкуренции и доминировать при массовом отмирании или ослаблении основных растений;

г) *сукцессионно-демутационные эксплеренты* – растения, доминирующие на первых стадиях восстановления фитоценозов после их нарушения, например на лесных гарях и вырубках (береза, иван-чай и т.п.), или при постоянном воздействии фактора, обусловившего нарушение ранее существовавшего фитоценоза (лапчатка гусиная при интенсивном выпасе). Они теряют способность доминировать или даже исчезают из состава сообществ, как только происходит возврат к заключительным стадиям демутации или прекращается воздействие фактора, обеспечившего им возможность успешно конкурировать с другими растениями.

Б. Аддиторы – виды растений, не способные доминировать даже в благоприятных условиях и всегда занимающие в фитоценозах второстепенное положение. Однако в совокупности их роль может быть значительной.

1. *Автотрофные многолетние аддиторы* (ассектаторы) – виды, способные достаточно устойчиво сохранять свое положение в растительных сообществах, принимая в их сложении лишь небольшое участие.

2. *Цветковые паразиты* – виды, не способные существовать вне сообществ, в составе которых обитают их растения-хозяева; оказывают косвенное влияние на фитосреду, снижая средообразующую роль растений-хозяев.

3. *Симбиотрофные одно-, двулетники* – виды, устойчиво существующие (с колебаниями по годам) в растительных сообществах в небольшом обилии даже в отсутствие нарушения последних (одно-, двулетние микосимбиотрофы и бактериосимбиотрофы).

4. *Однолетние не симбиотрофные и не паразитные растения*, в том числе и чуждые данным фитоценозам, встречающиеся обычно в виде единичных особей (адвентивные растения, в том числе полевые сорняки).

Представления об эколого-фитоценологических типах стратегий растений (видовых фитоцено типах) и популяционных фитоцено типах не противоречат, а дополняют друг друга, так как первые отражают стратегию эколого-фитоцено логического поведения видов, а вторые – их роль, цено типическую позицию в конкретных фитоцено замах.

2.1.4. Эколого-биологический состав растительных сообществ. Эколого-биологический состав растительного сообщества определяется экологией и характером жизненных форм образующих его цено популяций и выявляется в результате экологического и синузильного анализа сообщества.

2.1.4.1. Экологический состав растительных сообществ. Каждый фитоцено з характеризуется определенным экологическим составом входящих в него видов, который в естественных сообществах вырабатывается постепенно, в процессе их формирования. При этом отбор видов зависит, с одной стороны, от специфики условий местообитания, с другой – от экологических потребностей отбираемых видов растений, поэтому экологический состав растительного сообщества соответствует характеру его местообитания и является показателем определенных условий среды.

Учет экологического своеобразия видов позволяет понять и объяснить многие особенности состава, структуры и других признаков растительных сообществ. Например, зная, что береза менее теневынослива, чем темнохвойные породы, мы понимаем, почему в зрелых березовых лесах формируются разреженные древостои, почему береза не возобновляется под пологом темнохвойных лесов и про-

изводные березово-темнохвойные леса таежной зоны со временем замещаются сообществами коренных темнохвойных лесов. Кроме того, анализ экологического состава фитоценозов имеет важное значение при решении вопросов их классификации и рационального использования, при изучении и разработке прогнозов их динамики и т.д.

К настоящему времени известно большое число экологических шкал, учитывающих отдельные экологические факторы, составленных исследователями на основе разных методических подходов, которые охватывают большое число экологических факторов (более 20) и содержат данные об экологических свойствах значительного числа видов растений.

В нашей стране наибольшей популярностью пользуется метод Л.Г. Раменского (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956), который разработал стандартные шкалы по основным экологическим факторам: по увлажнению – шкала У, по богатству и засолению – шкала БЗ, по переменной увлажненности – шкала ПУ (три последние ниже нами не рассматриваются, по аллювиальности – шкала А, по пастбищной нагрузке – шкала ПД).

Каждая шкала представляет собой обобщенный ряд местообитаний по тому или иному фактору и разделяется на определенное число градаций – *ступеней*, которые объединяются в группы, соответствующие более крупным градациям фактора, – *сериям местообитаний* (табл. 4).

Таблица 4

Структура шкал У и БЗ (по: Раменский и др., 1956)

Шкала У		Шкала БЗ	
1	2	3	4
Ступени	Серия местообитаний	Ступени	Серия местообитаний
1–17	Пустынная	1–3	Олиготрофная
18–30	Полупустынная	4–6	Мезоолиготрофная
31–39	Сухостепная	7–9	Мезотрофная

1	2	3	4
40–46	Среднестепная	10–13	Мезоэутогтрофная
47–52	Лугово-степная	14–16	Эутогтрофная
53–63	Остепненно-луговая	17–19	Слабосолончаковатая
64–76	Влажно-луговая	20–21	Среднесолончаковатая
77–88	Сыролуговая	22–23	Сильносолончаковатая
89–93	Болотно-луговая	24–28	Резкосолончаковатая
94–103	Болотная	28–30	Злостносолончаковатая
104–109	Прибрежно-водная		
110–120	Водная		

Л.Г. Раменский вместе со своими сотрудниками изучил отношение к названным факторам примерно 1 400 видов высших растений флоры европейской части России и составил для них *экологические формулы*, опубликовав результаты исследований в виде экологических таблиц.

Экологические формулы содержат разнообразную информацию об экологии видов и могут использоваться при решении различных задач, в том числе при выделении экологических групп растений, состав которых и количественные соотношения в растительном сообществе и определяют его экологическое своеобразие.

Экологический анализ сообщества начинается с определения принадлежности входящих в него видов к экогруппам и выявления их разнообразия, которое характеризует *экологическую емкость* местообитания: чем разнообразнее состав экогрупп, тем больше емкость местообитания. Затем вычисляется представленность (процентное участие) каждой экологической группы с учетом числа входящих в нее видов и их обилия в растительном сообществе и на основе этих данных выявляются наиболее характерные для сообщества (модельные и доминантные) группы, индицирующие основные черты экологических режимов местообитания.

2.2. Пространственная структура растительных сообществ

При изучении *пространственной структуры* фитоценоза, которую называют также *морфологической* структурой, или *строением*, выясняется, как устроен фитоценоз, т.е. из каких морфологических частей, или *морфоэлементов*, он состоит и как эти части расположены в пространстве фитоценоза. Растительные сообщества расчленяются на отдельные морфологические части как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях, в соответствии с чем различают вертикальную и горизонтальную структуры (строение) растительных сообществ.

2.2.1. Вертикальная структура растительных сообществ. Вертикальная структура растительного сообщества обусловлена тем, что произрастающие в нем растения имеют неодинаковую высоту, а их корневые системы проникают в почву на разную глубину. В результате сообщество расчленяется в вертикальном направлении (надземная и подземная сферы) на отдельные более или менее отграниченные друг от друга слои, что приводит к более полному использованию растениями ресурсов местообитания.

В ряде случаев, например в бореальных лесах, слоистость надземной массы фитоценозов бывает выражена так четко, что визуально выделяются такие структурные части (слои), как древостой, подлесок, травянистый покров и т.д. Нередко в наших лесах оказывается выражена (хотя и не так четко) вертикальная стратификация подземной массы.

В других случаях вертикальная структура бывает выражена слабо. Так, например, в фитоценозах влажных тропических лесов, где плотность растительного населения особенно велика, вертикальная структура приобретает непрерывный характер, ее можно расчленить на структурные части лишь условно. Нечетко расчленяется растительная мас-

са на отдельные морфоэлементы во многих травянистых фитоценозах, когда на непрерывность вертикальной структуры в пространстве накладывается ее изменяемость во времени.

Различают четыре морфоэлемента вертикальной структуры (ярус, полог, ступень и фитоценотический горизонт), в случаях образования более или менее сомкнутых слоев растительной массы. Сильно изреженные слои и тем более единично стоящие растения не являются элементами вертикальной структуры.

Ярус является основным элементом вертикальной структуры. Существует две трактовки яруса – биологическая и морфологическая.

При *биологической трактовке* под ярусом понимают визуально выделяющийся слой растительной массы в надземной или в подземной части фитоценоза, образованный растениями одной жизненной формы. При таком понимании все особи одной ценопопуляции, независимо от их возраста и высоты, относятся к одному ярусу. Например, в сосновом лесу все особи сосны, включая всходы, подрост разного возраста и высоты и взрослые деревья, войдут в один древесный ярус. Таким образом, при биологической трактовке яруса учитываются не те размеры, которых растения достигли к моменту наблюдения и описания растительного сообщества, а их потенциальные размеры, которых они могут достичь с возрастом в соответствии с их жизненными формами.

При биологическом понимании в лесных сообществах выделяют такие ярусы, как древесный, кустарниковый, кустарничковый, травяной, моховой, лишайниковый или лишайниково-моховой, а все травянистые фитоценозы считаются одноярусными.

Биологические ярусы часто оказываются сложными частями вертикальной структуры, образованными растениями разной высоты, и поэтому расчленяются на более мелкие

структурные элементы, называемые *пологами*, или подъярусами.

Полог – это часть биологического яруса, образованная растениями сходной высоты. Так, например, древесный сосновый ярус может расчленяться:

- на полог самых высоких деревьев;
- полог более низких взрослых деревьев;
- полог крупного подроста;
- полог подроста средней высоты;
- полог мелкого подроста.

Аналогично выделяются пологи и в травяных ярусах.

При *морфологической трактовке* ярусом называют визуально выделяющийся слой растительной массы в надземной или подземной части фитоценоза, образованный растениями сходной высоты независимо от их принадлежности к жизненным формам. Например, в лесу выделяют такие морфологические ярусы, как:

- ярус взрослых деревьев;
- ярус кустарников и крупного подроста;
- ярус кустарничков, трав и мелкого подроста и т.д.

В травянистых фитоценозах морфологический ярус соответствует пологу.

На практике удобнее пользоваться морфологическими ярусами. Однако биологическая трактовка яруса является более глубокой, ею целесообразно пользоваться при решении многих задач.

Счет ярусов и пологов ведется сверху вниз, отдельно в надземной и в подземной сферах растительного сообщества (рис. 10). Так, например, в сосновом лесу с кустарничково-травяным напочвенным покровом (рис. 11) в надземной части древесный ярус будет первым (*In*), кустарничковый – вторым (*IIн*), травяной – третьим (*IIIн*), а в подземной части – наоборот: травяной ярус – первым (*In*), кустарничковый ярус – вторым (*IIн*), а древесный – третьим (*IIIн*).

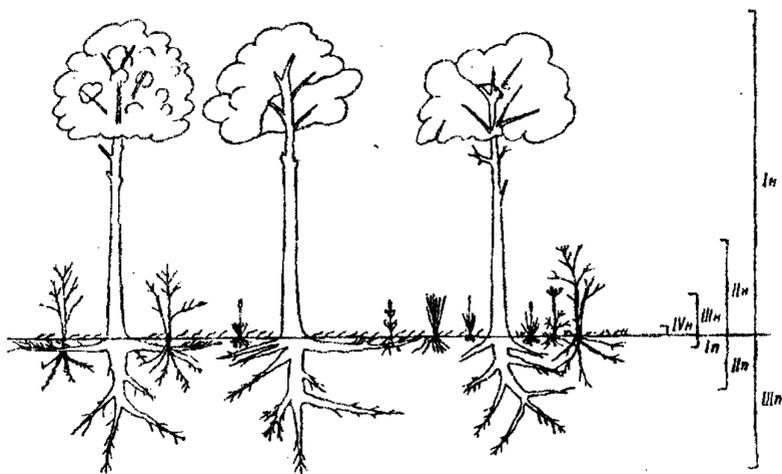


Рис. 10. Схема ярусности в сосновом лесу (по: Корчагин, 1976):
 надземные ярусы: Iн – древесный; IIн – кустарниковый; IIIн – травяной; IVн – моховой; подземные ярусы: Iп – верхний из корней и корневищ травянистых и кустарниковых растений, а также физиологически активных корешков деревьев и кустарников; IIп – корневые системы кустарников и крупные корни древесных пород; IIIп – скелетные, проводящие и сосущие корни деревьев и частично кустарников

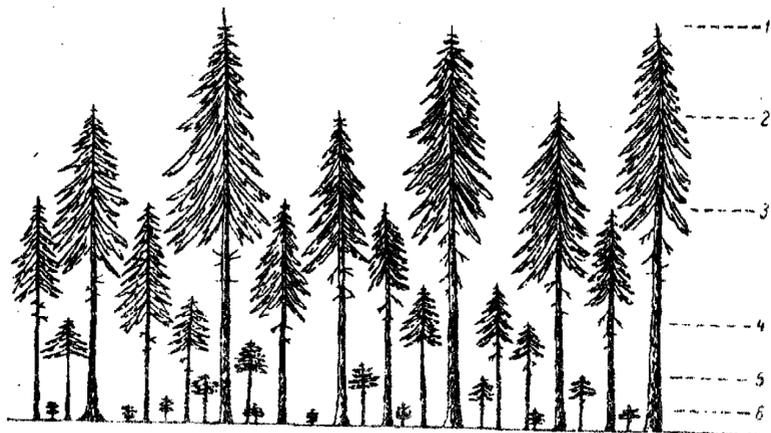


Рис. 11. Схема расчленения разновозрастного елового древостоя на пологи (по: Корчагин, 1976):
 1–3 – пологи древостоя; 4–6 – пологи подроста

Иногда к ярусам относят слои фитоценоза, образованные лишь деятельными органами растений – ассимилирующими (листьями) или абсорбирующими и запасующими (корнями, клубнями, луковицами). При таком подходе, например, к надземному древесному ярусу относят лишь слой фитоценоза, образованный кронами деревьев, к кустарниковому ярусу – слой фитоценоза, образованный кронами кустарников. При подобном понимании ярусов последние примыкают друг к другу, как этажи многоэтажного дома или как бы висят друг над другом в воздухе.

Более правильной представляется вторая точка зрения, согласно которой под ярусами понимают слои фитоценоза, образованные побегами растений на всей их высоте или корнями на всей их глубине, начиная от поверхности почвы и до вершин самых высоких побегов или до окончания самых глубоких корней. При таком подходе в рассмотренном выше сосновом лесу (рис. 11) к древесному ярусу относится весь слой растительного сообщества от поверхности почвы до макушек взрослых деревьев, к кустарничковому ярусу – весь слой сообщества от поверхности почвы до вершин самых высоких кустарничков и т.д. В данном случае ярусы (и пологи) укладываются друг в друга наподобие матрешек разной величины.

По числу надземных ярусов фитоценозы делят на одно-, двух-, трехъярусные и т.д. Чем больше ярусов и пологов в фитоценозе, тем сложнее его вертикальная структура.

В ряде растительных сообществ встречаются также внеярусные растения, к которым относятся прежде всего лианы и эпифиты.

Ступень – слой растительной массы, образованный ценопопуляцией доминанта, субдоминанта или кондоминантов одной экобиоморфы (вместе с сопутствующими вида-

ми) на всем протяжении их сомкнутости, то есть от верхней части надземного до нижней части подземного ярусов. Счет ступеней ведется снизу вверх (рис. 12).

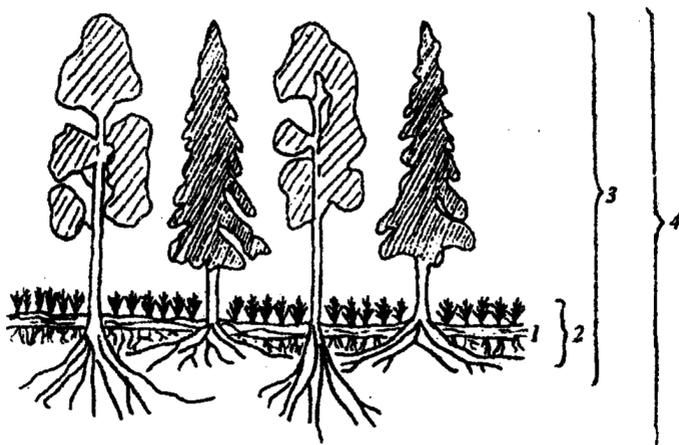


Рис. 12. Ступени в лесном сообществе (по: Быков, 1957):

1 – моховая; 2 – травяная; 3 – древесная еловая;

4 – древесная сосновая

Распределение видов по ступеням и контактирование ступеней друг с другом может быть разнообразным:

– виды относятся к одной ступени, когда их надземные и подземные ярусы совпадают, например, осина и береза в лесном сообществе;

– виды относятся к разным ступеням, но имеют один общий надземный или подземный ярус, например, сосна и ель в лесном сообществе, входящие в один надземный ярус, но образующие два подземных яруса;

– ступень, образованная некрупными видами, полностью поглощается более мощной ступенью, образованной более высокорослыми растениями, например, в березовом лесу с разнотравным напочвенным покровом ступень травянистых растений включается в ступень, сформированную березой;

– полное несовпадение ступеней, например, в водном растительном сообществе ступень плавающей на поверхности воды ряски (*Lemna*) и ступень, образованная подводными рдестами (*Potamogeton*).

Фитоценогоризонт – слой растительной массы в надземной или подземной части растительного сообщества, однородный по составу видов, набору их органов и структуре. Понятие о фитоценоотическом горизонте (или фитоценогоризонте) введено в фитоценологию Т.А. Работновым (1974). Фитоценогоризонты примыкают друг к другу, как этажи многоэтажного дома (рис. 13): наиболее высокорослые виды принимают участие в образовании всех фитоценогоризонтов, кустарники – четырех нижних (4–7), травы – двух нижних (6–7), мхи присутствуют только в одном (7) фитоценогоризонте. Лианы и эпифиты, если таковые присутствуют, входят в состав тех фитоценогоризонтов, к которым принадлежат части растений, служащих им опорой или местом прикрепления.

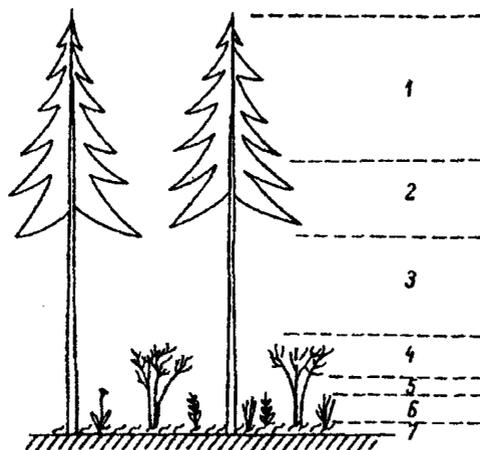


Рис. 13. Фитоценогоризонты в лесном сообществе (по: Корчагин, 1976): 1 – верхний кроновый древесный интенсивного фотосинтеза; 2 – нижний кроновый древесный ослабленного фотосинтеза; 3 – верхний межпологовый; 4 – кроновый кустарниковый; 5 – нижний межпологовый; 6 – травяного покрова; 7 – мохового покрова

Расчленение растительных сообществ на фитоценогоризонты и изучение последних имеет большое значение в познании вертикальной структуры фитоценоза, так как определяет мощность (толщину), степень заполнения фитомассой (плотность), количество фитомассы по фракциям и другие признаки каждого фитоценогоризонта. Оно удачно дополняет ярусную структуру и детализирует картину вертикального строения фитоценоза. В одноярусных растительных сообществах и в сообществах с непрерывной вертикальной структурой без выделения и описания фитоценогоризонтов вообще невозможно вскрыть характер вертикального строения.

Расчленение растительных сообществ на фитоценогоризонты имеет большое значение при экологических исследованиях, так как каждый фитоценогоризонт характеризуется особыми экологическими условиями и представляет собой особую пространственную экологическую нишу.

2.2.2. Горизонтальная структура растительных сообществ. Обусловлена в первую очередь распределением растений по их площади, которое представлено четырьмя основными типами – регулярным, случайным, контагиозным и клинальным.

В зависимости от типа распределения доминантных видов выделяют два типа и четыре варианта горизонтального строения растительных сообществ:

- гомогенный тип с константно-гомогенным и клинально-гомогенным вариантами;
- гомотонный тип с константно-гомотонным и клинально-гомотонным вариантами.

В *гомогенных* фитоценозах горизонтальная структура однородна и не расчленяется на морфоэлементы, *гомотонные* характеризуются мозаичным, то есть неоднородно-пятнистым сложением.

В *константно-гомогенных* сообществах доминирующие ценопопуляции распределены случайно или по ре-

гулярному типу, вследствие чего возникает одинаковое во всех точках фитоценоза горизонтальное строение, которое называют также диффузным.

Для *клинально-гомогенных* ценозов характерно постепенное направленное изменение покрова: постепенное уменьшение обилия и исчезновение одних видов, увеличение обилия и появление других видов. В результате в соседних точках сообщества уровень варьирования его строения всегда бывает низким, а в удаленных друг от друга (крайних) точках состав и строение оказываются совершенно различными.

В *константно-гомонтонных* фитоценозах элементы мозаики расположены по площади беспорядочно, поэтому каждый тип мозаики встречается многократно в разных точках площади.

Для *клинально-гомонтонных* сообществ характерно постепенное изменение состава и строения элементов мозаики, так что в наиболее удаленных друг от друга точках они будут различаться в максимальной степени.

Элементы мозаичной структуры подразделяют на 3 категории:

- элементы более крупного объема, выделяющиеся в пределах всей подземной части фитоценоза;
- элементы самого мелкого объема, выделяющиеся в пределах одного подчиненного яруса;
- элементы промежуточного объема, выделяющиеся в пределах нескольких подчиненных ярусов.

Обозначим структурные части растительного сообщества: микроценоз; микрогруппировка; конгрегация.

Микроценоз – это элементарная структурная единица горизонтального расчленения растительного сообщества, включающая все его ярусы и пологи, обособленная по всей вертикальной толще фитоценоза от соседних микроценозов и отличающаяся от них по видовому составу, эколого-биологическим свойствам компонентов, структуре и фитосреде. Микроцено-

зы четко выделяются во многих лесных, кустарниковых, болотных и тундровых растительных сообществах.

В зависимости от ярусной структуры конкретных сообществ микроценозы могут быть простыми (1–2-ярусными) и сложными (многоярусными). Простыми бывают микроценозы травяных и моховых сообществ, а сложными – обычно микроценозы лесных и кустарниковых сообществ.

Микрогруппировками называют элементарные части горизонтальной структуры фитоценоза, которые выделяются в пределах одного, как правило, подчиненного яруса в двух- и многоярусных сообществах (рис. 14). Примерами микрогруппировок являются пятно, сфагновых мхов в кустириичково-зеленомошниковом сосняке, осоковая кочка на березово-осоковом низинном болоте. В одноярусном растительном сообществе микрогруппировка соответствует одноярусному микроценозу. Например, дернины ковыля (*Stipa*) и разнотравные участки между ними в разнотравно-дерновинно-злаковой степи, осоковые кочки и заросли сабельника болотного (*Comarum palustre*) между ними следует рассматривать как одноярусные микроценозы, совпадающие по объему с микрогруппировками.

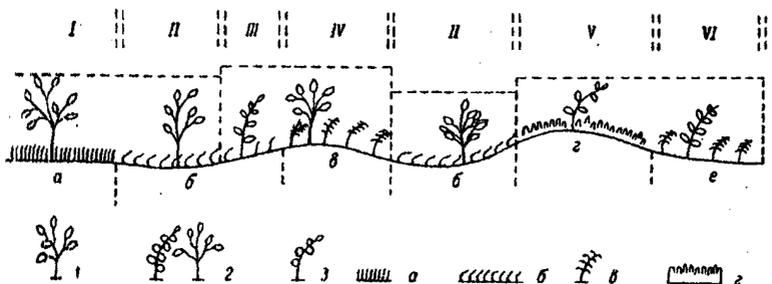


Рис. 14. Схема мозаичности нижних ярусов в сосновом лесу (по: Корчагин, 1976). Микрогруппировки кустарничкового яруса: 1 – *Vaccinium myrtillus*; 2 – *Vaccinium myrtillus* + *Vaccinium vitis-idaea*. Микрогруппировки мохового яруса: а – *Dicranum scoparium*; б – *Hylocomium splendens*; в – *Pleurozium schreberi*; г – *Cladonia rangiferina*. Конгрегации: I – *Vaccinium myrtillus* – *Dicranum scoparium*; II – *Vaccinium myrtillus* – *Hylocomium splendens*; III – *Vaccinium vitis-idaea* – *Hylocomium splendens*; IV – *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi*; V – *Vaccinium vitis-idaea* – *Cladonia rangiferina*; VI – *Vaccinium vitis-idaea* – *Pleurozium schreberi*

Конгрегация – элементарная горизонтальная структура фитоценоза, образованная сочетанием на одной площади микрогруппировок нескольких подчиненных ярусов многоярусных сообществ. Конгрегации наиболее характерны для многоярусных лесных фитоценозов. Они могут состоять из двух и большего числа ярусов, однако, в отличие от микроценозов, никогда не охватывают всей вертикальной толщи растительного сообщества. Конгрегации обособляются в тех лесных и кустарниковых фитоценозах, где главный ярус имеет гомогенное сложение, а подчиненные ярусы – мозаичное.

Площадные границы микроценозов, конгрегаций и микрогруппировок не всегда совпадают друг с другом, так как нижние ярусы обычно имеют большую пестротность, чем верхние. Иногда под совершенно диффузным древесным пологом наблюдается резкая мозаичность напочвенного покрова.

В соответствии с указанными выше факторами неравномерного распределения ценопопуляций выделяются следующие типы мозаичности:

– *эпизодическая* – обусловлена случайным распределением зачатков растений;

– *экологическая* – связана с неоднородностью экотопов;

– *фитогенная* – обусловлена взаимоотношениями растений;

– *клональная* – вызвана вегетативным разрастанием и размножением растений, при котором на месте исходной материнской особи со временем образуется группа ее потомков;

– *зоогенная* – связана с жизнедеятельностью животных;

– *антропогенная* – возникает под влиянием человека.

Позднее были добавлены:

– *возрастная* – связана с изменением воздействия растений на среду при увеличении их возраста;

- *демутационная (регенерационная)* – связана с восстановлением растительности в нарушенных местах сообщества;
- *фитогенная* – обусловлена образованием растениями нанорельефа – кочек, подушек и т.п.;
- *эолово-фитогенная* – распространена в аридных областях и обусловлена скоплением мелкозема, переносимого ветром в куртинах кустарников.

В англо-американской экологической литературе в качестве структурных частей горизонтальной неоднородности растительного покрова рассматриваются *узоры*, или *пятна*, которые, в понимании большинства авторов, не имеют определенных границ и закономерной повторяемости. В связи с непрерывным изменением на площади растительного сообщества условий среды узоры образуют пестрый ковер из непрерывно меняющихся неустойчивых сочетаний различных видов. Таким образом, узоры отличаются от рассмотренных выше более или менее устойчивых во времени микроценозов, конгрегаций и микрогруппировок и характерны, по-видимому, для некоторых травянистых фитоценозов с сильно изменчивой структурой.

К. Кершоу выделяет следующие факторы мозаичности: размеры особей растений; особенности размножения растений; неоднородность среды; взаимоотношения растений.

В соответствии с данными факторами он предложил различать три узора (эффекта) мозаичности:

- *морфологический узор*, порождаемый морфологией растений;
- *экологический узор*, связанный с неоднородностью среды;
- *социологический узор*, обусловленный взаимоотношениями растений.

Все три эффекта мозаичности в конкретных естественных фитоценозах налагаются друг на друга в связи с взаи-

модействием факторов мозаичности; так возникает сложная пестротность горизонтальной структуры растительных сообществ.

Наличие мозаичности имеет большое значение в функционировании растительных сообществ, поскольку в мозаичных ценозах усложняется эколого-биологический состав ценопопуляций, полнее используются ресурсы местообитания, повышается устойчивость продуктивности и структуры по годам.

ГЛАВА 3.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Каждое растительное сообщество представляет собой не застывшее явление природы, а систему, которая находится в состоянии непрекращающихся изменений всех ее признаков, в состоянии постоянной динамики. Изменчивость фитоценоза во времени – это одна из наиболее характерных его особенностей. Растительные сообщества претерпевают разнообразные изменения, которые можно разделить на модификации и смены.

3.1. Модификации растительных сообществ

К модификациям относят обратимые изменения растительных сообществ. Это сравнительно непродолжительные и неглубокие количественные изменения признаков фитоценозов. Вызываются они обратимыми изменениями экологических условий и являются следствием приспособительных реакций растений на изменения этих условий. При восстановлении экологических условий местообитания возвращаются в исходное состояние и все обратимые признаки фитоценозов.

В зависимости от продолжительности модификаций различают суточную, сезонную и многогодичную изменчивость фитоценозов.

3.1.1. Суточная изменчивость растительных сообществ.

Обусловлена сменой дня и ночи, с которой сопряжено изме-

нение различных факторов местообитания. Прежде всего, изменяются условия освещения, а вместе с ними и температура, влажность, движение воздуха, воздействие животных и другие факторы. Растения реагируют на суточные изменения экологических условий изменением интенсивности процессов жизнедеятельности – поглощения воды и элементов минерального питания, фотосинтеза, транспирации, выделения продуктов метаболизма и т.д. В конечном счете это ведет к незначительным колебаниям массы отдельных органов.

Кроме того, у ряда видов растений существуют суточные ритмы в цветении, в расположении цветов и листьев: одни растения цветут только днем, другие – и днем и ночью; некоторые растения на ночь опускают листья или соцветия. Все это ведет к незначительным изменениям во внешнем облике и структуре растительных сообществ, в то время как видовой состав их в течение суток остается неизменным.

3.1.2. Сезонная изменчивость растительных сообществ.

Как и суточная, характеризуется строгой периодичностью и имеет циклический характер. Сезонные модификации сообществ регулярно повторяются из года в год, поэтому их можно предсказать заранее, хотя в годы, резко уклоняющиеся по метеорологическим условиям от средних лет, сезонная динамика фитоценозов может резко уклоняться от обычной (типичной) их динамики.

Сезонная динамика растительных сообществ обусловлена двумя причинами – сезонными изменениями экологических условий и особенностями сезонного роста и развития растений.

Известно, что сезонным изменениям подвержены в той или иной степени практически все экологические факторы. Прежде всего это касается климатических факторов. Только в приэкваториальной зоне климат в течение всего года оста-

ется практически неизменным. По мере же удаления от экватора годовые амплитуды изменения температуры и других климатических показателей возрастают, что вызывает обособление отдельных сезонов года – весеннего, летнего, осеннего и зимнего. В тропических областях с муссонным климатом основным лимитирующим развитие растений фактором является не температура, а влажность, поэтому здесь более или менее четко обособляются влажный и засушливый сезоны года.

Изменение климата по сезонам года вызывает, в свою очередь, сезонную динамику других экологических факторов – почвенных, биотических, антрополических. Изменения среды не могут не отражаться на состоянии растений и на особенностях образуемых ими фитоценозов.

Относительно второй причины сезонной динамики растительных сообществ, следует отметить, что хотя рост и ритмика развития растений теснейшим образом связаны с сезонной ритмикой экологических условий, эти биологические процессы управляются генетически заданной программой и потому характеризуются определенной независимостью и имеют самостоятельное значение в сезонной динамике фитоценозов. Они вырабатывались у каждого вида растений в процессе эволюции и закрепились в его генотипе. Об этом свидетельствует тот факт, что в сходных условиях обитания разные виды растений характеризуются неодинаковыми особенностями роста и ритмики развития.

Было выведено понятие *фенологического типа*, или *феноритмотипа*, объединяющего группу видов со сходной ритмикой сезонного развития, прежде всего со сходной продолжительностью вегетации и сходной продолжительностью жизни листьев. Предложена следующая система феноритмотипов.

I. Длительновегетирующие растения – период вегетации продолжается в течение всего года или большей его части:

1) вечнозеленые – листья живут больше года; смена их происходит постепенно, поэтому растения остаются зелеными круглый год;

2) летне-зимнезеленые растения в течение всего года имеют зеленые листья (в том числе и зимой), которые отличаются недолговечностью, в год возникает несколько генераций листьев;

3) летне-зимнезеленые с периодом летнего полупокоя – степные растения, имеющие в сухие годы период летнего полупокоя, который сменяется с окончанием засухи новой вспышкой вегетации;

4) летне-зимнезеленые растения с кратковременным периодом осеннего покоя обычно имеют две генерации листьев – весеннюю и зимнюю;

5) осенне-зимне-весеннезеленые с кратковременным периодом летнего покоя и одной генерацией листьев;

6) весенне-летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя и одной генерацией листьев.

II. Коротковегетирующие растения – период вегетации охватывает два наиболее благоприятных сезона года: весну и начало лета или лето и осень:

7) весенне-осеннезеленые с периодами летнего и зимнего покоя и с двумя генерациями листьев – весенней и осенней;

8) весенне-летнезеленые с периодом летнего покоя и зимним плодоношением – растения, у которых цикл генеративных фаз значительно длиннее цикла вегетации и сдвинут на осень и зиму;

9) весенне-летнезеленые с периодом осенне-зимнего покоя и одной генерацией листьев;

10) летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя и одной генерацией листьев.

III. Эфемерные растения – период вегетации очень короткий, охватывающий практически один сезон:

11) весеннезеленые с периодом летне-осенне-зимнего покоя – настоящие эфемеры и эфемероиды тропических широт;

12) летнезеленые с периодом осенне-зимне-весеннего покоя;

13) зимнезеленые с периодом весенне-летне-осеннего покоя – эфемеры африканских и арабийских пустынь.

Для пойменных луговых растительных сообществ установлены особые феноритмотипы, связанные с гидрологическим режимом пойм:

– растения, начинающие вегетацию рано весной и заканчивающие ее к началу заливания полыми водами;

– растения, начинающие вегетацию до заливания полыми водами, прекращающие ее под водой во время заливания и возобновляющие вегетацию после схода полых вод с поверхности луга;

– растения, начинающие вегетацию до заливания полыми водами, продолжающие ее под водой, развивая подводные побеги, и заканчивающие вегетацию после схода полых вод;

– растения, пребывающие в покоящемся состоянии до схода полых вод, после чего они начинают вегетировать и успевают закончить свой жизненный цикл.

Для растений Центральной и Южной Европы Я. Баркманом была разработана более детальная система феноритмотипов, основанная на учете не только ритмики вегетации, но и ритмики цветения. По времени вегетации виды объединены в классы и типы, по времени цветения выделены подтипы, каждый из которых получает свой символ:

a – цветущие осенью;

b – цветущие в период, когда растения сбросили листья;

c – цветущие круглый год;

l – цветущие поздней весной;

i – цветущие поздним летом;

n – не цветущие (растения всегда стерильны);

s – цветущие в середине лета;

v – цветущие ранней весной;

w – цветущие зимой.

В результате построена система феноритмотипов.

A. Класс. Вечнозеленые растения.

1. Тип. Вегетативный рост происходит в основном осенью, реже весной – подтип n (мхи и лишайники, исключая сфагновые мхи).

2. Тип. Вегетативный рост происходит весной и летом – подтипы n (*Riccella*), w (*Hedera*), v (*Empetrum*), l (*Pinus*, *Ilex*), s (*Equisetum hiemale*, *Sphagnum*), i (*Calluna*).

Б. Класс. Полувечнозеленые растения.

3. Тип. Зеленые вплоть до морозов (и в мягкие зимы) – подтипы I (*Stellaria media*), s (*Bromopsis inermis*), i (*Verbascum*), c (*Taraxacum*).

4. Тип. Листопадные, но сбрасывающие листву на 1–2 месяца – подтипы I (*Anthriscus*), s (*Carydalis claviculata*).

5. Тип. Листопадные, но сохраняющие зимой ветви зелеными и способными к фотосинтезу – подтипы v (*Cornus mas*), I (*Vaccinium myrtillus*), s (*Euonimus*).

В. Класс. Зимнезеленые (ксерофильные листопадные).

6. Тип. Зимние однолетники – подтипы v (*Cerastium semidecandrum*), I (*Phleum arenarium*).

Г. Класс. Весеннезеленые (теневые листопадные).

7. Тип. Многолетние геофиты, сбрасывающие листья перед наступлением лета – подтипы w (*Calanthus*), v (*Anemone nemorosa*), I (*Scilla verna*).

Д. Класс. Весенне-летнезеленые (холодные листопадные).

8. Тип. Зеленые от марта до сентября – ноября – подтипы v (*Acer negundo*), s (*Nardus*), i (*Arctium*), a (*Colchicum*).

Е. Класс. Летнезеленые (холодные листопадные).

9. Тип. Зеленые с мая по июнь – подтипы s (*Rhynchospora*), i (*Molinia*).

Распространенность феноритмотипов подчиняется определенным географическим закономерностям. Установлено, например, что в тундровых растительных сообществах преобладают летнезеленые растения с участием летне-зимнезеленых, в лесах таежного типа господствуют вечнозеленые и летнезеленые растения, на лугах – летнезеленые и летне-зимнезеленые растения, в пустынях высоко участие эфемерных растений. В то же время в одном фитоценозе, как правило, присутствуют различные феноритмотипы, и их состав, а также степень участия каждого из них влияют на ход сезонной динамики ценоза.

Сезонной динамике подвержены различные признаки растительных сообществ, но не в одинаковой степени.

Флористический состав фитоценозов является одним из наиболее стабильных признаков, так как практически

не зависит от фенологического развития растений. И все же сезонные изменения видового состава иногда случаются, например, при катастрофических изменениях погоды – при очень сильной засухе или необычайно сильных морозах, в связи с уничтожением некоторых ценопопуляций человеком или животными, при внедрении в сообщества новых видов растений и т.д. Однако такие изменения носят эпизодический характер. Они внутренне не присущи фитоценозу.

Состав вегетирующих и покоящихся ценопопуляций существенно изменяется по сезонам года в некоторых растительных сообществах. Особенно резко проявляется это в травянистых фитоценозах аридных областей, где длительные периоды засухи чередуются с периодами дождей. В таких условиях происходит смена фазы с преобладанием эфемеров и эфемероидов фазой с преобладанием растений пустынного типа. Так, например, в травянистых пустынях Средней Азии рано весной, когда в почве еще сохраняется зимний запас влаги и выпадают дожди, формируется мезофитный травостой из эфемероидов – мятлика луковичного (*Poa bulbosa*) и осоки толстолобиковой (*Carex pachystylis*), а с наступлением засухи и иссушением почвы мятлик и осока переходят в состояние сезонного покоя и формируется травостой из настоящих пустынных ксерофитов.

Создается впечатление резких сезонных колебаний видового состава таких фитоценозов. Однако это впечатление обманчиво, так как при учете состава не только вегетирующих, но и покоящихся ценопопуляций обнаруживается постоянство общего флористического состава.

Возрастной состав. В ряде растительных сообществ достаточно выражены изменения по сезонам года возрастного состава ценопопуляций. В первую очередь это касается ценопопуляций однолетних растений, полностью проходящих жизненный цикл развития за один вегетацион-

ный период, начиная от жизнеспособных семян и всходов до взрослых плодоносящих, в конечном счете отмирающих растений и резко меняющихся в своем составе соотношении возрастных групп от весны к лету и далее к осени и зиме.

Обилие ценопопуляций. Количественные соотношения ценопопуляций – один из наиболее неустойчивых признаков в сезонной динамике растительных сообществ, так как он тесно связан с ростом и развитием растений. Все показатели количественного участия ценопопуляций – численность, проективное покрытие, масса – могут заметно варьировать по сезонам года, что ведет также к изменению суммарной численности растений, соотношения биологических групп (злаки, осоки, бобовые, разнотравье), общего проективного покрытия, общего урожая фитомассы в сообществе.

Особенно резко по сезонам года бывают выражены колебания количественного участия ценопопуляций травянистых растений, у которых надземная сфера в течение одного вегетационного периода возникает, достигает максимального развития и затем отмирает нацело или почти нацело, напротив, очень слабо выражена сезонная динамика количественного участия ценопопуляций вечнозеленых растений. Следовательно, сезонная динамика структуры выражена неодинаково в разных фитоценозах. Наиболее устойчива структура растительных сообществ, образованных вечнозелеными растениями (например, вечнозеленые хвойные леса с напочвенным покровом из мхов, вечнозеленых кустарников и кустарничков). В течение всего года их структура остается практически неизменной.

Менее устойчива структура листопадных лесов и зарослей кустарников, в особенности если напочвенный покров в них образуется травянистыми ценопопуляциями, сильно меняющимися в течение вегетационного периода свое количе-

ственное участие. Даже в случае, когда напочвенный покров в листопадных лесах и кустарниках образован вечнозелеными растениями, структура древесного и кустарникового ярусов сильно меняется от периода сформированных крон деревьев и кустарников к периоду их безлистного состояния.

Морфологическая структура. Сезонные изменения морфологической структуры растительных сообществ зависят, во-первых, от изменения количественных соотношений ценопопуляций, во-вторых, наличия в сообществах определенных феноритмотипов. Морфологическая структура травяных растительных сообществ очень резко меняется по сезонам года. С весны и до середины лета увеличиваются число побегов, их высота, площадь листовой поверхности, изменяется вертикальное распределение фитомассы в наземной части фитоценозов, и в конечном счете травостой достигает наиболее сложной для него структуры. Со второй половины лета к осени происходит разрушение всех ярусов травостоя, и к концу вегетационного периода наземная масса фитоценоза отмирает полностью. В растительных сообществах, используемых человеком в качестве сенокосов или пастбищ, на естественный ход изменения структуры травостоя накладываются быстрые и резкие изменения ее в результате отчуждения значительной части фитомассы.

Аспект. К изменчивым признакам в сезонной динамике растительных сообществ относится также аспект, под которым понимают внешний вид фитоценоза, его физиономичность в каждое конкретное время года. Смена аспектов сообществ определяется сезонной динамикой их структуры и сменой фенологического состояния ценопопуляций.

В связи с тем что каждая ценопопуляция ежегодно проходит в развитии ряд стадий, или фенологических фаз, сроки которых у разных ценопопуляций могут сильно различаться, сообщества имеют неодинаковый внешний облик

или, как говорят, претерпевают смену аспектов. Так, например, луговой ценоз весной будет иметь низкий одноярусный травостой ярко-зеленого цвета, образованный еще нецветущими растениями. В начале лета, когда начинают формироваться ярусы травостоя и массово зацветает одуванчик, вид луга будет иным, поскольку травостой становится более сложным и имеет желто-зеленую окраску. В разгар лета, когда структура травостоя достигает максимальной сложности в связи с цветением злаков, клеверов (*Trifolium*), поповника (*Leucanthemum vulgare*), зопника клубненосного (*Phlomis tuberosa*) и других растений, луг становится пестрым. Поздней осенью он имеет вид опустошенного участка монотонного бурого цвета, так как надземные части растений засыхают, лежат на поверхности почвы и надземная структура травостоя разрушается.

Смену аспектов переживают все растительные сообщества, но не в одинаковой степени. Здесь проявляются те же закономерности, что и при сезонной динамике структуры: для травянистых сообществ, в особенности для степных и пустынных с большим участием эфемерных растений, характерна резкая смена аспектов, а для вечнозеленых хвойных лесов с моховым напочвенным покровом или с покровом из вечнозеленых кустарников и кустарничков – слабая, визуально трудно различимая смена аспектов.

Стадии сезонного развития сообществ. Рассмотренные сезонные изменения растительных сообществ взаимосвязаны и в совокупности обуславливают смену *стадий сезонной динамики фитоценозов*. Каждый фитоценоз переживает в годичном цикле развития ряд стадий, особых состояний, которые могут существенно различаться.

По данным А.П. Шенникова (1964), стадии сезонного развития растительных сообществ могут отличаться друг от друга: по количественным соотношениям и возрастному

составу ценопопуляций; по морфологической структуре отдельных ярусов и фитоценоза в целом; по влиянию растений друг на друга; по продуктивности; по особенностям фитосреды; по особенностям биохимического состава и физиологических функций растений; по аспекту; по хозяйственной значимости и т.д.

Выявление и изучение стадий сезонной динамики растительных сообществ основывается на детальном фенологических наблюдениях за сроками прохождения фенофаз всеми видами сообщества в сочетании с периодическим учетом состава, строения, продуктивности и других признаков сообщества, а также с учетом режимов важнейших экологических факторов. Результаты оформляются в виде фенологического спектра растительного сообщества, временная шкала которого расчленяется на стадии сезонного развития сообщества.

Каждое растительное сообщество характеризуется своим содержанием сезонного развития, которое зависит, с одной стороны, от состава и структуры сообщества и, с другой – от физико-географических условий. Поэтому растительные сообщества разных типов (луговые, лесные, болотные, водные) и разных зон (тундровой, лесной, степной, пустынной) имеют неодинаковые фенологические спектры и различаются ритмикой сезонной динамики.

Таким образом, стадии сезонного состояния растительных сообществ отличаются друг от друга большим числом признаков. Это говорит о том, что со сменой стадий сезонного развития сообщества переживают достаточно глубокие изменения. Однако эти изменения обратимы, с наступлением очередной весны начинается аналогичный годовой цикл развития сообщества, поэтому стадии сезонного состояния любого фитоценоза представляют собой его временные модификации и не выходят за его рамки.

3.1.3. Разногодичная изменчивость растительных сообществ. К разногодичным изменениям растительных сообществ, называемым также *флюктуациями*, относят более продолжительные по сравнению с сезонными модификации фитоценозов, т. е. изменения, которые осуществляются в течение нескольких соседних лет. Т.А. Работнов (1972) определяет флюктуации как ненаправленные, различно ориентированные или циклические изменения фитоценозов от года к году или в течение краткосрочных климатических или иных циклов, завершающихся возвратом к исходному или, что более точно, близкому к исходному состоянию.

Флюктуациям подвержены почти все признаки растительных сообществ, но не в одинаковой степени. Закономерности здесь те же, что и в случае с сезонной динамикой. Согласно классическим представлениям, наиболее устойчив в разногодичной изменчивости флористический состав фитоценоза, достаточно сильно могут флюктуировать количественные соотношения видов, продуктивность, признаки структуры, характер фитосреды и т.д.

Флюктуации переживают все типы растительных сообществ, но не в одинаковой степени, обнаруживая те же закономерности, что и в случае с сезонной динамикой: травяные фитоценозы подвержены более резким разногодичным изменениям, нежели лесные сообщества. Наименее подвержены флюктуациям фитоценозы, образованные вечнозелеными растениями.

Типы флюктуаций. Известно большое разнообразие флюктуаций, при классификации которых используется два подхода: первый основывается на учете факторов (причин) разногодичных изменений, а второй – на учете механизмов и общего характера изменений.

В зависимости от причин, обуславливающих флюктуации, различают экотопические, фитоциклические, зоогенные, фитопаразитические и антропогенные флюктуации.

Экотопические флюктуации вызываются изменениями по годам условий экотопа. Их первопричиной являются циклические изменения климата, которые ведут к сопряженным изменениям эдафических факторов. В результате по годам изменяются все экологические режимы: водный, световой, температурный режимы воздуха и почв, режим минерального питания и аэрации почв, что вызывает более или менее выраженные изменения признаков фитоценозов. При этом первостепенное значение имеют погодичные изменения водного режима. Чем резче колебания экологических режимов, тем сильнее выражены флюктуации растительных сообществ.

В районах с резко континентальным климатом разногодичные колебания климатических, а вслед за ними и эдафических факторов бывают особенно значительными, поэтому и флюктуации фитоценозов здесь проявляются резче, чем в областях с умеренно континентальным или приморским климатом. Кроме того, степень экотопических разногодичных изменений ценозов зависит от положения их в рельефе. Так, например, в низинах, увлажняемых не только атмосферными осадками, но и подходящими к поверхности почвы грунтовыми водами, водный режим почв по годам оказывается более устойчивым, и потому флюктуации сообществ здесь выражены слабо. В травяных же фитоценозах положительных форм рельефа, увлажняемых только атмосферными осадками, особенно в аридных областях, флюктуации бывают очень резкими. В качестве примера можно сослаться на флюктуации растительных сообществ в пустыне Кара-Кум, которые имели место в 1952 г.: весной здесь выпало небывало много для засушливых районов осадков и на месте типичных, пустынных, с разреженным покровом сообществ сформировались густые лугово-степные травостои, что позволило заготовить много стогов сена.

Нередко на экотопические флюктуации растительных сообществ влияют условия не только текущего года, но и нескольких предшествующих лет, что достаточно четко проявляется, например, при формировании семенной продуктивности ряда древесных пород, в частности при формировании урожая кедровых орех. Зависимость флюктуаций от условий предыдущих лет объясняется тем, что почки возобновления у многих видов растений закладываются за 1–3 года до образования из них побегов.

Фитоциклические флюктуации обусловлены разногодичными ритмами развития растений, суть которых заключается в том, что ценопопуляции некоторых видов обладают способностью переходить в основной своей массе в состояние вторичного покоя, пребывая в фитоценозе в течение нескольких лет в виде покоящихся подземных органов, а затем следуют «пробуждение» и резкое увеличение обилия вегетирующих особей. Наиболее четко фитоциклические флюктуации проявляются в изменении по ходам обилия бобовых и некоторых представителей разнотравья. В практике луговодства уже давно известны так называемые клеверные годы, в которые виды этого рода массово разрастаются в сообществах естественных лугов, а в последующие несколько лет обилие их ценопопуляций резко сокращается; через несколько лет (в среднем через 4–5) повторяется новый всплеск в увеличении их обилия. Для проявления клеверного года необходимо совпадение биологического ритма развития растений и благоприятных погодных условий, поэтому фитоциклические флюктуации не отличаются строгой ритмичностью, нельзя заранее предсказать, когда наступит следующий клеверный год.

Зоогенные флюктуации вызываются влиянием на фитоценозы животных. Чаще всего они связаны с динамикой численности популяций насекомых-фитофагов и мышевид-

ных грызунов. В годы массового размножения насекомые и грызуны наносят большой вред растениям, вызывая определенные нарушения фитоценозов, а в годы, когда численность популяций этих животных резко падает, влияние их на фитоценозы ослабляется и последние восстанавливаются до исходного состояния. В связи с тем что колебания численности популяций насекомых-фитофагов и грызунов связаны с колебаниями по годам метеорологических условий, зоогенные флюктуации (так же как и экотопические) носят циклический характер.

Зоогенные флюктуации в последние десятилетия становятся менее распространенными, так как наблюдается устойчивое сокращение численности популяций многих вызывающих их животных. Сильно, например, сократилась численность сибирского шелкопряда и ряда видов мышевидных грызунов.

Фитопаразитические флюктуации вызываются массовым размножением в отдельные годы некоторых растительных паразитов. Чаще всего наблюдаются всплески в размножении паразитических грибов, в особенности ржавчинных грибов. Обычно грибным заболеваниями подвергаются травянистые растения, поэтому фитопаразитические флюктуации наиболее характерны для травяных, в первую очередь луговых, сообществ. Фитопаразитические флюктуации также имеют циклический характер, поскольку численность фитопаразитов в значительной степени зависит от особенностей метеорологических условий года. Фитопаразитические флюктуации изучены пока слабо, не играют заметной роли в разногодичной изменчивости фитоценозов.

Антропогенные флюктуации обусловлены влиянием на растительные сообщества человека. Они носят либо эпизодический характер, если обуславливаются случайными воздействиями человека, либо циклический характер, когда вызываются регулярными, но неодинаковыми по годам воздей-

ствиями. Классическим примером антропогенных флюктуаций являются изменения в травостое луговых фитоценозов при смене режима их использования: при переводе сенокосов в пастбища происходит быстрое изменение количественных соотношений ценопопуляций и структуры травостоя, а после прекращения выпаса при последующем использовании лугов в качестве сенокосов наблюдается постепенное восстановление травостоя до исходного состояния.

Все рассмотренные типы флюктуаций взаимосвязаны. Они нередко протекают одновременно в одном растительном сообществе и определяют в совокупности общую картину его многогодичной изменчивости.

По характеру изменения признаков фитоценозов различают три типа флюктуаций: скрытые, осцилляторные, дигрессивно-демутационные.

К *скрытым* флюктуациям относят слабо выраженные погодичные изменения растительных сообществ, которые могут быть выявлены лишь при проведении точных учетов. Визуально они не различимы. Скрытые флюктуации характерны для фитоценозов, образованных преимущественно растениями с многолетними надземными органами – деревьями, кустарниками, кустарничками, мхами, лишайниками. Изредка они наблюдаются также в монодоминантных травяных фитоценозах с устойчивыми доминантами. В целом скрытые флюктуации не играют существенной роли в изменчивости фитоценозов.

Осцилляторные флюктуации растительных сообществ – это краткосрочные изменения длительностью в один-два года, связанные с изменением количественных соотношений, продуктивности и жизненного состояния ценопопуляций. Наиболее характерны они для луговых сообществ, где имеют очень широкое распространение. Примером осцилляторных флюктуаций являются изменения фитоценозов остепненных лугов поймы степного отрезка Ирты-

ша, связанные со сменой по годам доминантных ценопопуляций (Прокопьев, 1975). В зависимости от количества выпавших атмосферных осадков и распределения их в вегетационном периоде на этих лугах наблюдаются значительные колебания количественных соотношений таких доминантов, как пырей ползучий (*Elytrigia repens*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), мятлик узколистый (*Poa angustifolia*), осока ранняя (*Carex praecox*), от почти равного участия этих видов до явного преобладания одного-двух.

Дигрессивно-демутационные флуктуации осуществляются в результате нарушения растительных сообществ и последующего их восстановления. Они характерны также в основном для травяных фитоценозов. Нарушения фитоценозов могут возникать под влиянием резкого отклонения от нормы метеорологических и гидрологических условий, сильного увеличения численности популяций фитофагов, разрушительных воздействий человека и т.п. Особенно существенными бывают нарушения фитоценозов, когда неблагоприятное влияние того или иного фактора повторяется несколько лет подряд. Это приводит не только к массовому ослаблению растений, но и к массовой их гибели. В результате таких нарушений нередко сильно разрастаются эксплеренты и состояние фитоценоза резко изменяется. Однако после прекращения воздействия неблагоприятного фактора эксплеренты начинают вытесняться более конкурентоспособными растениями и постепенно, через несколько лет восстанавливается исходное состояние фитоценоза. Примером дигрессивно-демутационных флуктуаций являются изменения разнотравно-злаковых лугов среднего уровня в пойме Среднего Иртыша в результате их вымокания в годы продолжительных паводков и последующего восстановления (Прокопьев, 1975). В годы обычных средних паводков на этих лугах доминируют пырей ползучий,

полевица белая (*Agrostis gigantea*), мятлик луговой (*Poa pratensis*) и некоторые представители мезофильного разнотравья. В годы высоких и продолжительных половодий перечисленные виды вымокают – большинство их особей погибает или переходит в состояние вторичного покоя – и замещаются такими устойчивыми к затоплению эксплерентными видами, как лютик ползучий (*Ranunculus repens*), водолуб (*Eleocharis palustris*), полевица стелющаяся (*Agrostis stolonifera*). Однако через один-два года после окончания длительного паводка исходные доминанты-виоленты, перешедшие в состояние активного разрастания и размножения, почти нацело вытесняют эксплерентные растения и фитоценозы возвращаются в исходное состояние.

Флюктуации фитоценозов иногда бывают настолько резкими, что создается впечатление смены одного фитоценоза другим, однако флюктуации всегда завершаются через сравнительно непродолжительное время возвратом к исходному состоянию. Нужно иметь в виду, что полного восстановления исходного состояния сообщества не происходит, так как динамика климатических условий, являющихся главной первопричиной флюктуаций, осуществляется в разных по продолжительности ритмах (5-, 11-, 50-летних и т.д.), налагающихся друг на друга. Поэтому в процессе флюктуаций всегда содержатся и со временем накапливаются признаки необратимых изменений фитоценозов.

Все формы модификаций растительных сообществ взаимосвязаны, так что суточные изменения накладываются на сезонные изменения, а последние – на флюктуации. В результате возникает сложная картина модификационной динамики растительных сообществ, содержащая также элементы их направленного развития.

Изучение обратимой динамики растительных сообществ, особенно разногодичных и сезонных модифика-

ций, имеет важное теоретическое и прикладное значение. С одной стороны, эта информация нужна для выяснения механизма функционирования фитоценозов и их классификации. Например, если не учитывать флюктуации и сезонные изменения, то один и тот же фитоценоз, описанный в разное время, можно отнести к разным единицам классификации. С другой – знание модификационной изменчивости растительных сообществ позволяет успешнее решать вопросы их рационального использования – прогнозировать по годам урожай, устанавливать оптимальные сроки заготовки растительных ресурсов и т.д.

3.2. Смены растительных сообществ

К сменам растительных сообществ относят их необратимые изменения, которые постепенно накапливаются в каждом сообществе и в конечном счете ведут к замещению его другим растительным сообществом. Смены отличаются от модификаций следующими особенностями:

- носят более глубокий характер, так как затрагивают не только изменение количественных соотношений ценопопуляций и связанных с ними признаков растительных сообществ, но и всегда сопровождаются существенными изменениями их флористического состава;

- обычно являются более или менее продолжительными, и даже если они протекают сравнительно быстро, то все равно связаны с коренной перестройкой растительного покрова;

- относятся к категории устойчивых, направленных изменений; иногда они могут иметь циклический характер, но в данном случае циклы оказываются более или менее продолжительными, многолетними.

Способность к сменам – одно из важнейших свойств растительных сообществ, обусловленное причинами:

– растительное сообщество как системный объект характеризуется вероятностным механизмом саморегуляции и потому обладает в целом невысокой устойчивостью;

– сообщества представляют собой открытые системы, испытывающие различные воздействия внешних факторов, поэтому направленные изменения факторов вызывают смены растительных сообществ;

– растения, образующие сообщества, способны существенно изменять среду, что вызывает смену сообщества.

Поскольку все эти причины действуют постоянно в каждом фитоценозе, ни один фитоценоз не может существовать вечно, рано или поздно он сменяется другим. Поэтому каждый конкретный фитоценоз представляет собой определенный этап развития растительного покрова на данном участке и нередко несет на себе следы пройденных и зачатки будущих этапов.

Необратимые изменения растительных сообществ многообразны и, как правило, протекают одновременно, переплетаясь и образуя сложные смены. Однако эти сложные смены приходится расчленять на элементарные составляющие – элементарные смены, потому что только таким путем и можно изучить смены и потому что в конкретных сообществах нередко преобладает и становится ведущим один вид элементарной смены, изучив который, можно прогнозировать будущее растительного сообщества.

В отечественной фитоценологии известны различные системы классификации смен растительных сообществ. Наибольшее распространение имеют следующие подходы к классификации смен.

1. По истории развития смены делят:

– на первичные, возникающие на первично свободных (впервые зарастающих) участках;

– вторичные, которые осуществляются на участках нарушенного растительного покрова, обычно с сохранившейся-

ся почвой, некоторыми живыми организмами и зачатками растений.

2. По временным масштабам различают:

- вековые;
- длительные;
- быстрые и внезапные (очень быстрые) смены.

3. По механизму течения процесса выделяют:

- катастрофические смены, сопровождающиеся внезапным разрушением фитоценозов;
- постепенные смены развития, которые подразделяются, в свою очередь, на прогрессивные и регрессивные.

4. По размерам площадей растительного покрова различают:

- общие (гологенетические) смены, развивающиеся на обширных пространствах в связи с изменениями всего ландшафта;

- частные (гейтогенетические) смены, к которым относят локальные процессы, охватывающие отдельные фитоценозы и обусловленные изменением отдельных местных факторов.

5. По факторам (причинам) выделяют:

- автогенные (энтодинамические) смены, обусловленные внутренними факторами фитоценозов;
- аллогенные (экзодинамические) смены, связанные с воздействием внешних факторов и подразделяющиеся далее по конкретным факторам на климатогенные, эдафогенные, зоогенные, антропогенные смены.

Для обзора различных категорий смен воспользуемся системой Б.М. Миркина (Миркин, Розенберг, 1978).

Необратимые изменения растительности

А. Класс. Эволюция растительных сообществ.

I. Тип. Флорогенез.

1. Подтип. Природный.

2. Подтип. Антропогенный. Варианты: а) сознательный; б) стихийный.

П. Тип. Фитоценогенез.

1. Подтип. Природный.

2. Подтип. Антропогенный. Варианты: а) сознательный; б) стихийный.

Б. Класс. Сукцессии растительных сообществ.

Б₁. Подкласс. Автогенные сукцессии.

I. Тип. Сингенез.

II. Тип. Эндозкогенез.

Б₂ Подкласс. Аллогенные сукцессии.

I. Тип. Гологенез.

1. Подтип. Природный.

2. Подтип. Антропогенный. Варианты: а) сознательный; б) стихийный.

II Тип. Гейтогенез.

1. Подтип. Природный.

2. Подтип. Антропогенный. Варианты: а) сознательный; б) стихийный.

В. Класс Катаклизмы.

1. Подтип. Природный.

2. Подтип. Антропогенный. Варианты: а) сознательный; б) стихийный.

Преимущество данной системы перед другими заключается прежде всего в том, что в ней смены систематизированы в таксоны разных рангов (классы, подклассы, типы, подтипы, варианты) и она имеет субординационный характер, а также в том, что антропогенные смены пронизывают всю систему и это верно, ибо в современную эпоху человек оказывает влияние почти на все факторы смен.

Самыми крупными таксонами являются классы, которые выделяются по наиболее существенному критерию – по характеру преемственности стадий изменения растительности. С данной точки зрения различают три класса смен растительных сообществ: эволюцию фитоценозов, сукцессии и катаклизмы.

3.2.1. Эволюция растительных сообществ. К данной категории смен относятся такие изменения растительности, в результате которых формируются новые типы фитоценозов, ранее не существовавшие в данном регионе. В данном классе выделяются два типа смен: флорогенез и фитоценогенез.

Флорогенез – исторический процесс формирования флоры в результате образования новых видов, а также миграции видов из других флористических областей.

Фитоценогенез – исторический процесс формирования и развития новых фитоценозов в результате комбинирования и сживания видов измененной флоры.

Таким образом, движущими силами флорогенеза и фитоценогенеза являются одни и те же причины – эволюция растений и миграция видов из одних флористических областей в другие.

В последние десятилетия изменилось понимание эволюции растительных сообществ. Считается, что в ее основе лежат процессы независимой эволюции видов и независимого расхождения их экологических ниш по градиентам основных факторов, а не сопряженные изменения и коадаптация видов. Коадаптируют только виды, связанные тесными трофическими отношениями, например растения-хозяева и их паразиты, микосимбиотрофные виды высших растений и связанные с ними микоризные грибы и т.п.

Природный флорогенез и фитоценогенез. Природные формы флорогенеза и фитоценогенеза протекают очень медленно, на протяжении тысячелетий, десятков тысяч лет, а иногда и более длительное время, поэтому они недоступны для прямого наблюдения. Об этих процессах судят по данным палеоботаники, которые свидетельствуют о значительных изменениях растительного мира за последний 450-миллионный отрезок истории Земли. В это время неоднократно возникали и исчезали не только крупные систематические группы растений, но и целые фло-

ры, в состав которых они входили. Чтобы понять данные изменения, нужно учитывать, что эволюция растительного мира протекала сопряженно с развитием физико-географической обстановки на Земле, которая претерпела колоссальные изменения.

В течение достоверной истории растительного мира наша планета пережила:

- раскол первоначально единой древней суши (Пангеи) на отдельные глыбы с последующим расхождением их и образованием современных материков;

- несколько циклов горообразования;

- неоднократные опускания и поднятия больших участков суши, которые сопровождались обширными трансгрессиями (наступлениями) и регрессиями (отступлениями) моря;

- неоднократные существенные изменения климата, которые приводили в периоды значительных похолоданий к оледенению обширных участков земной поверхности.

Лучше всего изучены процессы флорогенеза и фитоценогенеза последнего четвертичного периода истории Земли. Геологами установлено, что еще в конце третичного периода в Северном полушарии началось устойчивое похолодание климата, которое в четвертичном периоде достигло таких размеров, что привело к образованию мощной толщи льда, покрывавшего значительные по площади территории – всю северную часть Европы, а также значительную северную часть Азии и Северной Америки. В Западной Сибири, например, южная граница равнинных ледников опускалась до 60-го градуса северной широты, так что север Томской области был занят ледниковым покровом. В горах оледенение также было значительным, здесь ледники нередко спускались к самым подножиям.

Однако ледниковый период (плейстоцен) не был постоянно холодным. На всем его протяжении холодные эпохи чередовались с теплыми, во время которых льды тая-

ли и границы ледников отступали на равнинах к северу, а в горах – вверх. Для территории России геологи выделяют 3–4-ледниковые и 2–3-межледниковые плейстоценовые эпохи. При этом потепления и похолодания климата были не только весьма существенными, но и продолжительными, распространяясь на десятки или сотни тысяч лет.

Подобные изменения климата вызывали значительные изменения флоры и растительного покрова, суть которых заключалась в следующем.

1. На всей территории северной части Евразии и Северной Америки, подвергшейся оледенению или воздействию холодного климата, богатые теплолюбивые третичные флора и растительность уничтожались и замещались сравнительно бедными холодостойкими флорой и растительностью. Отдельные элементы теплолюбивой флоры и остатки термофильной растительности сохранялись лишь в защищенных от влияния холодного климата местах – *рефугиумах*, например в горах юга Западной Европы, Сибири, в Крыму, в Закавказье.

2. Неоднократные похолодания и потепления климата вызывали неоднократные перемещения границ растительных зон в широтном направлении: при похолодании границы зон сдвигались к югу, а при потеплении – к северу. Соответственно смещались границы растительных поясов в горах.

3. Чередование ледниковых и межледниковых эпох сопровождалось расширением площади одних зон, уменьшением площади других, а в ряде случаев также выпадением некоторых из них или формированием новых. При наступлении ледников расширялась тундровая зона за счет сужения лесной зоны, которая не могла смещаться далеко на юг в связи с расположением там ранее образовавшейся аридной области. Предполагается, что в эпоху максимального оледенения лесная зона на значительной территории бывшего СССР исчезала, сохраняясь лишь на юго-западе и юго-

востоке, и что на стыке тундровой и степной зон формировалась переходная тундрово-степная зона. В межледниковые эпохи, напротив, расширялась лесная зона за счет тундровой, а тундрово-степная зона исчезала.

4. Изменения климата вызывали изменения флоры и растительности каждой зоны. При похолодании климата флора и растительность изменялись в направлении выпадения более или менее теплолюбивых растений и замещения их более холодостойкими растениями, в направлении упрощения флоры и растительности. При потеплении климата в связи с выходом из рефугиумов и расселением теплолюбивых элементов флоры на север процессы изменения шли в обратном направлении.

После завершения последнего оледенения около 15 тыс. лет назад началась современная (голоценовая) эпоха, на протяжении которой климат продолжал изменяться циклически, что нашло отражение в расчленении голоцена на отрезки времени (от четырех до восьми), каждый из которых характеризовался особым климатом. Вслед за изменением климата в голоцене изменялись флора и растительный покров.

Антропогенный флорогенез и фитоценогенез протекают намного быстрее, поэтому нередко их можно наблюдать и непосредственно изучать. Так, например, в результате сознательной деятельности человек выводит новые сорта и виды растений, интродуцирует чуждые местной флоре виды, создает простые и сложные посадки культурных или интродуцированных диких растений и т.д. Все это, несомненно, оказывает влияние на флорогенез и фитоценогенез.

Стихийные антропогенные варианты флорогенеза и фитоценогенеза обуславливаются случайным заносом новых видов из других регионов, выходом из-под контроля человека и одичанием интродуцентов, возникновением новых видов под действием антропогенных химических и радиоактивных мутагенов и т.д.

Приведем классификацию антропогенных форм эволюции растительности Б.М. Миркина (1984).

А. Целенаправленная (сознательная) эволюция:

а) замена естественной растительности на искусственные сообщества;

б) интродукция видов из других районов и включение их в состав естественных или искусственных сообществ;

в) изменение состава естественных сообществ за счет введения новых видов;

г) конструирование новых типов искусственных сообществ (лесных, полевых, парковых, рекультивационных на техногенных субстратах и т.д.).

Б. Стихийная эволюция:

а) занос видов из других районов;

б) уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия за счет уничтожения части экотипов;

в) смещение границ природных зон вследствие хозяйственной деятельности человека;

г) возникновение новых устойчивых вторичных типов растительных сообществ;

д) формирование новых сообществ на антропогенных (чаще техногенных) субстратах вследствие их самозарастания.

К стихийным формам флорогенеза и фитоценогенеза, по-видимому, следует отнести также возможные изменения флоры и растительности, обусловленные антропогенными изменениями климата. Некоторые климатологи прогнозируют существенные антропогенные изменения климата уже в начале текущего столетия. По прогнозу ученых, к 2025 г. содержание углекислого газа в атмосфере должно увеличиться примерно в 2 раза, что приведет в связи с усилением парникового эффекта к повышению среднегодовой температуры в Северном полушарии на 3–4°C. А это будет соответствовать среднегодовой температуре Северного полушария в плиоцене, когда на территории Западной Сибири произрастали субтропические леса.

Процессы флорогенеза и фитоценогенеза взаимосвязаны и отражают, по существу, два разных явления: флорогенез – процесс изменения флоры за счет появления новых видов растений, фитоценогенез – формирование новых фитоценозов в результате сживания элементов измененной флоры. И хотя эти процессы идут одновременно и фитоценогенез невозможен без флорогенеза, последний все же не относится к эволюции растительных сообществ.

3.2.2. Сукцессии растительных сообществ. Учение о *сукцессиях* было основано в Северной Америке Г. Каульсом и затем развито его соотечественником Ф. Клементсом, который предложил различать *первичные сукцессии*, связанные с развитием растительного покрова на первично свободных экотопах, и *вторичные сукцессии*, протекающие при восстановлении растительности на вторично свободных экотопах.

Данный класс смен включает постепенные необратимые изменения, в результате которых, возникают типы растительных сообществ, уже существующие на других участках региона. Сукцессии – это всегда повторение пройденного, возникновение фитоценозов на основе существующей местной флоры. Класс сукцессий подразделяется на два подкласса – автогенные и аллогенные сукцессии.

3.2.2.1. Автогенные сукцессии вызываются внутренними факторами, заложенными в самих растительных сообществах, в свойствах слагающих их растений, в особенностях влияния растений на среду, поэтому данную категорию смен называют также эндодинамическими сменами, или эндогенными сукцессиями. В данном подклассе выделяются два типа смен – сингенез и эндоэкогенез.

Сингенез – смена, охватывающая начальный отрезок сукцессии до вступления в действие эндоэкогенеза. Механизм сингенеза – это заселение растениями первично и вто-

рично свободных экотопов и конкурентные взаимодействия растений.

Сингенез также предлагается понимать шире, как процесс, который протекает не только при заселении растениями свободных территорий, но и при внедрении в сложившиеся растительные сообщества новых для них видов. В результате внедрения новых видов, их размножения и сживания между собой и с существовавшими здесь видами наблюдается постепенное изменение состава и структуры сообщества и замещение его другим растительным сообществом. При этом не происходит существенного изменения среды. Таким образом, любая сукцессия, обусловленная изменением конкурентных отношений между растениями, является сингенетической сукцессией.

Кроме того, отрицается существование сингенетических смен. Считается, что термин сингенез обозначает не какой-то особый тип смен, а механизм любой смены. Действительно, любая смена сопровождается внедрением в растительное сообщество новых видов, размножением их, сживанием, выработкой новой системы взаимоотношений и перестройкой признаков состава и структуры сообщества. Следовательно, сингенез сопровождает любую смену, сингенез – это механизм любых смен растительных сообществ.

Эндозкогенез. К эндозкогенетическим сменам относят такие автогенные сукцессии, которые вызываются изменениями среды в растительных сообществах самими растениями в результате их жизнедеятельности. Это основной и наиболее распространенный тип автогенных сукцессий, который, как правило, ведет к выработке более устойчивых, более продуктивных и более «подогнанных» к среде сообществ. Растения способны изменять среду в неблагоприятном для себя направлении и тем самым вызывать изменения растительных сообществ.

Л.Г. Раменский (1938) сформулировал представление об эндоэкогенезе, суть которого заключается в следующем. Растения (в первую очередь доминанты) в процессе жизнедеятельности влияют на среду и вызывают в ней изменения. Эти изменения постепенно накапливаются и трансформируют местообитание. В результате, с одной стороны, изменяются позиции видов, ранее существовавших в растительном сообществе: одни из них выпадают совсем; другие сокращают обилие, переходя из доминантов в ассектаторы; третьи, напротив, могут обильно разрастаться и переходить из категории ассектаторов в категорию доминантов. С другой стороны, замкнутость сообщества ослабевает, и в него внедряются новые виды, находящие здесь благоприятные для себя условия. В конечном счете изменяются видовой состав и структура, между видами складываются новые взаимоотношения, формируется новая фитосоциета, и все это ведет к смене предыдущего растительного сообщества новым.

Выявлены модели поведения растений при сукцессиях:

– модель благоприятствования – виды каждой более ранней сукцессионной стадии изменяют среду так, что она становится благоприятной для внедрения видов каждой последующей сукцессионной стадии;

– модель ингибирования – виды более ранних стадий препятствуют внедрению новых поселенцев, и замещение одних видов другими происходит только тогда, когда экологические ниши освобождаются при гибели предшественников;

– модель толерантности – ранее поселившиеся виды ухудшают условия растений последующих стадий, но ими оказываются более устойчивые (толерантные) виды;

– модель нейтральности, которая характеризуется тем, что по мере изменения местообитаний происходит смена

видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценоотическими стратегиями.

При первичных сукцессиях в основном проявляется модель благоприятствования, а при вторичных сукцессиях – благоприятствования, ингибирования или нейтральности. В чистом виде применительно к сукцессии в целом эти модели проявляются редко. В большинстве случаев на разных стадиях одной и той же сукцессии процесс протекает по разным моделям: обычно сукцессия начинается с модели благоприятствования или нейтральности, в связи со слабой конкуренцией на ранних стадиях, а на заключительных этапах, даже в случае прогрессивного развития, сукцессия протекает по модели толерантности, потому что экологический объем местообитания полностью заполняется нишами видов, между которыми конкуренция сильно обостряется.

Различают две формы эндоэкогенеза: природный и эндоэкогенез нарушенной растительности.

Природный эндоэкогенез представляет собой спонтанный процесс саморазвития растительности. Очень отчетливо он проявляется, например, при зарастании водоемов, некоторых типах заболачивания лесов, саморазвитии болот, зарастании первично свободных участков, образованных твердыми или рыхлыми горными породами. В качестве примера спонтанных эндоэкогенетических сукцессий рассмотрим смены фитоценозов при зарастании неглубоких водоемов с отлогими берегами и при саморазвитии болот.

Эндоэкогенетические смены при зарастании водоемов.

При зарастании неглубоких водоемов обнаруживается поясное распределение в них растений разных жизненных форм и образуемых ими растительных сообществ – это первая закономерность. При этом каждому поясу при определенной прозрачности воды соответствует определенная глубина.

1. В прибрежной периодически обсыхающей части, где глуби-

на воды не превышает 0,5 м, формируются сообщества из крупных болотных осок (*Carex vesicaria*, *C. riparia*, *C. acuta*), водолюба (*Eleocharis palustris*) и болотного разнотравья (*Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile* и т.п.).

2. На глубине 0,5–2 (3) м формируются сообщества из аэрогифитов (*Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum* и др.).

3. К центру водоема на глубине 2–3 (4) м располагаются растительные сообщества прикрепленных к субстрату плейстофитов – растений с плавающими листьями (*Nymphaea alba*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans*).

4. На глубине 3–5 м находятся сообщества, образованные гидатофитами – полностью погруженными в воду растениями (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis* и т.п.).

5. На глубине 5–6 м формируются сообщества из подводных мхов (*Scorpidium*, *Calliergon*) и харовых водорослей (*Chara*).

6. В центральных, наиболее глубоководных частях водоемов (обычно глубже 6 м) формируются сообщества микроскопических планктонных и бентосных зеленых, диатомовых водорослей и др.

Вторая закономерность растительного покрова зарастающих водоемов состоит в том, что со временем более глубоководные растительные сообщества замещаются менее глубоководными. В результате происходит как бы смещение всего ряда сообществ от периферии водоема к его центру, сопровождаемое последовательным выпадением центральных, более глубоководных фитоценозов и упрощением растительного покрова. В конечном счете водоем превращается в осоковое или злаково-осоковое болото. И если в центре массива такого болота отобрать почвенным буром колонку торфяных и сапропелевых донных отложений, то в ней обнаружатся горизонты, соответствующие этапам существования здесь разных ценозов, начиная от глубоководных, водорослевых, и кончая болотными, осоковыми.

Главная причина всех этих смен растительных сообществ кроется в отложении растительного опада на дне во-

доема, что ведет к его обмелению и изменению условий существования водных растений, в первую очередь изменению светового и температурного режимов.

Описанный процесс зарастания водоемов является одним из путей образования низинных болот, торфяная залежь которых, пропитанная озерной водой, содержит достаточно много минеральных солей. Растительный покров таких болот формируется из более или менее требовательных к элементам минерального питания эвтрофных растений разных жизненных форм: трав (осоки, злаки, разнотравье), гипновых мхов (виды *Drepanocladus*, *Calliergon*, *Scorpidium*), некоторых видов кустарниковых ив (*Salix cinerea*, *S. rosmarinifolia*, *S. pentandra*) и деревьев (*Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* и др.).

С заполнением чаши водоема торфом и превращением водоема в болото в гумидных условиях таежной зоны эндозоогенетические смены не прекращаются, так как далее начинается саморазвитие болотной экосистемы, схема которого ниже приводится по В.Н. Сукачеву (1938) и А.П. Шенникову (1964).

Эндозоогенетические смены при саморазвитии болот. Первопричиной саморазвития болотной экосистемы, сопровождаемого эндозоогенезом болотной растительности, являются, как и при зарастании водоема, образование растениями низинного болота плохо разлагаемого растительного опада, постепенное накопление и напластование сверху новых слоев торфа. Со временем мощность торфяной залежи увеличивается настолько, что верхние корнеобитаемые горизонты ее в периоды понижения уровня грунтовых вод начинают обрываться от последних, вследствие чего условия минерального питания растений ухудшаются, а это ведет к замещению в растительном покрове эвтрофных видов мезотрофными и мезоолиготрофными осоками (*Carex cinerea*,

C. lasiocarpa, *C. globularis*, *C. diandra*) и сфагновыми мхами (*Sphagnum platyphyllum*, *S. teres*, *S. obtusum*, *S. subsecundum* и т.д.). В древесном ярусе появляется сосна (*Pinus sylvestris*) и нередко также сохраняется *Betula pubescens*.

В результате на месте низинных эутрофных болот формируются переходные мезотрофные и мезоолиготрофные болота, растительный покров которых представлен осоково-сфагновыми, березово-осоково-сфагновыми, сосново-осоково-сфагновыми и другими типами растительных сообществ.

Дальнейшее накопление растениями данных сообществ более бедного зольными веществами торфа и повышение поверхности торфяника приводят к полному отрыву корнеобитаемых слоев торфа от нижних, более богатых питательными веществами горизонтов. Минерализация растительных остатков здесь также протекает очень слабо. Основным источником увлажнения и питания становятся атмосферные осадки, содержащие ничтожно мало элементов минерального питания, и атмосферная пыль. В результате болото переходит в верховую олиготрофную стадию развития.

Резкое ухудшение условий питания на данной стадии саморазвития болотных экосистем обуславливает замещение мезотрофных видов типичными олиготрофами, среди которых господствуют сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. cuspidatum*, *S. majus* и др.) нередко с обильным участием олиготрофных кустарничков (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris* и др.) и реже трав (*Scheuchzeria palustris*, *Rhynchospora alba*, *Rubus charnaemorus*, *Drosera rotundifolia*). Из деревьев встречается только сильно угнетенная сосна, представленная несколькими болотными формами.

Сфагновые мхи, постоянно нарастающие вверх, обеспечивают быстрое повышение поверхности торфяника и при-

дание ей выпуклой формы. Если болото занимает небольшую площадь, то прогрессирующая выпуклость поверхности приводит к его регрессу в результате осушения. Условия роста сосны улучшаются, и постепенно происходит смена болотных сообществ заболоченным типом леса – сосняком сфагновым.

При значительных территориальных размерах болотного массива центральная часть его приобретает плоскую поверхность, очень слабо дренируется и переувлажняется. В результате возникает неровная поверхность болота, представленная сильно обводненными понижениями – мочажинами, занятыми гидрофильными сфагновыми мхами, в сочетании с менее увлажненными грядами, на которых поселяются сильно угнетенная низкая сосна, болотные кустарнички и менее влаголюбивые сфагновые мхи. Так формируются грядово-мочажинные болота с растительным покровом, состоящим из сложного комплекса фитоценозов.

Такова общая схема автогенных сукцессий болотных экосистем и их растительного покрова.

Восстановительные формы эндоэкогенеза. При нарушениях растительного покрова возникают автогенные смены, которые называют *восстановительными сукцессиями*, или *демутациями*. На месте уничтоженного человеком или природными стихийными факторами фитоценоза постепенно, через серию производных сообществ восстанавливается фитоценоз, близкий к исходному. Подобные смены фитоценозов возникают на лесных гарях и вырубках, заброшенных пашнях, сильно выбитых пастбищах после прекращения выпаса.

Классическим примером восстановительных сукцессий являются так называемые *пирогенные смены* (послепожарные) лесных фитоценозов. В качестве примера рассмотрим демутацию сосняков зеленомошниковых, широко распространенных в среднетаежной подзоне Западно-

Сибирской равнины на подзолистых почвах тяжелого механического состава.

Пожар полностью уничтожил в сообществе древесный ярус и напочвенный покров. В первые годы на обогащенной золой почве идет интенсивное зарастание гари травянистыми эксплерентами и опушчными растениями (*Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Crepis sibirica*, *Cacalia hastata*) и заселение ее молодым подростом березы, а иногда и осины. Последние успешно конкурируют с травами, и по мере их разрастания сомкнутость травостоя быстро уменьшается до полного исчезновения. Через 3–5 лет формируется достаточно сомкнутый молодой подрост лиственных пород хорошего состояния высотой 1,5–3 м, обилием 15–20 тыс. экз/га. Верхние горизонты почвы несколько обогащаются органикой.

В дальнейшем с развитием осиново-березового яруса и увеличением размеров слагающих его деревьев происходит интенсивное изреживание древостоя, так что в возрасте 15–20 лет насчитывается уже 7,5–5,5 тыс. экз/га, а в 30–35-летнем древостое – лишь 1330 экз/га. Процесс самоизреживания древостоя сопровождается постепенным формированием разреженного напочвенного покрова из таежных трав (*Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*).

Вместе с изреживанием древостоя происходит постепенное изменение его породного состава. Дело в том, что береза и осина вообще плохо возобновляются под собственным пологом, а в неблагоприятных для них условиях среднетаежной подзоны Западно-Сибирской равнины практически совсем не возобновляются. Темнохвойные же породы в данном районе, напротив, начинают возобновляться на почвах тяжелого механического состава сразу же под сомкнувшимся пологом осиново-березового молодняка. И хотя фор-

мирование темнохвойного подроста под лиственным пологом осуществляется замедленно, растянуто, численность и высота его постепенно увеличиваются; к 50–60 годам под осиново-березовым пологом формируется более или менее сомкнутый молодой второй ярус из темнохвойных древесных пород.

С развитием темнохвойного яруса фитосреда в лесу начинает изменяться в сторону фитосреды коренного кедровника зеленомошникового так как молодой темнохвойный ярус создает значительное затенение и поставляет в лесную подстилку грубый и кислый растительный опад. В таких условиях появляются и начинают постепенно разрастаться зеленые мхи.

Дальнейшее развитие осиново-березового леса со вторым ярусом из темнохвойных пород сопровождается постепенным настиганием по высоте первого яруса вторым и внедрением темнохвойных пород в первый ярус. Происходит это потому, что темнохвойные породы в данный возрастной период (в 50–100-летнем возрасте) растут сравнительно быстро, а осина и в особенности береза, напротив, сильно замедляют рост в высоту. Под смешанным лиственно-темнохвойным древостоем формируются новые пологи темнохвойного подроста более поздних генераций. Все эти изменения в древесном ярусе вызывают еще большее приближение фитосреды к ее исходному состоянию, что сопровождается интенсивным разрастанием зеленых мхов и формированием мелкотравно-зеленомошникового напочвенного покрова.

На заключительной стадии демутации происходит выпадение из древостоя яруса березы и осины, формирование темнохвойного древостоя и последующее изменение его состава. Береза и осина, достигнув 80–100-летнего возраста, подвергаются в сильной степени заболеванию сердцевинной гнилью и при отсутствии их возобновления нацело выпадают из древесного яруса, который теперь на 100% обра-

зуется темнохвойными породами. В составе темнохвойного подроста и молодого древостоя большое участие принимают вместе с сосной сибирской пихта и ель. Нередко последние преобладают по числу стволов. Однако на заключительной стадии демутации обилие пихты и ели в древостое резко уменьшается, а участие сосны возрастает. Данное явление объясняется тем, что в среднетаежной подзоне сосна сибирская, находясь в оптимальных для нее климатических условиях, оказывается более конкурентоспособной по сравнению с пихтой и елью и вытесняет их из верхнего полога, занимая положение эдификатора.

С выпадением из древостоя березы и осины качество фитосреды восстанавливается до исходного состояния, характерного для коренных сосняков зеленомошниковых, что стимулирует восстановление характерного для них напочвенного покрова. Обилие таежного мелкотравья уменьшается, а зеленых мхов увеличивается. В результате формируется одноярусный зеленомошниковый покров с единичным участием таежных трав и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*).

Таким образом, через 120–150 лет демутация завершается образованием фитоценозов, аналогичных по составу и строению исходным лесным фитоценозам, существовавшим здесь до пожара.

Весь процесс пирогенных смен сосняков зеленомошниковых на севере Томской области характеризуется сукцессионным рядом узловых типов фитоценозов.

Восстановившийся сосняк зеленомошниковый

Смешанный березово-темнохвойный лес
с мелкотравно-зеленомошниковым покровом

Средневозрастной березняк мелкотравный
со II ярусом из темнохвойных пород

Густой молодой березняк мертвопокровный

Осиново-березовый молодняк с разнотравным покровом

Свежая гарь сосняка зеленомошникового

Коренной сосняк зеленомошниковый

Эндозоогенез представляет собой типичный автогенный процесс. И поскольку причина такого рода сукцессий всегда заложена в самих фитоценозах – во влиянии на среду образующих их растений – эндозоогенез не подразделяется на антропогенный и природный подтипы, точнее сказать, он представлен только природным подтипом. В случае с демутиациями антропогенные нарушения растительности являются лишь предварительным условием – толчком сукцессии, движущая сила которых заложена, как и при спонтанном эндозоогенезе ненарушенных сообществ, в изменении растениями среды.

3.2.2.2. Аллогенные сукцессии, или экзодинамические смены, обусловлены внешними по отношению к фитоценозам факторами. В пределах данного подкласса выделяется два типа – гологенез и гейтогенез.

Гологенез – крупномасштабные сукцессии, вызываемые изменениями физико-географической среды в целом. Гологенез представлен природным и антропогенным подтипами.

Природный гологенез особенно четко и быстро протекает в поймах рек в связи с развитием пойменных ландшафтов. Эрозионно-аккумулятивная деятельность руслового потока и полых вод обуславливает формирование все новых и новых участков пойменной суши и последовательное их развитие вследствие регулярных отложений аллювиальных наносов и постепенного повышения уровня пойменной террасы. Это обстоятельство вызывает необратимые изменения экологических режимов интразональных поймен-

ных местообитаний в сторону все большего приближения их к зональным условиям и приводит к сукцессиям пойменных фитоценозов.

В качестве примера рассмотрим гологенез растительности лесостепной поймы Иртыша (Прокопьев, 1975). В условиях устойчивого смещения русла реки на восток здесь сформировалась (2–3 км) левосторонняя пойма параллельно-гривистого типа, которая четко расчленяется на три эколого-генетические зоны: прирусловую, центральную и притеррасную, образующие современную в той или иной степени заливаемую пойму.

Современная пойма подразделяется на две высотно-возрастные ступени:

- а) ступень очень молодой формирующейся поймы;
- б) ступень более высокой и более зрелой типичной поймы. Кроме того, в ряде мест лесостепного отрезка поймы Иртыша отмечаются массивы наиболее высокой, обычно удаленной от реки, в настоящее время совсем не заливаемой древней поймы, которую нужно рассматривать в качестве третьей, нижнеголоценовой возрастной ступени поймы.

Если подходить с более дробной мерой учета возраста, то в пределах каждой из трех ступеней можно выделить разновозрастные участки, а именно:

- 1) прирусловые отмели оказываются моложе несколько удаленных от реки гривисто-ложбинных участков формирующейся поймы;
- 2) большинство массивов прирусловой поймы в условиях последовательного одностороннего смещения реки оказываются моложе участков центральной и притеррасной поймы;
- 3) на ступенях современной и древней поймы выделяются пониженные молодые участки суши, образовавшиеся в результате заиливания старичных водоемов, и повышен-

ные, более старые участки суши, которые возникли на месте первых или генетически связаны с формирующейся поймой.

В лесостепной пойме Иртыша, как и в поймах других равнинных рек, возможны три пути возникновения и развития суши: первые два пути связаны с возникновением и развитием грив и межгривных ложбин формирующейся поймы, а третий – с заиливанием и зарастанием старичных и других пойменных водоемов. В соответствии с этим выделяется три гологенетические сукцессионные ряда: ивняково-березняковый, болотно-лугово-березняковый, болотно-лугово-степной галофитный.

I. *Ивняково-березняковый сукцессионный ряд* связан с развитием прирусловых грив, которые зарождаются в виде прирусловых отмелей формирующейся поймы и в результате последующего накопления аллювиальных наносов и одностороннего смещения русла реки неуклонно повышают свой уровень, проходя развитие сначала в условиях прирусловой, а затем центральной и притеррасной зон поймы. Ивняково-березняковый ряд включает узловые типы фитоценозов, сменяющих друг друга во времени.

Субзональные березняки злаково-разнотравные
(*Rubus saxatilis*, *Fragaria viridis* и др.)

на высоких незаливаемых гривах центральной поймы
с дерново-слоистыми легкосуглинистыми почвами

Разнотравно-раннеосоково (*Carex praecox*)-злаковые (*Poa angustifolia*,
Bromopsis inermis, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*) луга
на высоких гривах прирусловой и центральной поймы
с дерново-слоистыми супесчаными и легкосуглинистыми почвами

Ветляники (*Salix alba*, *Salix viminalis*) с корневищно-злаковым
(*Elytrigia repens*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa palustris*)
напочвенным покровом на средневысоких гривах прирусловой поймы
со слоистыми слабообразованными песчаными почвами

Молодые ивняки (*Salix alba*, *Salix viminalis*, *Salix triandra*)
мертвопокровные на гривах формирующейся поймы с примитивными
слоистыми иловато-песчаными почвами

Пионерные группировки из вегетативно-подвижных растений
(*Equisetum arvense*, *Mentha arvensis*, *Agrostis stolonifera*, всходы ив)
на прирусловых отмелях, сложенных иловато-песчаными наносами

II. *Болотно-лугово-березняковый сукцессионный ряд*
связан с развитием проточных межгривных ложбин, ко-
торые зарождаются в условиях формирующейся поймы
и очень быстро заполняются аллювиальными наносами сна-
чала прирусловых, а затем пойменных фаций, превращаясь
в конечном счете в высокие выравненные плоские участки.
Ряд представлен узловыми типами фитоценозов.

Субзональные березняки разнотравно-тупоколосково-вейниковые
(*Calamagrostis obtusata*) выровненных высоких участков древней
поймы с дерновыми лесными суглинистыми почвами

Разнотравно-злаковые (*Agrostis gigantea*, *Elytrigia repens*, *Poa palustris*)
влажные луга неглубоких ложбин и выровненных участков
центральной поймы с дерново-луговыми суглинистыми почвами

Остроосоковые (*Carex acuta*) и остроосоково-канареечниковые
(*Phalaroides arundinacea*) болотистые луга проточных ложбин
типичной прирусловой поймы с иловато-болотными слабообразованными
слоистыми почвами

Прибрежно-водные пионерные группировки вегетативно-подвижных
аэрогидрофитов (*Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*,
Rorippa amphibia, *Eleocharis palustris*) проточных ложбин
формирующейся поймы на примитивных иловато-болотных почвах

III. *Болотно-лугово-степной галофитный сукцессион-
ный ряд* связан с развитием старичных и других пойменных
водоемов, которые постепенно заиливаются и на ступени
древней поймы могут превращаться в выравненные припод-
нятые участки. Смены растительных сообществ при эволю-

ции старичных водоемов на первом аквальном (водном) периоде развития находятся под большим воздействием эндоэкогенетических процессов, так как обмеление водоемов происходит не столько в результате заиливания, сколько под влиянием образования опада водных растений. Кроме того, в связи с подтоком из области надпойменных террас в притеррасную и центральную пойму минерализованных грунтовых вод гологенетические смены фитоценозов данного ряда сопровождаются усиленной галофитизацией. Болотно-лугово-степной галофитный ряд характеризуется набором узловых типов фитоценозов.

Типчаковые (*Festuca valesiaca*) и полынно (*Artemisia nitrosa*)-типчаковые галофитные луговые степи на степных солончаках высоких равнинных участков древней поймы

Мелкотравно-бескильницевые (*Puccinellia tenuissima*) галофитные остепненные луга плоских участков древней поймы с дерново-луговыми солончаковато-солонцеватыми суглинистыми почвами

Корневищно-злаковые (*Alopecurus arundinaceus*, *Elytrigia repens*, *Agrostis stolonifera*) и мелкотравные (*Juncus gerardii*, *Plantago cornuti*, *Triglochin maritimum*) галофитные сырые луга пониженных равнин современной поймы с дерноволугвыми огленными солончаковатыми суглинистыми почвами

Двурядно-осоковые (*Carex disticha*) галофитные болотистые луга бессточных межгрибных ложбин современной поймы с лугово-болотными солончаковатыми почвами тяжелого механического состава

Тростянковые (*Scolochloa festucacea*), тростниковые (*Phragmites australis*), пузырчато-осоковые (*Carex vesicaria*) минеральные солончаковатые болота глубоких бессточных ложбин современной поймы с торфянисто-болотными почвами

Прибрежно-водные сообщества

Водные сообщества

Таковы основные пути природного гологенеза в лесостепной пойме Иртыша. На эти процессы накладываются широко распространенные антропогенные формы гологенеза и гейтогенеза, поэтому общая картина аллогенных сукцессий пойменной растительности значительно усложняется.

Антропогенный гологенез обычно вплетается в ткань природного гологенеза. Например, уничтожение лесов в речном бассейне ускоряет природный гологенез и формирование субзональных пойменных сообществ. В то же время возможны и чисто антропогенные формы гологенеза, например смены фитоценозов, обусловленные изменениями климата и почв при строительстве крупных гидротехнических сооружений.

Гейтогенез – локальные аллогенные сукцессии, которые вызываются влиянием местных факторов, не связанных с общими тенденциями развития ландшафта. Данный тип делится на природный и антропогенный подтипы. Однако, в отличие от гологенеза, гейтогенез бывает, как правило, антропогенного происхождения и обусловлен влиянием человека как на растительность, так и на местообитания. В качестве примера рассмотрим гейтогенетические сукцессии, возникающие под влиянием выпаса сельскохозяйственных животных и называемые обычно зоогенными сменами.

Зоогенные смены. Влияние домашних животных на природную растительность началось очень давно, с тех пор как человек стал приручать и одомашнивать первых животных. Однако на протяжении тысячелетий, пока численность сельскохозяйственных животных была небольшой, их влияние на растительный покров оставалось незначительным и носило локальный характер. И только в последние 200–300 лет в связи с быстрым ростом поголовья скота при одновременном сокращении площадей пастбищных угодий воздействие сельскохозяйственных животных на растительный покров неуклонно возрастало и к настоящему времени

достигло угрожающих масштабов. Сейчас пастбищное содержание скота имеет место во всех широтных зонах и высотных поясах и влияние сельскохозяйственных животных испытывают почти все типы растительности, в особенности это касается тундр, лугов, степей, пустынь и саванн; нет никакого сомнения в том, что их современный растительный покров был бы иным, если бы не подвергался выпасу. Пасущиеся животные оказывают разнообразные прямые и косвенные воздействия на растительность.

Результат влияния проявляется прежде всего в изменении количественных соотношений ценопопуляций и видового состава фитоценозов, снижении продуктивности растительной массы, изменении условий местообитаний.

Растения на пастбищах подвергаются вытаптыванию и выборочному стравливанию. Вытаптывание обуславливает давление на надземные органы, величина которого прямо пропорционально зависит от количества скота на единицу площади и длительности пастбищного периода. Кроме того, интенсивность вытаптывания связана с видом выпасаемых животных: особенно высокие механические нагрузки на растения создают овцы.

При стравливании теряется часть генеративных и вегетативных органов растений, что ведет к нарушению их роста. Ценные в кормовом отношении виды скучиваются животными в первую очередь, поэтому их надземные части многократно отчуждаются в течение одного вегетационного периода. Плохие кормовые растения, напротив, остаются на пастбище нетронутыми.

Разные виды растений неодинаково реагируют на вытаптывание и стравливание. Вытаптывание отрицательно сказывается на жизнедеятельности подавляющего большинства видов, за исключением небольшой группы пастбищных растений, представленных в основном некрупными, упругими, нередко стелющимися, ползучими и розеточ-

ными формами. При стравливании одни виды отрастают хорошо, другие хуже, а третьи не отрастают совсем. В результате на начальных стадиях выпаса быстро изменяется количественное участие ценопопуляций, а на последующих стадиях очень сильно обедняется видовой состав, так как все малоустойчивые к пастьбе растения выпадают, замещаясь пастбищниками; упрощается также структура фитоценозов.

Падение продуктивности растительной массы на пастбищах является прямым следствием обеднения видового состава, упрощения набора жизненных форм растений и структуры растительных сообществ.

Изменение условий местообитаний под влиянием выпаса связано с изменением структуры растительных сообществ и с непосредственным воздействием животных на почву. С упрощением вертикальной структуры и уменьшением густоты надземной массы увеличивается количество достигающей поверхности почвы солнечной радиации и усиливается поверхностный сток атмосферных осадков. Возрастает прогревание почвы, увеличивается испарение с ее поверхности, снижается влажность приземного слоя воздуха и верхних горизонтов почвы.

Непосредственное воздействие животных на почву проявляется в первую очередь в уплотнении верхних горизонтов почвы, а иногда и в деформации ее поверхности. При этом эффект воздействия зависит от целого ряда факторов: интенсивности и длительности пастьбы, положения участка в рельефе, влажности почвы и ее механического состава и т.д. Так, например, на песчаных почвах пастьба ведет к разрушению верхнего слоя почвы и последующей ветровой эрозии. На суглинистых умеренно влажных почвах наблюдается их уплотнение и иссушение. В местах с неглубоким залеганием минерализованных грунтовых вод уплотнение почв сопровождается усилением их засоления. Выпас на избыточно увлажненных почвах тяжелого механического

состава ведет, с одной стороны, к деформации поверхности и образованию скотобойных кочек и, с другой – к снижению влагоемкости и водопроницаемости почв, что нередко является причиной заболачивания.

Животные влияют и на питательный режим почв, так как с изменением физических свойств (температура, влажность, плотность и т.д.) изменяется микробиологическая активность почв. В результате изменяются интенсивность минерализации органических веществ и обеспеченность растений элементами минерального питания. Кроме того, значительная часть азота и минеральных веществ на пастбищах отчуждается с кормом, с чем связано понижение естественного плодородия почв, хотя часть веществ возвращается в почву в виде экскрементов животных.

Таким образом, воздействия пасущихся животных на растительные сообщества и их местообитания разнообразны и весьма существенны, поэтому они вызывают сравнительно быстро текущие смены преимущественно регрессивного характера, получившие в фитоценологии название пастбищной, или пастбищной, дигрессии. Положительное влияние животных на растительность пастбищ обнаруживается лишь при слабом и умеренном выпасе и проявляется в том, что некоторые виды здесь образуют больше семян, лучше осуществляется перенос их семян с одних участков на другие, семена лучше прорастают в связи с заглублением их в почву копытами животных, условия приживания всходов оказываются более благоприятными по сравнению с заповедными участками в связи с изреживанием растительного покрова и ослаблением конкурентного давления основных доминантов.

Ход пастбищной дигрессии зависит от вида выпасаемых животных и их численности, системы выпаса скота, особенностей исходных растительности и почв и ряда дру-

гих факторов. Удалось выявить обобщенный ряд и построить шкалу пастбищной дигрессии (ПД), которая отражает общие закономерности изменения состава и структуры растительных сообществ в зависимости от величины пастбищной нагрузки.

Применительно к луговым сообществам шкала ПД состоит из 10 ступеней и разделяется на 7 сукцессионных стадий (Раменский и др., 1956).

I. Исходная стадия (1–2-я ступени) – влияние выпаса и сенокосения отсутствует или очень слабое, в луговых травостоях согосподствуют верховые (высокорослые) злаки (пырей ползучий, кострец безостый, овсяница луговая – *Festuca pratensis*, лисохвост луговой – *Alopecurus pratensis* и др.) и представители аборигенного (исходного, коренного) крупнотравья (герань луговая – *Geranium pratense*, серпуха венечная – *Serratula wolffii*, кровохлебка – *Sanguisorba officinalis*, лабазник вязолистный – *Filipendula ulmaria* и др.), урожайность максимальная.

II. Сенокосная стадия (3–4-я ступени) – слабое влияние выпаса ранней весной или по атаве в сочетании с регулярным сенокосением угнетает аборигенное крупнотравье, что дает перевес верховым злакам; кормовое качество травостоя улучшается, а его урожайность остается такой же высокой.

III. Полупастбищная стадия (5-я ступень) – умеренное влияние выпаса, иногда в сочетании с периодическим сенокосением, сильно угнетает крупнотравье, которое почти полностью выпадает; угнетаются также и верховые злаки, которые начинают вытесняться более устойчивыми к пастбе низовыми (более низкорослыми) злаками (мятликами луговым – *Poa pratensis* и узколистым – *P. angustifolia*, полевицей белой – *Agrostis gigantea* и др.); начинают разрастаться многолетние пастбищники; кормовое качество травостоя обычно ухудшается, а его продуктивность заметно понижается.

IV. Пастбищная стадия (6–7-я ступени) – сильное влияние выпаса вызывает почти полное выпадение верховых злаков, господство переходит к низовым злакам и многолетним пастбищникам, таким, например, как клевер ползучий (*Trifolium repens*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), подорожник большой (*Plantago major*), лютик ползучий (*Ranunculus repens*), одуванчик (*Taraxacum officinale*) и др.; кормовое качество травостоя еще более ухудшается, его продуктивность резко падает.

V. Стадия полусбоя (8-я ступень) – чрезмерное влияние выпаса почти нацело вытесняет низовые злаки, поэтому господство переходит к многолетним пастбищникам; травостой заметно изреживается, и в него начинают внедряться сбоевые однолетние растения: горец птичий (*Polygonum aviculare*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), клоповник мусорный (*Lepidium guderale*); нередко разрастаются колючие малолетние виды татарника (*Cirsium*) и чертополоха (*Carduus*); урожайность травостоя крайне низкая, а его кормовое качество плохое.

VI. Стадия сбоя (9-я ступень) – катастрофически высокое влияние выпаса вызывает выпадение многолетних пастбищных растений, травостой очень сильно изреживается и образуется почти исключительно сбоевыми однолетниками.

VII. Стадия абсолютного сбоя (10-я ступень) – растительный покров уничтожается нацело, почва оголяется, встречаются лишь единичные особи сбоевых однолетников.

Шкалу пастбищной трансформации луговых сообществ, основанную на учете участия синантропных видов в сложении сообществ, предложили П.Л. Горчаковский и А.В. Абрамчук.

1-я стадия характеризуется слабым влиянием выпаса, доля синантропных растений по видовому составу не более 15–20%, по фитомассе в надземной сфере – 5–6 %;

2-я стадия характерна для лугов сенокосно-пастбищного использования с умеренной пастбищной нагрузкой, уровень синантропизации по видовому составу – 20–30 %, по доли в надземной фитомассе – 6–15 %;

3-я стадия – регулярно стравливаемые пастбища с высокой пастбищной нагрузкой, участие синантропных растений по видовому составу – 30–60 %, по надземной фитомассе – 16–66 %;

4-я стадия – сбитые пастбища с очень высокой пастбищной нагрузкой, уровень синантропизации по флористическому составу – 60–100 %, по надземной фитомассе – 66–100 %.

Таковы основные закономерности пастбищной дигрессии луговой растительности.

Ряд пастбищной дигрессии степных и пустынных сообществ обычно разделяется на 4–5 стадий Г.Н. Высоцкий, И.К. Пачосский, М.А. Решиков, А.А. Горшкова, А.Н. Воронов, А.А. Горшкова и др., а растительных сообществ тундрового типа – на 3–4 стадии В.Н. Андреев, Н.С. Карпов, и др.).

А.А. Титляновой с соавторами были установлены следующие стадии дигрессии растительного покрова на степных пастбищах Хакасии.

0 стадия. Слабый выпас (4,5–6 га на овцу); сохранение состава и структуры естественных (коренных) сообществ полностью или с небольшими отклонениями; продуктивность зеленой массы (G_{\max}) равна 100–300 г/м².

I стадия. Умеренный выпас (2–4 га на овцу); нарушение ярусности, в первую очередь верхнего яруса; изреживание травостоя, выпадение из состава некоторых видов; $G_{\max} = 80–200$ г/м².

II стадия. Сильный выпас (0,5–1 га на овцу); отсутствие ярусности, сосредоточенность всех растений (в основном это мелкодерновинные злаки) в слое 5–10 см; увеличение роли корневищных злаков, осок, полукустарничков; угнетенное состояние растений, обедненный видовой состав; $G_{\max} = 40–100$ г/м².

III стадия. Перевыпас (< 0,5 га на овцу); почти полное выпадение из травостоя дерновинных злаков и замена их корневищной осочкой и полукустарничками (*Artemisia frigida*), низкорослыми многолетниками (*Potentilla acaulis*) и однолетниками; $G_{\max} = 20–40$ г/м².

IV стадия. Сбой (< 0,1 га на овцу); поверхность лишена растительности или покрыта однолетниками с единичным участием отдельных многолетников; $G_{\max} = 10–20$ г/м².

Использование шкалы ПД позволяет объективно и однозначно определять пастбищную нагрузку на любом конкретном участке растительного покрова.

В заключение следует отметить, что после прекращения выпаса на любой стадии дигрессии, включая и самую последнюю, начинается постепенное восстановление – демутация исходной растительности в результате эндозооге-

нетических смен. При этом чем на более ранней стадии прекращается выпас, тем быстрее происходит восстановление исходного состояния растительности. В случаях когда заключительные стадии пастбищной дигрессии сопровождаются резким изменением почв вследствие ветровой эрозии, засоления, заболачивания и т.д., восстановление исходного растительного покрова после прекращения выпаса становится невозможным.

3.2.3. Катаклизмы – внезапные, очень быстрые смены растительных сообществ, сопровождающиеся частичным или полным разрушением исходных фитоценозов, поэтому их называют также *катастрофическими* сменами.

Катаклизмы являются всегда аллогенными, внешнеобусловленными, так как сам фитоценоз не может разрушить себя внезапно. В данном классе смен различают природный и антропогенный типы.

Природные катаклизмы вызываются резкими воздействиями неблагоприятных природных факторов, например разрушение лесных фитоценозов под влиянием массового размножения некоторых вредителей леса, уничтожение прируслово-пойменных лугов в результате заноса их песком в годы интенсивных паводков, разрушение лесных сообществ под влиянием сильных ветровалов и т.д.

Антропогенные катаклизмы обусловлены резкими неблагоприятными воздействиями на растительность человека. Они могут быть сознательными и стихийными. Примерами сознательных антропогенных катаклизмов являются уничтожение при вспашке степных и дуговых сообществ и создание на их месте агрофитоценозов, разрушение лесных сообществ в процессе рубки и возникновение на их месте сообществ вырубков. В качестве примеров стихийных антропогенных катаклизмов можно назвать разрушение или полное уничтожение лесных фитоценозов пожарами, возникшими при

неосторожном обращении человека с огнем, различные разрушения растительных сообществ во время войн и т.п.

Таковы основные категории элементарных смен растительных сообществ, которые, налагаясь друг на друга, сплетаются в сложные смены. По распространенности элементарные смены могут быть разделены на две группы – облигатные и факультативные. К облигатным сменам, которые переживают все сообщества, относятся природная эволюция фитоценозов, сингенез, эндоэкогенез и природный гологенез. Они ведут к формированию более устойчивых растительных сообществ и относятся к прогрессивным сменам развития. К факультативным сменам, которым подвержена лишь часть сообществ, относятся все антропогенные смены и природные катаклизмы, ведущие обычно к регрессивному развитию или полному уничтожению растительных сообществ.

3.3. Устойчивость растительных сообществ.

Концепция климакса

Каждому растительному сообществу свойственны не только изменчивость, но и устойчивость (*гомеостаз*), т. е. способность сохраняться в достигнутом состоянии, благодаря регулярному возобновлению ценопопуляций и поддержанию определенной фитосреды. Мерой устойчивости сообщества является продолжительность его существования. По степени устойчивости фитоценозы очень разнообразны: от крайне малоустойчивых, каковыми являются, например, скопления планктонных водорослей, существующие на протяжении нескольких недель или даже нескольких дней, до очень устойчивых сообществ, к которым относятся, например, некоторые нетронутые человеком лесные фитоценозы, существующие без смен на протяжении сотен лет и переживающие лишь обратимые изменения.

Устойчивость растительных сообществ в первую очередь зависит от продолжительности жизни их эдификаторов:

чем дольше живут эдификаторы, тем устойчивее образуемые ими сообщества, и наоборот. Так, например, фитоценозы, образованные однолетними растениями, менее устойчивы, чем фитоценозы с господством многолетних растений.

С другой стороны, большое влияние на устойчивость растительных сообществ оказывает степень устойчивости занимаемых ими местообитаний. Например, пойменные лесные фитоценозы, местообитания которых изменяются сравнительно быстро в связи с регулярным отложением аллювиальных наносов, отличаются малой устойчивостью – продолжительность их существования измеряется несколькими годами или максимум несколькими десятилетиями. В то же время устойчивость зональных темнохвойных лесов, занимающих устойчивые водораздельные местообитания таежной зоны, измеряется столетиями.

Влияют на устойчивость фитоценозов также степень их флористической насыщенности, полночленность или неполночленность, обеспеченность семенного возобновления ценопопуляций и некоторые другие факторы.

Система представлений об устойчивости растительных сообществ получила в экологии название концепции климакса, которая зародилась в конце XIX в. и получила развитие в XX столетии в работах Г. Каулса, Ф. Клементса, А. Тенсли, Р. Уиттекера, она прошла в своем развитии три этапа.

Первый этап. На первом этапе, связанном с работами Г. Каулса и Ф. Клементса, развивались представления о климатическом моноклимаксе, Ф. Клементс разделил все растительные сообщества на две группы.

Первая группа включала устойчивые, законченные в своем развитии сообщества, которые находятся в полном соответствии с климатом данного района и потому названы *климаксами*. Примерами климаксовых со-

обществ являются темнохвойные леса в таежной зоне, дерновинно-злаковые степи в степной зоне, кустарничковые и мохово-лишайниковые тундровые фитоценозы в полярно-арктической области. Климатические сообщества являются исключительно устойчивыми и могут существенно изменяться только при значительных направленных изменениях климата. А так как климат остается практически неизменным на протяжении нескольких тысячелетий, то и климатические сообщества не испытывают смен на протяжении такого длительного времени.

Вторая группа объединяет растительные сообщества, еще не пришедшие в соответствие с климатом и потому незавершенные в своем развитии и неустойчивые. Они представляют собой дискретные стадии формирования климатического сообщества и, стремясь к нему, последовательно сменяют друг друга в сукцессионном процессе до тех пор, пока не сформируется климатическое сообщество. Подобные растительные сообщества получили название серийных. Примерами серийных сообществ являются описанные выше ряды пойменных фитоценозов, сменяющих друг друга в процессе гологенеза растительности лесостепного отрезка поймы Иртыша.

Согласно концепции климатического моноклиматического сообщества любая более или менее обширная территория с однородным климатом имеет только один климатический тип (один тип терминальных сообществ), к которому стремятся в своем автогенном развитии все серийные фитоценозы данной территории.

При этом при движении серийных сообществ к климатическому сообществу происходят следующие изменения в растительном покрове территории:

- нарастает конвергенция (сходство) серийных фитоценозов, и в конечном счете все они превращаются в климатическое сообщество;
- увеличиваются их устойчивость, биологическое разнообразие, сложность пространственной структуры и продуктивность;

– наблюдается мезофитизация растительного покрова в результате постепенного превращения ксерофитных и гидрофитных растительных сообществ в мезофитные;

– наблюдаются постепенное увеличение площади, занятой климаксом, и уменьшение площади, занятой серийными сообществами;

– в ходе автогенных сукцессий экологические условия улучшаются за счет биотической трансформации местообитаний.

Второй этап ознаменовался критикой почти всех положений концепции моноклимакса. В результате теория климатического моноклимакса была замещена концепцией эдафического поликлимакса.

Ф. Клементс в своих последних работах признал наличие устойчивых растительных сообществ, обусловленных не только климатом, но и другими факторами и предложил различать ряд дополнительных климаксов: субклимакс, дисклимакс, преклимакс, постклимакс.

Субклимакс объединяет устойчивые сообщества, близкие к климаксу, но не сменяемые им из-за постоянного задерживающего влияния каких-либо неклиматических факторов, при устранении которых субклимаксы сменяются климаксами. Примером субклимакса являются пойменные луга таежной зоны, существующие продолжительное время за счет паводков. При прекращении заливания их полыми водами в связи с повышением уровня пойменной террасы они замещаются климаксовыми темнохвойными лесами.

Дисклимакс включает фитоценозовы, возникающие из климакса в результате его постоянного нарушения внешними воздействиями, главным образом влиянием человека, например, пастбищные сообщества регулярно стравливаемых степей, а также регулярно скашиваемые луга на месте уничтоженного леса.

К *преклимаксу* относятся устойчивые ксерофитные или гидрофитные сообщества на фоне климатически обусловленных мезофитных климаксов; эдификаторы преклимаксовых сообществ принадлежат более низкой по уровню организации жизненной форме. Примером преклимаксовых сообществ служат степные сообщества на южных склонах в лесной зоне.

Постклимакс объединяет устойчивые мезофитные сообщества с более высокоорганизованной жизненной формой эдификаторов на фоне климатически обусловленных ксерофитных климаксов, эдификаторы которых относятся к более низкой по уровню организации жизненной форме. Примером постклимакса являются лесные фитоценозы на северных склонах в степной зоне.

Все климаксы одной климатически однородной области объединяются в панклимакс. В Северном полушарии, например, выделяются такие панклимаксы, как арктический, бореально-лесной, широколиственно-лесной, степной, пустынный.

Позднее было окончательно признано, что устойчивые растительные сообщества формируются не только под влиянием климата, но и других факторов, в первую очередь эдафических. Поэтому в одном климатическом районе на разных местоположениях и на разных почвах развитие растительности протекает неодинаково, а абсолютная конвергенция растительных сообществ из разных рядов развития невозможна. В результате формируются разные, эдафически обусловленные климаксы. Например, в бореальном климате таежной зоны Западно-Сибирской равнины на подзолистых почвах тяжелого механического состава формируются климаксовые темнохвойные леса, а на песчаных подзолах – климаксовые сосновые леса.

Было доказано, что климаксовые сообщества характеризуются не абсолютной, а лишь относительно высокой

устойчивостью, и что даже в условиях неизменного климата в них происходят и со временем накапливаются постепенные необратимые изменения, связанные в первую очередь с микроэволюцией растений и непрекращающимся эндоэкогенезом, которые в конечном счете вызывают смены климаксов. Таким образом, климаксы – это сообщества, которые находятся в состоянии замедленной сукцессии, но не ее полного прекращения.

Третий этап (современный этап) развития концепции климакса характеризуется дальнейшим развитием теории поликлимакса на основе представлений о растительном континууме. Считается (Миркин, Розенберг, 1983), что в связи с непрерывным варьированием эдафических условий в пространстве наблюдается непрерывное варьирование растительного покрова, которое, как было сказано выше, называется топографическим, или пространственным, континуумом. Границы между любыми конкретными фитоценозами оказываются условными, и в каждой точке растительного покрова идет формирование индивидуального климакса. В результате на климатически однородной территории возникает непрерывно варьирующий в пространстве климакс-мозаика.

Основные положения современного понимания климакса заключаются в следующем.

1. В целом сукцессия является стохастическим (вероятностным) процессом. Однако в разных вариантах сукцессий обнаруживается весь диапазон механизмов – от чисто вероятностных до жестко детерминированных. Более того, встречаются сукцессии, где часть видов сменяется случайно, а смена другой части видов подчиняется строгой временной последовательности.

2. Сукцессия понимается как непрерывный процесс смены растительных сообществ во времени – временной континуум. В то же время допускается возможность различных вариантов сукцессионного процесса по степени дискретности и непрерывности: от полного континуума – *хроноклина* до чередования достаточно четко выявляющихся фаз

и стадий. Считается, что в любом случае по практическим соображениям временной континуум целесообразно редуцировать на дискретные стадии.

3. Автогенная сукцессия при движении к климаксу не всегда сопровождается неуклонным увеличением видового разнообразия, продуктивности и сложности морфологической структуры. Иногда прогрессивное развитие может сменяться тенденцией частичного регресса. Пики разнообразия и продуктивности обычно приходится на предклимаксовые стадии и не всегда совпадают друг с другом по времени. На заключительных климаксовых стадиях сукцессий нередко доминируют сильные виоленты, ценопопуляции которых занимают основной экологический объем местообитаний и вытесняют ряд более слабых конкурентов, что ведет к упрощению флористического состава сообществ.

4. В ходе смен серийных сообществ при движении к климаксу далеко не всегда происходит улучшение экологических условий. Разным моделям автогенных сукцессий соответствуют разные типы динамики режимов местообитаний:

а) при модели благоприятствования смена видов сопровождается улучшением условий среды, например, при зарастании скальных обнажений смена лишайников, мхов, трав, кустарников, деревьев происходит по мере формирования почвы;

б) при модели ингибирования смена видов сопровождается ухудшением условий среды, что ведет к самозамедлению или даже к остановке сукцессии, например, интенсивное разрастание мхов и лишайников на горячих ухудшает почвенные условия и препятствует поселению цветковых растений;

в) при модели толерантности сукцессия также характеризуется ухудшением условий, но это преодолевается поселением все более устойчивых к неблагоприятным условиям видов, благодаря чему сукцессия не приостанавливается. Например, при восстановлении темнохвойных лесов на горячих таежной зоны сначала поселяются травянистые эксплеренты, затем береза, под пологом березы появляется теневыносливый подрост темнохвойных пород, а затем под их сомкнутым пологом, дающим кислый опад, восстанавливается напочвенный покров из теневыносливых, олиготрофных и ацидофильных таежных кустарничков, трав и зеленых мхов.

5. Результат автогенных сукцессий зависит от природных условий и характера растительных сообществ. Р. Уиттекер выделил следующие типы климакса:

а) климакс – продолжительность жизни доминантов меньше цикла изменения условий среды, флуктуации сообществ беспрестанны, климаксовые и серийные сообщества неразличимы; например, скопления фитопланктона;

б) циклоклимакс – продолжительность жизни доминантов совпадает с годичным циклом колебаний среды, климаксовые и серийные сообщества не различимы; например, сообщества однолетников в пустыне;

в) катаклимакс – продолжительность жизни доминантов определяется периодически повторяющимися отрицательными воздействиями среды (пожарами, наносами песка в поймах рек и т.д.), уничтожающими растительность, климаксовые сообщества более устойчивы и в той или иной степени отличимы от серийных сообществ; например, прирусловопойменные луга;

г) суперклимакс – продолжительность жизни доминантов велика, изменения среды незначительны, биомасса низка, ценопопуляции более или менее стабильны, но серийные сообщества не отличимы от климаксовых; например, тундровые сообщества;

д) эуклимакс – продолжительность жизни доминантов велика, изменение состава доминантов в ходе сукцессий более или менее постепенное, биомасса высокая, серийные сообщества хорошо отличимы от климаксовых; например, сукцессия, ведущая к развитию лесной растительности.

6. Концепции моноклимакса и поликлимакса не исключают друг друга полностью, так как основываются на учете разных масштабов времени: идея моноклимакса предполагает конвергенцию сукцессий в геологические отрезки времени (десятки тысяч лет), а идея поликлимакса учитывает результаты сукцессий в более короткое время – в течение десятилетий, столетий и максимум тысячелетий. На основе обеих концепций было разработано понятие сукцессионной системы.

7. Процесс формирования климакса не является чисто автогенным. Серийные сообщества переживают сложные смены, обусловленные как жизнедеятельностью самих сообществ – автогенный эндозокогенетический элемент, так и внешним изменением среды – аллогенный гологенетический элемент. В зависимости от соотношения автогенных и аллогенных элементов различаются два варианта климаксобразующих сукцессий: автогенный (эндозокогенетический) вариант, примером которого может быть демутиация темнохвойных лесов на гарях, и аллогенно-автогенный (экзоэндозокогенетический) вариант, примером которого являются климаксформирующие сукцессии в поймах рек.

Кроме того, в ряде случаев на формирование климакса оказывает влияние человек. В настоящее время широко распространены и основательно изучаются сукцессии, которые вызываются человеком или программируются им и потому относятся к категории экспериментальных, например: сукцессии на залежах, в искусственных травосмесях, на удобряемых естественных лугах, рекультивационные сукцессии при техногенных нарушениях, сукцессии при искусственном создании лесных насаждений, «агростепи», «агропустыни» и т.д.

8. При изучении сукцессий нужно учитывать пространственный масштаб процессов. Растительный покров ландшафта в целом может представляться вполне устойчивым, несмотря на то, что в его пределах осуществляется смена отдельных фитоценозов. Более того, даже в пределах одного растительного сообщества сукцессионный процесс протекает неодинаково в разных микроценозах и микрогруппировках. Особенно отчетливо это проявляется в лесных климаксовых фитоценозах. Со временем древесный ярус становится разновозрастным, поэтому происходят постепенный вывал отдельных стареющих деревьев и образование «окон», в зарастании которых принимают участие виды серийных сообществ. В результате возникает устойчивое климаксовое сообщество, образованное мозаикой циклически изменяющихся микроценозов и микрогруппировок, находящихся на разных стадиях демутации. Таким образом, лесная растительность может длительно поддерживаться в климаксовом состоянии.

Большое влияние на формирование климакса оказывают различные экзогенные деструкции растительного покрова, под которыми понимают разрушение растительного покрова, его полное или частичное уничтожение под влиянием внешних факторов – ураганных ветров, пожаров, рубок

леса, интенсивного выпаса животных и т.д. После деструкции начинается восстановление растительного покрова, которое может приобретать сложный характер: на любом этапе развития после деструкции, в зависимости от наличия или отсутствия источников обсеменения теми или иными видами, возможна дивергенция сукцессионных рядов с последующей их конвергенцией, так что система динамических рядов, по существу, является сетью.

Различают экотопический и биотопический климаксы.

Экотопический климакс понимается как состояние максимального соответствия растительности среде экотопа, при котором реализуются все возможности флоры данного района в данном экотопе при условии его относительной стабильности. В состоянии экотопического климакса растительный покров обладает максимальной устойчивостью, однако переживает сезонные и флюктуационные изменения, а также изменения, связанные с возрастным развитием эдификаторов, со сменой их поколений.

Биотопический климакс соответствует узловым растительным сообществам, состоянию растительного покрова с полным развитием эдификатора (соэдификаторов), когда полностью реализованы возможности трансформации среды и развития подчиненной ему совокупности видов-ассектаторов. В качестве примера возьмем производный березовый лес, в котром береза создала типичную для нее фитосреду и сформировала соответствующий напочвенный покров, а сменяющая березу ель еще отсутствует или не проявляет своего эдификаторного воздействия.

После деструкции какая-то часть местообитания освобождается и начинает заполняться благодаря реализации растениями своих возможностей беспредельного размножения и расселения. Этот процесс осуществляется за счет разрастания сохранившихся в сообществе растений или за счет

вселения новых ценопопуляций и называется *релаксацией*. Последняя сменяется демутацией, выражающейся в формировании демутационных рядов, объединяющих всю последовательность стадий восстановления растительного покрова после деструкции от стадии релаксации до климакса.

Ряды бывают двух типов – нормальные и абберационно-демутационные. К нормальным относят ряды, на всех стадиях которых наблюдается максимально возможная для данного экотопа сомкнутость ярусов в связи с полным использованием растениями ресурсов экотопа. В абберационных рядах восстановление идет при разреженном (по сравнению с нормой) растительном покрове, прежде всего при разреженном эдификаторном ярусе, что обусловлено недостаточным поступлением зачатков растений или повторными деструкциями.

Кроме демутационных рядов, которым присуща преемственность флористических элементов и ценоэлементов от состояния растительного покрова, предшествующего деструкции, авторы различают еще *инициальные ряды*, которые формируются на оголенных территориях и не имеют предыдущих состояний. Примером инициальных рядов являются первые стадии на залежах, ряды серийных сообществ, формирующиеся при создании лесных культур, при зарастании свободных природных и техногенных субстратов. Инициальные ряды, как и демутационные, могут быть нормальными и абберационными. Инициальные ряды на определенных этапах переходят в демутационные.

В некоторых случаях деструкции случаются не эпизодически, а становятся постоянными, повторяются регулярно, например сенокосение на лугах, регулярный выпас и т.д. В результате возникают смены серийных сообществ, образующие *деструкционные ряды*, например, ряды пастбищной дигрессии, которые при определенном режиме пасть-

бы заканчиваются формированием относительно устойчивых сообществ, задерживающихся в своем развитии на срок действия данного фактора и называемых *деструкционным субклимаксом*.

Таким образом, несмотря на модификации концепции климакса, основная идея Ф. Клементса сохранилась. Суть ее заключается в том, что растительные сообщества в процессе своего прогрессивного развития движутся к более устойчивой фазе, в которой они оказываются более приспособленными к среде и в наибольшей степени используют экологические ресурсы.

ГЛАВА 4.

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

4.1. Введение в проблему классификации растительных сообществ

Каждый фитоценоз уникален и отличается от других в большей или меньшей степени. Огромное разнообразие растительных сообществ, которое в глобальном масштабе приблизительно оценивается числом 10^8 – 10^{10} элементарных сообществ, требует их классификации.

Классификация растительности во-первых, позволяет объединить все многообразие растительных сообществ в ограниченное число типов и свободно оперировать ими: давать характеристику растительности любой территории, составлять геоботаническую карту, планировать изучение растительного покрова и т.д. Во-вторых, классификация является одним из методов научного познания растительных сообществ, так как в процессе классификации выявляется новая информация, устанавливаются связи сообществ друг с другом и со средой. В-третьих, классификация имеет чисто прикладное значение, поскольку каждый тип растительных сообществ нуждается в особом режиме рационального использования и охраны, и без хорошей классификации невозможно успешно решить данную задачу.

Классификации растительности посвящена обширная литература, довольно полный обзор которой содержится в известной сводке В.Д. Александровой (1969).

В фитоценологии существует два логико-методологических способа классификации любых объектов, в том числе и растительных сообществ: дедуктивный и индуктивный. При дедуктивном подходе разбиение на классы начинается с выделения высших таксономических единиц, которые затем последовательно делятся на более мелкие. При индуктивном подходе, напротив, классификация начинается с выделения низших таксономических единиц, которые затем последовательно объединяются во все более крупные таксоны. Применяются оба способа классификации. Выделяемые ботаниками единицы классификации растительности, или *синтаксоны*, как типологические категории являются абстрактными единицами, а как совокупности относящихся к ним сходных фитоценозов – конкретны и имеют свои ареалы.

Любая классификация растительных сообществ предполагает решение трех задач: 1) определение объекта классификации и установление способа отбора множества объектов; 2) выбор признаков, по которым должна выполняться классификация, т. е. выбор критериев классификации; 3) определение техники обработки полевых материалов.

Растительные сообщества представляют собой специфичные объекты классификации, так как характеризуются значительной сложностью, динамичностью и невысоким уровнем дискретности и целостности. Затрудняет классификацию сложность фитоценозов и динамичность их признаков, малая дискретность и целостность растительных сообществ.

Однако научная классификация растительных сообществ возможна. При этом признание таксономического континуума обязывает понимать процесс классификации растительности не как простую сортировку вполне дискретных, обособленных друг от друга растительных сообществ и объединение их в синтаксоны, а как разбиение непрерывного ряда

варьирования растительности на отдельные отрезки, каждый из которых соответствует определенному синтаксону. Отсюда следует, что границы между синтаксонами всегда будут в той или иной степени условными и всегда будут зависеть от критериев и техники классификации.

Выбор критериев классификации – это также достаточно сложная теоретическая задача, приходится ограничиваться небольшой выборкой критериев классификации, которая не может дать исчерпывающей характеристики сообществ. Единственный выход состоит в использовании в качестве критериев классификации существенных, т.е. наиболее важных, признаков. Однако применительно к растительному сообществу, сущность которого проявляется в большом числе признаков, выбор существенных признаков сильно осложняется следующими моментами: во-первых, далеко не всегда удается решить вопрос о существенности или несущественности того или иного признака; во-вторых, далеко не все существенные признаки сообщества легко доступны для изучения и удобны как критерии классификации.

В качестве критериев классификации можно использовать и несущественные, второстепенные, признаки растительных сообществ. Важно лишь, чтобы они коррелировали с существенными признаками. К таким критериям классификации относятся, например, характерные виды, индикаторные группы видов, группы сопряженных видов и т.д. К сожалению, задача выбора несущественных признаков сообществ, хорошо скоррелированных с существенными признаками, пока еще не решена в должной мере.

Таким образом, выбор критериев классификации растительных сообществ представляет собой сложную задачу, которая до сих пор решается чисто интуитивно, способом проб и ошибок, независимо от того, какие методы классификации применяются.

В качестве критериев классификации растительности разными школами фитоценологов используется большое число признаков: флористический состав растительных сообществ, видовой состав их доминантов, характер жизненных форм эдификаторов, флорогенез эдификаторов, структурные признаки и динамические свойства сообществ, основные факторы среды и т.д. Поэтому в фитоценологии всегда имело место значительное разнообразие подходов и систем классификации растительности.

4.2. Обзор основных направлений классификации растительных сообществ

Все разнообразие классификаций растительности А.П. Шенников (1964) разделил на две группы: топологические и фитоценологические классификации.

В основе *топологических классификаций* лежит признание того, что сходство среды определяет сходство растительных сообществ и что последние можно объединять в синтаксоны по приуроченности их к определенным местообитаниям и местоположениям. Таким образом, топологические классификации имеют четко выраженное экологическое содержание

К *фитоценологическим классификациям* А.П. Шенников относил все классификации, основанные на признаках самой растительности. В основе фитоценологических классификаций лежат две концепции – доминантная и детерминантная.

Концепция доминантов базируется на заключении, утверждающем что обильные в растительных сообществах виды (доминанты) играют главную роль в их образовании и функционировании, поэтому в качестве критериев классификации должны использоваться те или иные признаки доминантов. Доминанты как критерии классификации об-

ладают целым рядом преимуществ: они легко выявляются визуально, позволяют выделять морфологически очерченные и без труда опознаваемые в природе синтаксоны, сильно упрощают классификационную процедуру и т.д.

Однако, в геоботанике уже давно обращалось внимание на недостатки доминантов как критерия классификации растительных сообществ.

Во-первых, многие доминанты характеризуются широкими экологическими амплитудами и потому выделяемые по доминантному критерию единицы растительности часто являются экологически неоднородными. Особенно это касается формаций, которые нередко оказываются настолько экологически аморфными, что разные части их относятся не только к разным группам и классам формаций, но и к разным типам растительности, что нарушает соподчиненность высших синтаксонов. Так, например, разные сообщества тростниковой формации входят в состав болотистых лугов, травяных болот и прибрежно-водной растительности; одна (основная) часть сосновой формации относится к лесному типу растительности, а другая – к болотному и т.д.

Во-вторых, многие доминанты, особенно в травяных сообществах, неустойчивы во времени и пространстве. С одной стороны, они могут замещать друг друга по годам в пределах одного растительного сообщества в результате его флуктуационной изменчивости и образуют сменно-доминантные комплексы. С другой – доминанты могут замещать друг друга в сходных экологических условиях в разных фитоценозах, образуя свиты замещения. Кроме того, в связи с экологической индивидуальностью видов комбинации доминантов в природе, особенно в травяных сообществах, оказываются относительно независимыми и потому разнообразными и многочисленными. В результате при доминантном подходе выделяется огромное число узких

по объему и неустойчивых ассоциаций, представляющих собой временные сочетания доминантов.

Некоторые геоботаники стали отказываться от доминантного критерия и разрабатывать новую теорию классификации, которая получила название концепции детерминантов и на основе которой была создана флористическая классификация.

Концепция детерминантов базируется на трех положениях:

- 1) каждый фитоценоз экологически своеобразен;
- 2) экологическое своеобразие фитоценоза отражается в его флористическом составе;

- 3) лучшими индикаторами экологического своеобразия являются виды с узкой экологической амплитудой (стенотопы), а также более пластичные виды на границе их экологических ниш, которые и нужно использовать в качестве критериев классификации.

Присутствие таких видов-детерминантов в растительных сообществах индицирует определенные условия местообитаний и обеспечивает экологическую однородность выделяемых с их помощью единиц растительности. Однако детерминанты выявляются в процессе тщательного анализа всего флористического состава сообществ, что значительно усложняет процедуру классификации. Кроме того, шаблонное использование флористических критериев классификации также не дает хороших результатов.

В зависимости от того, какие признаки растительных сообществ используются в качестве критериев классификации, все фитоценологические классификации подразделяются, с одной стороны, на физиономические, эколого-физиономические, генетические, динамические, флористические и т.д., а с другой – на доминантные, детерминантные и доминантно-детерминантные.

Если сопоставить указанные группы фитоценологических классификаций, то между ними выявляется следующее соответствие: а) физиономические, генетические и динамические классификации являются преимущественно доминантными; б) флористические классификации принадлежат к детерминантным; в) эколого-физиономические (эколого-морфологические) классификации могут быть как доминантными, так и доминантно-детерминантными.

4.2.1. Топологические классификации. При разработке топологических классификаций в качестве критериев могут использоваться как непосредственно учитываемые признаки среды – рельеф, механический состав почв и т.п., так и признаки местообитаний, относящиеся в основном к прямодействующим факторам и оцениваемые косвенно, через растительные сообщества, одним из методов фитоиндикации. В зависимости от этого различают топологические и фитотопологические классификации. Примером *топологической классификации* является общеизвестная классификация лугов по приуроченности их к определенным формам рельефа (Работнов, 1974).

А. Материковые луга

- I. Горные луга: 1. Низко- и среднегорные. 2. Высокогорные:
 - а) субальпийские; б) альпийские.
- II. Равнинные луга: 1. Суходольные. 2. Низинные.

Б. Пойменные луга

- I. Приустьевые-пойменные луга: 1. Высокого уровня.
 - 2. Среднего уровня. 3. Низкого уровня.
- II. Центральные-пойменные луга: 1. Высокого уровня.
 - 2. Среднего уровня. 3. Низкого уровня.
- III. Притеррасные-пойменные луга: 1. Высокого уровня.
 - 2. Среднего уровня. 3. Низкого уровня.

Эта общая топологическая система лугов может быть дополнена разработкой для конкретных районов более детальных систем классификации.

Примером фитотопологи чешской классификации является предложенная Л.Г. Раменским (1938) классификация «земель», фрагмент которой приводится ниже.

А. Пойменные земли

Б. Материковые земли: I. Высокогорные.

II. Горные.

III. Склоновые.

IV. Равнинные:

1. Галечниковые. 2. Песчанистые. 3. Суглинистые:

- а) холодные; б) олиготрофные; в) мезотрофные; г) эвтрофные;
д) солонцеватые; е) солончаковатые.

Таким путем было выделено 50 категорий местообитаний, которые далее разделились по степени увлажнения (пустынное, сухостепное и т.д.) на 1100 типов. Оценка трофности, увлажненности и засоленности местообитаний проводилась по растительности методом стандартных экологических шкал. Так как каждому типу земель соответствует определенный тип растительных сообществ, то данную систему классификации земель можно рассматривать и как систему классификации растительных сообществ.

4.2.2. Физиономические классификации. Критериями физиономических классификаций являются жизненные формы эдификаторов, ритмика их развития, состав доминантов, структурные признаки растительных сообществ. Эти признаки определяют внешний облик – физиономию растительных сообществ. Нередко в таких системах в качестве дополнительного используется экологический критерий, в результате получают эколого-физиономические классификации. Системы физиономических классификаций наиболее рациональны при составлении мелкомасштабных геоботанических карт и обзоров растительности крупных регионов и Земли в целом, поэтому они обычно включают лишь крупные синтаксоны.

К настоящему времени известно большое число физиономических классификаций, предложенных геоботаниками разных стран.

В качестве примера рассмотрим классификацию Х. Элленберга и Д. Мюллер-Дюбуа, которая отражает глобальное разнообразие растительного покрова. При ее составлении использованы два основных критерия – состав доминирующих в сообществах биоморф и особенности их ритмики. В отдельных случаях привлекаются также экологические, топологические и географические критерии.

Авторами принята следующая система синтаксонов: класс формаций (А, Б и т.д.), подкласс формаций (I, II и т.д.), группа формаций (1, 2 и т.д.), формация (а, б и т.д.). В некоторых формациях выделяются субформации. Ниже приводится фрагмент данной системы, включающий все классы и подклассы формаций, а также примеры групп формаций и формации одного из подклассов лесной растительности.

А. Сомкнутые леса

I. Вечнозеленые тропические леса

1. Тропические дождевые леса

- а. Тропические дождевые леса равнин
- б. Тропические дождевые леса низкогорий
- в. Тропические дождевые горные леса и т.д.

2. Тропические и субтропические сезонные леса – с подразделениями на формации

3. Тропические и субтропические полулиственный леса – с подразделениями на формации

4. Субтропические дождевые леса

5. Мангровые леса

6. Умеренные и субтропические вечнозеленые дождевые леса – с подразделениями на формации

7. Умеренные вечнозеленые сезонные широколиственные леса

8. Зимнедождевые вечнозеленые широколиственные склерофильные леса – с подразделениями на формации

9. Умеренные и субполярные хвойные леса – с подразделениями на формации

- II. Листопадные леса
- III. Ксерофильные леса

Б. Редколесья

- I. Вечнозеленые редколесья
- II. Листопадные редколесья
- III. Ксерофильные редколесья

В. Кустарниковые заросли

- I. Вечнозеленые кустарниковые заросли
- II. Листопадные кустарниковые заросли
- III. Ксерофильные кустарниковые заросли

Г. Кустарничковые и сходные с ними сообщества

- I. Вечнозеленые заросли кустарничков
- II. Листопадные заросли кустарничков
- III. Ксерофильные заросли кустарничков
- IV. Моховые, лишайниковые и кустарничковые тундры
- V. Моховые формации болот с кустарничками

Д. Наземные травяные сообщества

- I. Саванны и сходные травяные формации
- II. Степи и сходные травяные формации
- III. Луга и сходные травяные формации
- IV. Осоковые болота
- V. Травяные и полукустарничковые засоленные болота
- VI. Разнотравная растительность

Е. Пустыни и другие территории с разреженной растительностью

- I. Разреженная растительность скал и осыпей
- II. Разреженная растительность песков
- III. Настоящие пустыни

Ж. Водная растительность

- I. Плавающие луга (сплавнины)
- II. Тростниковые плавни
- III. Сообщества укореняющихся растений с плавающими листьями
- IV. Сообщества укореняющихся подводных растений
- V. Сообщества свободно плавающих растений пресных вод

Отечественная эколого-физиономическая классификация. В нашей стране начиная с тридцатых годов XX в. наиболее популярной была эколого-физиономическая классификация, разработанная отечественными геоботаниками, среди которых в первую очередь нужно назвать В.Н. Сука-

чева, А.П. Шенникова, Е.М. Лавренко. Она оперирует следующей системой основных синтаксонов, расположенных в порядке возрастания их ранга: ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности. Кроме того, иногда выделяются дополнительные синтаксоны – мегатипы растительности, подтипы растительности, подклассы формаций, субформации, классы ассоциаций и некоторые другие.

Ассоциация является основной единицей рассматриваемой классификации. На III Международном ботаническом конгрессе в 1910 г. ассоциация была определена как объединение растительных сообществ определенного флористического состава с особыми условиями местообитаний, особой физиономией. К сожалению, в этом определении не была установлена мера сходства флористического состава, условий местообитаний и физиономии растительных сообществ одной ассоциации. Отсутствие четкого критерия однородности ассоциации привело к тому, что в дальнейшем в разных доминантных классификациях ассоциация стала трактоваться по-разному и имела неодинаковый объем.

В отечественной фитоценологии наиболее известно определение *ассоциации*, данное В.Н. Сукачевым (1938): растительная ассоциация, или тип фитоценоза, объединяет фитоценозы, характеризующиеся однородным составом, строем и в основном одинаковым сложением составляющих их синузий и имеющие одинаковый характер взаимоотношений как между растениями, так и между ними и средой.

Позднее А.П. Шенников (1964) детализировал это определение, введя в него ряд более четких критериев:

- сходство состава, количественных соотношений и жизненности доминантов каждого яруса;
- значительное сходство состава и количественных соотношений небильных видов;

- сходство строения и физиономических черт;
- сходство условий местообитаний;
- сходство амплитуды сезонных и многолетних изменений;
- сходное положение в сукцессионных рядах;
- сходная реакция на внешние воздействия.

Несмотря на достаточно сложные определения и глубокое понимание ассоциации основоположниками отечественной эколого-физиономической классификации, на практике в одну ассоциацию объединялись фитоценозы с одинаковым набором ярусов, одинаковым составом доминантов и сходной структурой каждого яруса. Например, при составлении крупномасштабной карты какого-то района мы многократно зафиксировали и оконтурили участки соснового леса, в напочвенном покрове которого развиты два яруса – ярус брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и ярус лесных лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*). Каждый участок растительного покрова представлен особым фитоценозом, а совокупность всех этих участков образует одну ассоциацию. Малообильные виды, как и признаки местообитаний, не учитываются при выделении ассоциации, а привлекаются лишь для ее характеристики.

Каждая ассоциация получает свое название на латинском и русском языках, составленное по одному из двух наиболее употребляемых способов.

При первом способе название ассоциации составляется из двух частей: существительного, образованного от латинского родового названия доминанта главного яруса путем прибавления к основе слова окончания *etum*, и прилагательного, образованного от родовых названий доминантов подчиненных ярусов путем прибавления к корню слова окончания *osum*. Например, ассоциация лесных фитоценозов с господством в древостое сосны (*Pinus sylvestris*), а в

напочвенном покрове багульника (*Ledum palustre*) и сфагновых мхов (*Sphagnum*) получит название *Pinetum ledoso-sphagnosum*. На русский язык такое название переводится как сосняк багульниково-сфагновый. Иногда целесообразно в наименовании ассоциации указать видовые названия доминантов. Например, лесная ассоциация с господством в древостое сосны сибирской (*Pinus sibirica*), а в напочвенном покрове сфагна узколистного (*Sphagnum angustifolium*) получит название *Sibirici Pinetum angustifoli sphagnosum* – сосняк узколистно-сфагновый.

При втором способе названия ассоциаций составляются путем простого перечисления доминантов разных ярусов, начиная с первого и последовательно переходя к самому нижнему. При этом между доминантами одного яруса ставится знак «+», а между доминантами разных ярусов знак «→». Пример первый: *Pinus sibirica* – *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi* + *Hylocomium splendens* – ассоциация сосны сибирской, черники и зеленых мхов. Пример второй: *Stipa pennata* – *Festuca pseudovina* + *Artemisia frigida* – ассоциация ковыля перистого, типчака и полыни холодной.

Группа ассоциаций объединяет близкие ассоциации, сходные по составу доминантов главного яруса и одного из подчиненных ярусов. Названия групп ассоциаций образуются от родовых (иногда видовых) названий доминантов учитываемых ярусов во множественном числе. Например, ассоциации *Pinetum sphagnosum* (сосняк сфагновый), *Pinetum ledoso-sphagnosum* (сосняк багульниково-сфагновый), *Pinetum herboso-sphagnosum* (сосняк травяно-сфагновый) и другие близкие ассоциации сосновых лесов с наличием в напочвенном покрове яруса сфагновых мхов, независимо от состава доминантов других подчиненных ярусов, образуют группу ассоциаций *Pineta sylvestris sphagnosa* – сосняки сфагновые. Аналогично выделяют-

ся группы ассоциаций *Pineta sibirica hylocomiosa* – сосняки (кедровники) зеленомошниковые, *Betuleta pendula herbosa* – березняки травяные и т.д.

Формация объединяет ассоциации с одним и тем же эдификатором или одними и теми же соэдификаторами. Названия формаций образуются от видовых названий эдификаторов во множественном числе. Формации могут быть монодоминантными и кондоминантными, например, *Pineta sylvestris* – сосняки (сосновые леса), *Pineta sibirica* – сосняки (кедровые леса), *Artemisieta pauciflora* – чернополынные или *Pineta sibirica – Piceeta obovata* – формация елово-сосновых лесов, *Elytrigieta repens – Bromopsieta inermis* – формация кострово-пырейных лугов.

Единицы классификации крупнее формации выделяются по признакам жизненных форм и экологии эдификаторов. В качестве примера ниже приводится система крупных единиц эколого-физиономической классификации растительности Сибири, составленная Л.В. Шумиловой (1962), в которой приняты следующие синтаксоны: мегатип растительности (А, Б и т.д.), тип растительности (I, II и т.д.), класс формаций (1, 2 и т.д.), группа формаций (а, б и т.д.):

А. Кустарниково-древесный мегатип

I. Леса

1. Хвойные леса

- а. Вечнозеленые темнохвойные
- б. Летнезеленые светлохвойные (лиственничные)
- в. Вечнозеленые светлохвойные (сосновые)

2. Лиственные леса

- а. Летнезеленые мелколиственные
- б. Летнезеленые широколиственные

I. Кустарники

- 1. Психрофитные летнезеленые
- 2. Психрофитные хвойные
- 3. Ксерофитные летнезеленые
- 4. Летнезеленые прирусловые

5. Галофитные литторальные
6. Солончаковатые полусуккулентные

Б. Травяной мегатип

I. Степи

1. Настоящие степи
 - а. Дерновинно-травяные
 - б. Корневищно-травяные
2. Луговые степи
3. Опустыненные степи
 - а. Дерновинно-травяные
 - б. Полутравяные

II. Луга

1. Низкотравные аркто-альпийские
2. Психрофитные высокотравные (субальпийские)
3. Приокеанские высокотравные (материковые)
4. Остепненные
5. Настоящие
6. Галофитные
7. Болотистые

III. Болота

1. Кочкарно-травяные
2. Дерновинно-травяные
3. Топяные мохово-травяные
4. Кочкарные дерновинно-травяные

В. Лишайниково-моховой мегатип

I. Тундры

1. Настоящие (пятнистые и полигональные)
 - а. Лишайниково-моховые
 - б. Травяно-моховые
 - в. Кустарничково-лишайниково-моховые
2. Петрофитно-псаммофитные мохово-лишайниковые
3. Торфяные (кочкарные и бугристые)
 - а. Мозаичные кустарничково-лишайниковые
 - б. Комплексные травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые

II. Болота моховые

1. Топяные
 - а. Эуτροφные сфагновые
 - б. Гипертрофные травяно-моховые (мочажинные)
 - в. Полигональные моховые (полярные)

2. Переходные
 - а. Мезотрофные травяно-сфагновые
 - б. Миксотрофные травяно-кустарничково-сфагновые
3. Верховые
 - а. Олиготрофные травяно-кустарничково-сфагновые
 - б. Олиготрофные древесно-кустарничково-сфагновые
 - в. Комплексные (регрессивно-мочажинные) сфагновые
4. Бугристо-мочажинные комплексные

Достоинством, обусловившим популярность, является простота и экономичность таких классификаций, которые строятся дедуктивно, путем сортировки описаний растительных сообществ по признакам жизненных форм и экологии эдификаторов, а также по видовому составу доминантов подчиненных ярусов. Кроме того, при составлении ботанических карт на основе физиономических классификаций могут успешно использоваться аэрофотоматериалы и космические снимки, которые дешифрируются в основном по физиономическим признакам растительности. И, наконец, выделяемые по доминантам синтаксоны оказываются удобными с точки зрения хозяйственного использования растительных сообществ. Поэтому физиономические классификации легко преобразуются в прикладные, хозяйственные системы.

Недостатки физиономических классификаций кроются в значительной искусственности и в экологической неоднородности выделяемых единиц, а также в том, что низшие единицы классификации, ассоциации, оказываются очень мелкими по объему, многочисленными и нередко неустойчивыми во времени.

4.2.3. Генетические классификации. Основываются на учете сходства фитоценогенеза, т.е. происхождения и истории развития растительных сообществ. Поскольку фитоценогенез невозможно непосредственно наблюдать и учитывать как процесс, очень медленно текущий, в каче-

стве критериев в генетических классификациях используются различные косвенные признаки флорогенетических связей эдификаторов растительных сообществ. Было введено понятие *флороценотина* как совокупности растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существовавших физико-географических условий.

Идея генетической классификации, основанной на учете флорогенетических связей растительных сообществ, была высказана в конце XIX – начале XX столетия в работах Л.Н. Краснова, И.К. Пачоского, С.И. Коржинского, В.Н. Сукачева. Позднее системы генетических классификаций были разработаны А.И. Лесковым, В.Б. Сочавой, П.Н. Овчинниковым, Б.А. Быковым.

В качестве примера рассмотрим классификацию В.Б. Сочавы (1964), которая включает следующие синтаксоны, указанные в порядке уменьшения их ранга; свита типов растительности, тип растительности, фратрия формаций, класс формаций, группа формаций, формация, группа ассоциаций, ассоциация. Для большинства единиц автор использует те же названия, что и в эколого-физиономических системах. Однако содержание этих единиц различается тем больше, чем выше их ранг. В.Б. Сочава использовал два косвенных признака фитоценогенеза: сходство состава доминантов (в первую очередь эдификаторов) растительных сообществ и принадлежность растительных сообществ к территории с определенной историей развития.

Таким образом, в данной классификации используются два разных принципа: *типологический*, выражающийся в объединении растительных сообществ в синтаксоны на основе сходства состава их доминантов, и *региональный*, проявляющийся в объединении сообществ на основе их территориальной общности.

При этом высшие единицы классификации (свиты типов растительности, типы растительности и фратрии формаций) выделяются по региональному принципу, синтаксоны низших рангов (ассоциации и группы ассоциаций) – по типологическому принципу, а синтаксоны промежуточных рангов (формации, группы формаций и классы формаций) – по региональному и типологическому принципам одновременно (табл. 5).

Таблица 5

**Примеры принадлежности ассоциаций
к более крупным синтаксоном генетической классификации
В.Б. Сочавы (1961)**

Синтаксон	Оленекско-Вилуйское плато	Казахский мелкосопочник
Ассоциация	Мохово-дриадовые (<i>Dryas crenulata</i>) лиственничные (<i>Larix gmelinii</i>) редколесья	Разнотравно-красноковыльные (<i>Stipa zalesskii</i>) – ковыльковые (<i>Stipa lessingiana</i>) степи с мезофильным элементом
Группа ассоциаций	Мохово-лишайниково-кустарничковые лиственничные (<i>Larix gmelinii</i>) редколесья	Разнотравно-красноковыльные (<i>Stipa zalesskii</i>) степи
Формация	Северотаежные лиственничные (<i>Larix gmelinii</i>) редколесья	Ковыльковые (<i>Stipa lessingiana</i>) степи
Группа формаций	Северотаежные лиственничные (<i>Larix gmelinii</i>) леса и редколесья	Ковыльные степи
Класс формаций	Леса и редколесья из лиственницы Гмелина (<i>Larix gmelinii</i>)	Заволжско-Казахстанские дерновинно-злаковые степи
Фратрия	Ангарская	Заволжско-Казахстанская
Тип растительности	Бореальный	Степной
Свита типов	Северная внетропическая	

Ассоциации и группы ассоциаций в классификации В.Б. Сочавы понимаются практически также, как и в отечественной эколого-физиономической классификации, и выделяются по тем же критериям – составу доминантов главного и подчиненных ярусов. Однако в генетической классификации они имеют более ограниченные ареалы, приуроченные к определенным зонам и подзонам. В последние годы жизни В.В. Сочава разрабатывал понятие *эпиассоциации*, которая включает коренную устойчивую ассоциацию и все переменные ее состояния, динамически связанные с коренным материнским ядром.

Формации, группы формаций и классы формаций выделяются в первую очередь по типологическому принципу. Они объединяют генетически близкие ассоциации со сходным составом эдификаторов, характеризующихся общим флорогенезом, и сходными структурно-морфологическими признаками. Кроме того, ареалы данных единиц классификации в целом соответствуют определенным единицам флористического и геоботанического районирования, например, формация северотаежных лиственничных редколесий из лиственницы даурской, класс формаций маньчжурских широколиственных лесов и т.д.

Фратрии формаций выделяются по региональному принципу. Фратрия объединяет формации крупных, но единых в геоисторическом отношении регионов, имеющих сходную историю развития растительности. Поэтому входящие во фратрию растительные сообщества близки по своему генезису, но могут сильно различаться структурно-физиономически. Например, маньчжурская фратрия включает темнохвойные и смешанные темнохвойно-широколиственные леса, березняки, сосняки, заросли кустарников и разнообразные луга. Фратрии являются достаточно крупными единицами, которых на земном шаре насчитывается немногим более 100.

Типы растительности выделяются также по региональному принципу. Тип растительности соответствует растительному покрову геоботанической зоны. Он характеризуется определенным набором ценогенетически связанных биоморф, среди которых выделяется наиболее типичная для него биоморфа, например хвойные микротермы – для бореального типа, вечнозеленые мегатермы – для типа растительности влажных тропических лесов и т.д. В состав типа растительности входят все растительные сообщества зоны, которые образуют определенную систему эколого-географических и эколого-динамических (сукцессионных) рядов. Например, к тундровому типу относятся все растительные сообщества тундровой зоны; лишайниково-моховые, кустарниковые, болотные, луговые и другие. Типов растительности В.Б. Сочава выделяет около 25.

Свиты типов объединяют типы растительности также по региональному принципу. Выделяется три свиты – северная внетропическая растительность, тропическая растительность, южная внетропическая растительность, которые в совокупности образуют фитосферу Земли.

Приведем фрагмент системы генетической классификации В.Б. Сочавы (1979).

А. Свита. Северная внетропическая растительность

- I. Тип. Тундровая растительность
Формации: а) высокоарктические тундры,
б) приполярные тундры
- II. Тип. Бореальная растительность
Фратрии формаций: 1) североазиатская, 2) берингская, 3) североамериканская, 4) урало-сибирская, 5) ангаридская, 6) северокавказская, 7) канадская
- III. Тип. Неморальная растительность
Фратрии формаций: 1) западно-азиатская, 2) центрально-европейская, 3) восточно-европейская, 4) северопричерноморская, 5) евксинская и закарпатская, 6) среднеазиатская, 7) маньчжурская и северокитайская,

- 8) дальневосточная приокеанская, 9) южнокордильерская,
10) южноканадская, 11) апалачская
- IV. Тип. Кустарниково-древесная субтропическая растительность
Фратрии формаций: 1) средиземноморская
и атлантико-средиземноморская,
2) малоазиатская и западно-гималайская, 3) восточноазиатская,
4) китайская, 5) калифорнийская, 6) центрально-американская,
7) южноприатлантическо-флоридская
- V. Тип. Ксерофильно-редколесная и нагорно-ксерофильная суб-
тропическая растительность
Фратрии формаций: 1) ирано-афганская, 2) техасо-мексиканская
- VI. Тип. Степная растительность
Фратрии формаций: 1) причерноморская,
2) заволжско-казахстанская, 3) закавказско-переднеазиатская,
4) монголо-китайская, 5) южнотибетская,
6) восточно-американская, 7) западно-американская
- VII. Тип. Внетропические пустыни Северного полушария
Фратрии формаций: 1) сахаро-саудовская,
2) турано-прикаспийская, 3) переднеазиатская,
4) центрально-азиатская, 5) аризоно-мексиканская,
6) колорадская
- VIII. Тип. Высокогорные холодные пустыни
Фратрия формаций: тибетская
- IX. Тип. Высокогорная растительность тундрового и бореального
типов
Формации: а) горно-тундровые и подгольцовые, б) альпийские
(луговые) и субальпийские (лугово-кустарниково-древесные),
в) мнимобореальные (в горах неморальных провинций
и в субтропиках).

Основное достоинство генетических классификаций заключается в высокой естественности выделяемых единиц, ареалы которых в той или иной степени совпадают с однородными в физико-географическом отношении территориями. Генетические классификации оказываются очень удобными для целей геоботанического и других видов природного районирования, а также для составления геоботанических карт, в особенности карт мелкого масштаба.

Генетическая классификация В.Б. Сочавы получила широкое международное признание, и на ее основе была составлена карта растительности мира.

4.2.4. Динамические классификации. В основе динамических классификаций лежит представление о том, что каждый фитоценоз является определенным этапом в ряду последовательных сукцессий растительного покрова на конкретном однородном участке земной поверхности. Идея динамического критерия классификации растительных сообществ была обоснована Ф. Клементсом при разработке концепции климакса. Ф. Клементс составил сложную иерархическую систему классификационных единиц отдельно для климаксовой растительности, серийной растительности и растительности *серулей* – миниатюрных сукцессий, протекающих, например, на гниющих деревьях, на коре и т.п. Эта классификация была долгое время популярной в Америке, но в последние десятилетия потеряла свое значение.

Из отечественных динамических классификаций в первую очередь нужно отметить классификацию лесов Б.Г. Колесникова (1956, 1967 и др.). Сторонники данной классификации смотрят на лес как на непрерывный лесообразовательный процесс, отдельные этапы которого принимаются за единицы классификации.

В данной классификации в первую очередь учитываются формы динамики леса в течение двух-трех последних столетий, а именно: возрастные, восстановительные, аллювиогенные, денудационные и т.п. сравнительно быстро текущие смены. Ведущими факторами лесообразовательного процесса являются факторы географической среды (климат, рельеф, почвенно-грунтовые условия) и древостой – его состав, структура и производительность. Наиболее важными из них будут рельеф, а также главная древесная порода и ее производительность, выражаемая бонитетом. При этом под *главной древесной породой* понимается не преобладаю-

щая численно в конкретный момент порода, а порода, способная обеспечить себе господство при достижении ею возраста спелости. Поэтому в качестве главных критериев выделения основной единицы классификации, типа леса, принимаются рельеф, главная древесная порода и ее бонитет.

Тип леса в этой классификации является качественно обособленным звеном в генетическом ряду развития лесной растительности определенной лесорастительной (ландшафтно-географической) области, этапом присущего ей лесообразовательного процесса. К одному типу леса относятся участки леса, принадлежащие к различным стадиям возрастных и коротко восстановительных смен, свойственных данному типу условий местопроизрастания и характеризующиеся общностью главной породы, а также других пород, закономерно сопутствующих главной на всех стадиях указанных смен.

Тип насаждений соответствует возрастным и восстановительным стадиям типа леса.

Формация объединяет все типы леса с одной и той же главной породой, т. е. с одной и той же лесообразовательной породой в климаксовой стадии.

Выделяется также ряд вспомогательных единиц:

зональный комплекс лесных формаций, который объединяет коренные и производные формации в пределах одной зоны, характеризующейся сходством своего исторического развития;

климатическая фация, объединяющая типы леса какой-либо формации в пределах климатически однородного района;

геоморфологический комплекс, включающий типы леса, связанные с одним типом рельефа;

группа типов леса, объединяющая типы леса по принадлежности их к определенному элементу рельефа;

лесной участок (насаждение), соответствующий лесному фитоценозу или биогеоценозу. Каждая из этих единиц

понимается как одна из стадий, фаз, этапов единого лесообразовательного процесса.

Приведем фрагмент классификации кедровых лесов Приморского края по Б.П. Колесникову (1956).

Зональный комплекс лесных формаций – леса маньчжурского типа

Формация – кедровые леса (Приморский край)

Климатическая фация – типичные кедровники (кедрово-широколиственные леса)

Геоморфологический комплекс – горные кедровники

Группа типов леса I. Сухие кедровники с дубом на фрагментарных элювиальных почвах сильно инсолируемых местообитаний

Типы леса: 1. Рододендровые кедровники с дубом по скалистым вершинам гор и очень крутым склонам с россыпями и скалами, бонитет V–Va

2. Леспедециевые кедровники с дубом по крутым склонам близ вершин гор, бонитет IV–V

Группа типов леса II. Периодически сухие кедровники с дубом на маломощных деллювиально-элювиальных почвах сильно инсолируемых местообитаний

Типы леса: 3. Рододендрово-лещиновые кедровники с дубом по широким седловинам гребней водоразделов и среднекрутым склонам вблизи их, бонитет III–IV и т.д.

4.2.5. Флористическая классификация. Основоположниками флористической классификации являются Г. Брокман-Ерош и Ж. Браун-Бланке. Развивая идею Брокман-Ероша об использовании в качестве критериев классификации видов с узкой экологической амплитудой, Браун-Бланке предложил различать две категории видов – характерные и дифференциальные.

Характерными являются виды, тесно связанные с определенным типом растительных сообществ благодаря своей экологической и фитоценотической специализации. Свойство приуроченности характерных видов к определенному типу сообществ он назвал верностью и выделил три категории верности, оценивая их показателями пятибалльной шкалы:

– верные виды (степень верности 5) связаны только с одним типом сообществ;

– прочные, твердые, постоянные виды (степень верности 4) явно предпочитают определенный тип фитоценозов, хотя редко встречаются в небольшом обилии и с пониженной жизненностью и в других типах сообществ;

– благосклонные виды (степень верности 3) встречаются более или менее часто и обильно в разных типах сообществ, но оптимальное их развитие связано с одним определенным типом.

Дифференциальные виды, в отличие от характерных, не имеют строгой связи с определенными единицами растительности. Однако на границе своего экологического ареала по тому или иному фактору они очень чутко реагируют на изменение данного фактора, поэтому их присутствие или отсутствие позволяют разграничивать близкие фитоценозы на группы.

Ж. Браун-Бланке разработал четкую процедуру классификации растительных сообществ.

На первом *синтетическом* этапе путем последовательной табличной обработки геоботанических описаний (составления валовой таблицы, таблицы постоянства, разделительной и дифференцирующей таблиц) выявляются дифференциальные виды; с их помощью выделяются группы сходных растительных сообществ, представляющих собой единицы неопределенного (еще неустановленного) ранга, называемые фитоценонами.

На втором *синтаксономическом* этапе составляется обзорная таблица фитоценонов обследованного района и проводится сравнение их флористического состава. В результате выявляются характерные виды и с их помощью на основе фитоценонов, индуктивным способом строится система классификации, включающая следующие основные синтаксоны: ассоциация, союз, порядок, класс. Каждая из этих еди-

ниц имеет свои характерные виды, по которым отличается от других единиц. Чем выше ранг синтаксона, тем большим числом характерных видов он обладает.

Основным синтаксоном в системе Браун-Бланке является *ассоциация*, которая существенно отличается от ассоциации доминантных классификаций. Она объединяет экологически сходные растительные сообщества, которые имеют одинаковое ядро характерных видов, хотя и могут различаться физиономически в связи с разным набором доминантов. Ассоциация флористической классификации – достаточно крупная единица растительности, поэтому она может подразделяться на *субассоциации*, *варианты ассоциаций* и *фации*, которые не имеют своих характерных видов. Субассоциации и варианты ассоциаций выделяются по дифференциальным видам, а фации – по набору доминантов. Фации по объему соответствуют ассоциациям формальных доминантных физиономических классификаций.

Во флористической классификации приняты строгие правила наименования синтаксонов. Название синтаксона образуется от основы родового названия наиболее типичного из характерных или дифференциальных видов с прибавлением определенного окончания (табл. 6). При необходимости указываются и видовые эпитеты характерных видов.

Таблица 6

Правила наименования синтаксонов флористической классификации (по: Александрова, 1969)

Ранг	Окончание	Примеры
Класс	-etea	Molinio-Arrhenatheretea
Порядок	-etalia	Arrhenatheretalia
Союз	-ion	Airhenatherion
Ассоциация	-etum	Arrhenatheretum
Субассоциация	-etosum	Arrhenatheretum brizetosum
Вариант	-	Salvia – вариант Arrhenatheretum brizetosum
Фация	-osum	Arrhenatheretum brizetosum bromosum erecti

4.2.6. Доминантно-детерминантные эколого-морфологические классификации. Выше отмечалось, что доминантные (физиономические и эколого-физиономические) и детерминантная флористическая классификации обладают как достоинствами, так и недостатками, поэтому заманчива идея объединения этих подходов с целью использования положительных сторон каждого.

Достаточно полно и последовательно доминантно-детерминантный подход был впервые реализован Б.М. Миркиным при разработке классификации растительности речных пойм Башкирии. Основные принципы этой классификации сводятся к следующему:

– детерминантные виды сохраняют роль критериев классификации во всех типах растительности;

– дифинирующая роль доминантов как критериев классификации неодинакова в разных типах растительности, которые с данной точки зрения делятся на три группы:

а) типы с устойчивыми доминантами (леса, заросли кустарников), в которых доминанты могут надежно использоваться в качестве критериев классификации;

б) типы с относительно устойчивыми доминантами (луга, степи, низинные травяные болота), в которых доминанты как критерии классификации могут использоваться лишь с учетом их возможной замещаемости в составе групп доминирования;

в) типы с неустойчивыми доминантами (сорно-полевая растительность), в которых доминанты не могут быть критериями классификации.

Библиографический список

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. III.

Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969.

Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1957.

Быков Б.А. Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973.

Жукова Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 44, № 3.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер.: Бот. 1956. Т. 2, № 4.

Колесников Б.П. Некоторые вопросы развития лесной типологии // Тр. Ин-та экол. раст. и животных. 1967. Т. 53.

Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. III.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.: Наука, 1976. Т. V.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа, 1998.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2000.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983.

Прокопьев Е.П. Введение в геоботанику: учебное пособие. Томск, 1997.

Прокопьев Е.П. Динамические тенденции в растительном покрове поймы Среднего Иртыша // Научн. тр., Куйбышевск. пед. ин-та. 1975. Т. 163, вып. 5.

Прокопьев Е.П. Экология растительных сообществ. Томск, 2003. 456 с.

Работнов Т.А. Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. IV.

Работнов Т.А. История фитоценологии. М.: Аргус, 1995.

Работнов Т.А. Луговоедение. М.: Изд-во МГУ, 1974.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978; 1983; 1992.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. III.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций. Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976.

Сочава В.Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. Свердловск, 1961. Вып. 27.

Сочава В.Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М., 1964.

Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979.

Сукачев В.Н. Что такое фитоценоз // Сов. бот. 1934. № 5.

Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1938.

Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. 1954. № 1.

Сукачев В.Н. Общие принципы и программы изучения типов леса // Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1964.

Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
-------------------	---

Глава 1. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО (ФИТОЦЕНОЗ)

1.1. Растительное сообщество и растительный покров	5
1.2. Фитоценоз как фитоценотическая система	7
1.3. Концепция континуума.....	10
1.4. Факторы организации растительных сообществ	13
1.5. Взаимоотношения растений в сообществах.....	16
1.5.1. Прямые (контактные) взаимовлияния растений	18
1.5.2. Трансабиотические взаимовлияния растений	36
1.5.3. Трансбиотические взаимовлияния растений.....	46
1.6. Жизненные формы растений	48
1.7. Формирование растительных сообществ	57
1.7.1. Поступление зачатков растений на свободный участок	60
1.7.2. Экологический отбор.....	61
1.7.3. Фитоценотический отбор	63

Глава 2. ПРИЗНАКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА (ФИТОЦЕНОЗА)

2.1. Состав растительных сообществ.....	66
2.1.1. Видовой состав растительных сообществ	66
2.1.2. Ценопопуляции	77
2.1.3. Типы эколого-фитоценологических стратегий растений	90
2.1.4. Эколого-биологический состав растительных сообществ.....	97
2.2. Пространственная структура растительных сообществ.....	100
2.2.1. Вертикальная структура растительных сообществ.....	100
2.2.2. Горизонтальная структура растительных сообществ.....	107

Глава 3. ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

3.1. Модификации растительных сообществ	113
3.1.1. Суточная изменчивость растительных сообществ	113

3.1.2. Сезонная изменчивость растительных сообществ	114
3.1.3. Разногодичная изменчивость растительных сообществ.....	124
3.2. Смены растительных сообществ.....	131
3.2.1. Эволюция растительных сообществ	135
3.2.2. Сукцессии растительных сообществ.....	140
3.2.3. Катаклизмы.....	163
3.3. Устойчивость растительных сообществ. Концепция климакса.....	163

Глава 4. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

4.1. Введение в проблему классификации растительных сообществ.....	176
4.2. Обзор основных направлений классификации растительных сообществ.....	179
4.2.1. Топологические классификации	182
4.2.2. Физиономические классификации	183
4.2.3. Генетические классификации	191
4.2.4. Динамические классификации	197
4.2.5. Флористическая классификация	199
4.2.6. Доминантно-детерминантные эколого-морфологические классификации	202
Библиографический список	203

Учебное издание

ОСНОВЫ ГЕОБОТАНИКИ

Учебное пособие

Электронное издание

Редактор *М.А. Исакова*
Корректор *Ж.В. Козуница*
Верстка *Н.С. Хасанишина*

660049, Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89.
Редакционно-издательский отдел КГПУ,
т. 217-17-52, 217-17-82

Подготовлено к изданию 19.08.15.

Формат 60x84 1/16.

Усл. печ. л. 13.