

28.581я73

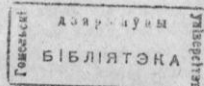
С191

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ ВОСР

ГОМЕЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Л. И. Сапегин

ТЕКСТ ЛЕКЦИИ
по спецкурсу "Геоботаника"
Часть II



Гомель 1983

Рецензенты: З.Р.ВАЛОВА, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник БелНИИЛХа;
В.Б.ГЕДЬХ, младший научный сотрудник БелНИИЛХа

В предлагаемой второй части спецкурса лекций по геоботанике изложены вопросы экологии фитоценозов - влияние на растительность физико-географических условий (климата, рельефа, почвогрунтов), биологически равноценных местообитаний, влияние растительности на среду (световой, тепловой, воздушный, водный, солевой режимы фитоценозов), оценка среды по видам-индикаторам, растительным ассоциациям - индикаторам и индикаторным группам; биотические факторы фитоценозов. Рассмотрены вопросы роли антропогенных факторов в жизни фитоценозов и др.

Текст предназначен для студентов 5 курса специальности "Биология".

С 21006 - 012 9-83
М 332 - 83

© Гомельский государственный университет (ГГУ), 1983

Лекция 1. ЭКОЛОГИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ. ВЛИЯНИЕ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ (КЛИМАТА, РЕЛЬЕФА, ПОЧВОГРУНТОВ), БИОЛОГИЧЕСКИ РАВНОЦЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ.

Литература. Миркин Б.И., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с.60-65.
Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.149-198.

Экология фитоценозов (синэкология) изучает связь растительности с факторами среды.

Факторы среды подразделяются на прямодействующие (основные) и косвеннодействующие (неосновные). К прямодействующим факторам среды относятся: свет, тепло, воздух, вода, режим минерального питания. Именно эти эколого-физиологические режимы непосредственно оказывают влияние на растительность. К косвеннодействующим факторам среды относится все то, что изменяет прямодействующие экологические факторы - рельеф, механический состав почвы и др.

Из природных условий наибольшее значение для развития растительности имеет комплекс климатических факторов (тепло, свет, осадки, газовый состав и влажность воздуха, ветер). Их распределение по поверхности земли объясняет зональность растительности. От климата зависят и почвы с их зональным распределением. Общеизвестным является изменение растительности не только в широтном, но и долготном направлениях (от экватора к полюсам и от берегов океана вглубь континента).

Климат влияет и на флористический состав растительности. Наиболее богата по числу видов флора влажных тропиков (десятки тысяч видов). К северу и вглубь она беднеет. В Арктике флора немногих растений сводится к одной-двум сотням видов, а в Антарктике - к единицам и даже полному отсутствию.

Климат влияет на продолжительность и сроки вегетации растительных сообществ, на количество и качество производимой ими растительной массы, на скорость обмена веществ между растительностью и средой, на биологический круговорот.

Прямодействующие эколого-физиологические факторы незаменимы один другим. В зарубежной литературе их называют лимитирующими.

Роль лимитирующих факторов отражается законами В.Либиха и Б.Шелфорда. Отсутствие или несовместимость процветания видов может быть сбалансировано как в недостатком, так и в избытком одного фактора.

Примоделирующие факторы среды могут взаимодействовать в трех вариантах (Миркин, Роженберг, 1976).

1. Корреляция ведущих факторов. Увлажнение и засоление в условиях тугайных лесов пойм пустыни находится в обратной зависимости: увлажненные почвы преобладают в солевой максимум припадают в сухих почвах периферической части заливаемой террасы. В поймах лесостепи положение обратное: засоление связано интенсивному накоплению солей при испарении влажных почв, которые по мере выхода из сферы заливки рассоляются.

2. Взаимодействие фитосенотических оптимумов вида по разным факторам. Вид меняет отношение к фактору А в зависимости от напряженности фактора В. Так, типичен в условиях лесостепной зоны при отсутствии выпаса занимает узкий отрезок градиента увлажнения и стоит в экологическом ряду между мятликом узколистным и ковылями перистыми и узколистными. Однако в случае выпаса его экологический ареал по увлажнению резко расширяется и он занимает местообитания мятлика узколистного и участки ковылей.

3. Частичное замещение одного фактора другим. Если полного замещения одного фактора другим невозможно, то частичное замещение возможно. Общеизвестна в этом плане связь между обеспеченностью азотом и устойчивостью к засухе у растений. На богатых азотом почвах луговые мезофиты легче переносят засуху.

Местные топографические, эдафические, биотические, антропогенные факторы и их комплекс перераспределяет примоделирующие экологические факторы среды, затуманивает (но не устраняет) их ведущую роль.

Планоковые местообитания - это участки суши наиболее типичные для данного зонального климата. Растительность плановых является зональной растительностью.

Рельеф местности редко выступает примоделирующим экологическим фактором среды (образование оврагов, балки и др.). Зато возмещение влияния рельефа велико. От положения в рельефе зависят освещенность, тепловая, водный, воздушный и солевой режимы местообитания растительности.

Понижение местности на каждые 100 м над уровнем моря сопровождается уменьшением средней годовой температуры воздуха на $0,5^{\circ}$

изменяется также температура почв, влажность воздуха и почвы, испаряемость, количество и качество света.

Особенно сильное влияние на растительность оказывает горный рельеф. Зональный климат и растительность проявляется только в самом нижнем поясе гор или у их подножья. Выше климат последовательно сменяется все более холодным. Отсюда и полное распределение климата и соответствующее ему полное распределение растительности. Однако здесь следует заметить, что климат географической зоны накладывает свой отпечаток на высоту полностью в горах. Сильная расчлененность рельефа гор, различная экспозиция склонов - причина быстрой смены климатических условий на незначительном расстоянии. В горах нередко явление инверсии климата - изменение его в сторону более холодного или, наоборот, более теплого климата, чем полагается по высоте и географическому положению. Разнообразие рельефа и климата горных стран является причиной флористического богатства гор. Так, флора Кавказа насчитывает свыше 6 тыс. видов, а равнина СССР - около 2 тыс. видов.

На растительность влияет и равнинный рельеф. Различают следующие элементы равнинного рельефа: макрорельеф (превышение на 10 и более м), мезорельеф (превышение на 1-10 м), микро-рельеф (превышение до 1 м), нанорельеф (превышение до 0,5 м). Экспозиция склонов равнинного рельефа изменяет климат, сближая его с соседней климатической зоной (правило предвещения В.В.Алехина).

Влияние рельефа на распределение экологических факторов имеет большое практическое значение в сельском и лесном хозяйстве.

Материнская порода почв дает исходный материал для почв, которая возникает под влиянием физико-химических и биологических факторов. Отсюда важность физико-химических свойств материнской породы, из которой под влиянием растительности, животных и микроорганизмов впоследствии возникает почва. Она оказывает влияние на свойства почвы и на ту растительность, которая появляется на ней.

Большое значение имеет и гидрология грунтов: урочность грунтовых вод, их текучесть или застойность, химизм. Взаимосвязь между грунтами и почвой позволяет характеризовать их как почвенно-грунтовую среду. Почвенно-грунтовые условия - сложный комплекс абиогенных и биогенных факторов, находящихся во взаимодействии и неразрывной связи. К абиогенным свойствам почвы относятся: механический и минералогический состав минеральной части почвы, физические (густота, плотность, температура, влажность, водо-

и воздухопроницаемость, удельный и объемный вес и др.), а также грунтовые воды и их стойкость (глубина залегания, колебание уровня, текучесть или застойность, химизм, температура и т.д.).

К биогенным свойствам почвы относятся гумус, органические кислоты, расщепление почвы на генетические горизонты, биохимические процессы в почве, ющность почвы. Почвы влияют на растительность косвенно, изменяя приходящие экологические факторы (водный, воздушный, тепловой, солевой, активную реакцию почвы).

Понятие биологически равноценных местообитаний пришло в геоботанику из работ А.Нандера (Sjlander, 1909, 1925, цит. по Александровой, 1969) и стало популярным благодаря использованию его В.Н.Сукачевым (1936), А.Н.Шенниковым (1934) и другими. Биологически равноценными принято считать местообитания, занятые одинаковой растительностью.

Причинами формирования биологически равноценных местообитаний по В.М.Иржицу и Г.Н.Розенбергу (1978) являются следующие:

- 1) возможность замещения (частичного) факторов среды;
- 2) наличие недетских факторов, нивелирующих влияние менее существенных факторов среды;
- 3) экологическая амплитуда каждого типа растительных сообществ;
- 4) амплитуда варьирования признаков типа растительных сообществ;
- 5) edificatorное воздействие на среду доминантов и всего фитоценоза в целом.

Методами оценки биологической равноценности местообитаний является метод фитометров, примененный Клементсом и Голдsmith (Clements, Goldsmith, 1924, цит. по Миркину и Розенбергу, 1978), М.В.Марковым (1957; Е.Бонда и др. (Bond et al., 1973, цит. по Миркину и Розенбергу, 1978). Бонитировка почв в почвоведении близка к методу фитометров.

Лекция 2. ВЛИЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА СРЕДУ. СВЕТОВОЙ, ТЕПЛОВОЙ, ВОЗДУШНЫЙ, ВОДНЫЙ, СОЛЕВОЙ РЕЖИМЫ ФИТОЦЕНОЗОВ. ОЦЕНКА СРЕДЫ ПО ВИДОВЫМ ИНДИКАТОРАМ, РАСТИТЕЛЬНЫМ АССОЦИАЦИЯМ-ИНДИКАТОРАМ И ИНДИКАТОРНЫМ ГРУППАМ

Литература. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с.78-93. Шенников А.И. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.188-207.

Под влиянием растительности изменяется абиогенная среда. Всякий фитоценоз (биоценоз) существует в присущем его биотопе. Влияние растительности на среду тем больше, чем больше растительная масса, чем более она сомкнута, чем дольше продолжается ее влияние на экотоп. Однако влияние растительности на среду органичено, т.к. основные значения имеют условия неорганической среды.

Световой режим в лесу отличается от светового режима открытого пространства. В этом легко убедиться, когда в солнечный день зайдешь в лес. Освещенность, по Г.Н.Тимофееву (1967), в лиственничнике с липой и кленом и в подлеске из бузины изменялась от 44400 лк у вершины лиственницы до 420 лк на поверхности почвы. Степень затенения тем больше, чем больше сомкнутость крон деревьев, чем сложнее ярусная структура фитоценоза. По М.И.Сахарову (1940), в лесных фитоценозах солнечная радиация может составлять от 39,8 до 5,2 % солнечной радиации открытого пространства.

Световой режим фитоценозов зависит от географического положения, экспозиции склона. Фитоценозы изменяют не только силу света, но и его качество (в лесу мало прямых солнечных лучей, преобладает рассеянный свет с меньшим содержанием желто-красной части спектра). Поэтому под пологом леса могут существовать только достаточно теневыносливые растения. Чем тенистее лес, тем строже фитоценотический отбор наиболее теневыносливых видов лесных растений. В широколиственных лесах световой режим на протяжении вегетационного периода меняется, что используют растения-эфемероиды и эфемеры. В лесных фитоценозах проявляется боковое затенение, которое приводит к отмиранию боковых ветвей и усилению роста вверх.

Травяная растительность - луговая, степная, полевая - создает свой световой режим. От количества света, полученного фитоценозом, зависит количество создаваемого им органического вещества. Поэтому важно уметь регулировать освещенность в фитоценозах. Световой режим необходимо учитывать при создании культур - лесных, садовых, огородных и др.

Тепловой режим специфичен для различных фитоценозов. В летние жаркие дни в лесу прохладнее, а ночью теплее, чем на открытом месте. Безморозный период в лесу продолжительнее. Лес уменьшает охлаждающее действие ветра, суточные и сезонные амплитуды температуры. Каждый тип лесного фитоценоза создает особый тип тепло-

Травяные фитоценозы также создают свой тепловой режим, который зависит от густоты и высоты травостоя.

Травяные фитоценозы также создают свой тепловой режим, который зависит от густоты и высоты травостоя.

В ветреные дни заметно, как в лесу скорость и сила ветра уменьшается. В высоком и густом лесу внизу почти всегда господствует тишь. Закуликане ветра ведет к увеличению влажности воздуха, понижению испарения с поверхности почвы, замедлению перемещения слоев воздуха. Закуликане ветра уменьшает предное механическое охлаждение крон обогретыми ветвями и ветлями соседних деревьев, уменьшает раскачивание, ветровальность и бурность. В безветренном влажном воздухе леса уменьшается транспирация растений. Безветрие неблагоприятно для низкорослых ветроопыляемых растений и растений с плодами и семенами, распространяемыми ветром. В лесу возникает конвекция токов воздуха (восходящие и нисходящие перемещения воздуха).

Водный режим и водообмен в фитосенях складывается из прихода (поступления) и расхода воды. Поступление воды в почву происходит в виде: 1) твердых и жидких атмосферных осадков; 2) поверхностного и интритичного; притока с более повышенных участков; 3) подтока из почвенных и грунтовых вод; 4) интритичной конденсации водных паров; 5) усвоения паросербранной воды (особенно липидными и микел).

5

Каждый фитоненз по-своему изменяет все эти статьи прихода и расходов воды. Здесь же следует отметить водорегулирующую роль лесной растительности.

Еще труднее изучать энергетический обмен почвой и растительностью. По данным В.Р.Волобуева (1959), из общего количества энергии 95-99,5% идет на испарение и транспирацию, 0,3-5% (около 1%) - на биологические процессы растительности.

Оценка среды по отдельным видам-индикаторам. Этот метод оправдывает себя в условиях жесткой связи почв и растительности арктической зоны (определение грунтовых вод по в. гречам тростника, который не может произрастать без водоносности слоя на глубине 1-1,5 м).

Оценка среды по соотношению индикаторных групп.

C

представителей разных индикаторных групп. В качестве индикаторных в каждом конкретном случае выступает ограниченное число видов. Каждый вид у границ экологического ареала становится информатором условий среды. Информативность вида тем выше, чем меньший отрезок оцениваемого градиента охвачен его распределением. Практически число видов-индикаторов в каждом сообществе не превышает 7-12. Б.М.Иркин и Г.С.Розенберг (1978) анализируют методику оценки среды индикаторными группами по А.Г.Раменскому (Раменский и др., 1966; Паценкин, 1967, 1968), по Д.Джегалаку (Jeglik, 1971), отмечая некоторые их недостатки, а также разрабатывает методику оценки среды по растительности, используя подходы распознавания образов.

Лекция 3. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФИТОЦЕНОЗОВ

Литература. Воронов А.Г. Геоботаника. Изд. 2-е, испр. и доп. М., 1973, с. 219-239.
Шенников А.П. Введе-ние в геоботанику. Л., 1964, с. 266-284.

13. К биотическим факторам фитоценозов относятся прежде всего сами растения - компоненты ценозов и животные (поглощающие и бесполовые), микроорганизмы.

Для каждого растения в фитоценозе все остальные растения того же вида или других видов представляют живую среду, прямо или косвенно влияющую на него. Каждое растение в растительном сообществе в той или иной мере зависит от своих соседей.

Многие опыты по пересадке на одного фитоценоза в другой (лисохвост на верховую грязь, где господствовал типчак, а типчак на верховую грязь - в лисохвостный луг; типчак на верховую грязь - в болотистую кисловатую почву со щучкой дернистой, а щучка на верховую грязь и т.д.) показали, что распространение того или иного вида растений зависит не только от физических свойств экотопов, но и от наличия других видов и взаимоотношений между ними. Физико-химические свойства экотопа и биоэкологические особенности вида определяют его экологический ареал. Взаимоотношения вида растения с другими растениями определяют его фитоценозный ареал. В опытах по пересадке дернин обнаружилось более широкий экологический ареал видов, чем их фитоценозный ареал.

Элленберг (Ellenberg, 1963) получил сходные результаты, различая физиологический (экологический) и экологический

(фитоценозный) ареалы. Экологические свойства вида устанавливаются в опытах, определяется экологический ареал, экологические минимум и максимум. Фитоценозные свойства вида проявляются в культуре того же вида в смеси с другими видами. Также определяется фитоценозный ареал, фитоценозные минимум и максимум.

Опыты Элленберга с дикой редькой (*Raphanus raphanistrum*) и горчицей полевой (*Sinapis arvensis*) показали, что когда тот и другой вид растут порознь, их отношение к кислотности субстрата (рН) характеризуется другим различием: редька при рН 5, горчица - при рН 7. При совместном их росте редька явно преобладает на более кислых почвах (оптимальное рН 4), а горчица - на нейтральных и даже щелочных (рН 6). Экологические ареалы обоих видов одинаковы, оптимумы - различны, а в смеси эти различия еще больше, чем в чистых культурах.

В другом опыте при совместной культуре редьки дикой с горчицей полевой (*Sinapis arvensis*) оптимальная кислотность для редьки сдвинулась на рН около 6, т.е. в присутствии горчицы редька оказалась не таким ацидофилом, как в присутствии горчицы.

На основании своих опытов Элленберг пришел к выводу об соотношениях экологического и фитоценозного ареалов и оптимумов у растений по отношению к любому фактору среды.

А. Оба оптимума совпадают:

а) фитоценозный ареал почти совпадает (или несколько меньше) с экологическим (у бука - *Fagus sylvatica*);

б) фитоценозный ареал сильно сужен (у кротовника - *Seneccio silvaticus*).

Б. Фитоценозный оптимум сильно сдвинут влево и вправо от экологического:

а) сдвиг почти до экологического минимума (луговик извилистый - *Deschampsia flexuosa*, торфянка ползучая - *Sphagnum arvense*);

б) сдвиг тоже к экологическому минимуму, но менее сильный (лисохвост луговой - *Alopecurus pratensis*, редька дикая - *Raphanus raphanistrum*);

в) сдвиг в сторону максимума (рабgrass пышный - *Arrhenatherum elatius*, горчица полевая - *Sinapis arvensis*);

г) сдвиг до экологического максимума (мать-и-мачеха - *Fritillaria torfara*).

В. Два фитоценозных оптимума: один - ближе к минимуму экологического ареала, другой - к максимуму; экологический оптимум

совпадает с фитоценоотическим минимумом:

- а) из двух фитоценоотических оптимумов один выражен ярче вблизи экологического минимума (овсяница красная - *Hordeum rubra*);
- б) оба фитоценоотических оптимума выражены одинаково (сосна обыкновенная - *Pinus silvestris*);
- в) один оптимум выражен резко вблизи экологического максимума (ландыш майский - *Convallaria majalis*).

Из этих примеров видно, что, как легко можно ошибиться, относя виды растений к различным почвенно-экологическим типам только на основании наблюдений в природе, без экспериментальной проверки. Подлинное их отношение к экологическим факторам местобитания изменено биотическими факторами, наличием других растений.

При миграции растений, если чужой климат и почвенные условия находятся здесь еще в пределах их экологического ареала, а конкуренция местной флорой оказывается на стороне мигрантов, то чужие растения широко здесь расселяются и вытесняют местную флору. Так произошло с элодеей канадской (*Elodea canadensis*), попавшей в Европу, а затем в русскую (*Salsola vermiculata*), оказавшейся в Северной Америке, опунцией колючей, завезенной из Америки в Австралию. Следовательно, расселение и распространение каждого вида растения ограничены рамками его фитоценоотического ареала, в котором он занял свое место в конкурентной борьбе с другими видами.

Другая группа биотических факторов - разностороннее влияние на растительность животных. Нет фитоценозов без животных, поэтому фитоценоз в то же время и биоценоз. Каждому фитоценозу свойственна определенная "норма" влияния животных. Отклонение от "нормы" в ту или иную сторону нарушает состав и структуру ценоза, превращает его в другой фитоценоз, биоценоз.

Теплые растительные сообщества сжиганы своим существованием в значительной мере свойственным им животным. Степи в доисторический период находились под влиянием выпасывания стадами диких травоядных животных (лошадей-тарпанов, куланов, козлов). В наше время их заменили домашние животные. Пастбищный режим ведет к сбору видов растений, способных существовать и размножаться в этих условиях, и угнетает виды, неспособные к этому.

Велика роль в жизни степных фитоценозов животных-землероев: мышевидных грызунов, сусликов, сусликов, хомяков. Сказываясь на растительности их роющая деятельность (сплошное или выборочное поедание или расклевывание, выбросы земли, норы, удобрение экскрементами, разлагание трупов).

Много животных-грызунов в лесах, на лугах, болотах, тундрах и пустынях - всюду они являются важным фактором жизни фитоценозов. На лугах немалое значение имеет крот. Несколько меньше почвенных грызунов в лесах. Здесь они уничтожают массу семян и плодов деревьев и других растений.

Названные позвоночные животные как растительноядные, так и плотоядные, как по своему влиянию на растительность. Белки сгрызают шишки, верхушки побегов, почки, плоды; зайцы портят подрост в лесу; лось обгрызает кору лиственных деревьев, косит молодые сосенки, съедая верхушки.

Велика населенность подземной части фитоценозов беспозвоночными животными: насекомыми, клещами, пауками. Общеизвестна полезная роль насекомых-опылителей.

Для лесов особенно опасно массовое размножение бабочек шелкопрядов, совок, пядениц, жуков-короедов, усачей, хрущей.

Большое и разнообразное значение в жизни растительности имеет птица (истребление вредных насекомых, распространение плодов и семян).

Много мелких беспозвоночных животных в травяном и моховом покрове в лесу, на лугу, в поле. Большинство из них растительноядны, все они дышат, выделяют экскременты, быстро размножаются и массами погибают, разлагаясь, прямо и косвенно влияя на других обитателей биоценоза, в том числе и на высшие растения.

В почве большое количество различных животных: почвенная фауна, нематоды, простейшие. Не следует забывать большой роли в жизни фитоценозов дождевых червей и земляных муравьев. К этому надо добавить миллиарды бактерий и грибов. Из этого быстрого обзора биотических факторов фитоценозов можно заключить, какую огромную роль они имеют в жизни растительных сообществ.

Лекция 4. АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ ФИТОЦЕНОЗОВ.
ОТЪЕМ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА.

Литература. Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд., испр. и доп. М., с.250-278. Шенников А.П. Введение в геоботанику, Л., 1964, с.284-288.

Ни один из экологических факторов не оказывает столь сильного влияния на растительность и на географическую среду вообще, как деятельность человека. Это влияние постепенно усиливается с момента появления человека на Земле. В настоящее время почти невозможно найти сообщество, которое в той или иной степени не подверглось бы воздействию человека.

Характер воздействия человека на растительный покров в значительной степени связан с общественным строем, который определяет уровень производства, в том числе уровень развития животноводства и земледелия. Общественный строй определяет степень развития транспорта, путей сообщения, а следовательно, интенсивности и дальности передвижения людских масс. Степень воздействия человека на природу меняется по мере смены одной общественной формации другой. Революционная смена капиталистического строя социалистическим приводит к резкому качественному изменению характера воздействия человека на природу. Характерной чертой социалистического строя является изменение природы, в том числе растительного покрова на пользу человека.

Воздействие человека на растительность бывает бессознательным и сознательным. Бессознательно человек распространяет семена и плоды диких растений, особенно в современную эпоху мощного развития средств связи (корабли, самолеты, железные дороги, авто-транспорт и т.д.). Многообразное сознательное влияние человека на растительность может быть положительным и отрицательным. Так, вырубка деревьев в расчистках, не превышающих годового прироста древесины, с соблюдением правил, обеспечивающих естественное возобновление леса, служит примером положительного воздействия; рубка же леса с превышением годового прироста древесины или уничтожение лесов на горных склонах — пример отрицательного воздействия.

Выделяют следующие основные виды воздействия человека на фитоценозы:

1. Косвенное воздействие на растительность (завоз новых растений в ту или иную страну, где они входят в состав туземных фитоценозов; сокращение ареалов и полное уничтожение различных видов растений в результате чего изменяется состав или полностью уничтожается фитоценоз).

2. Непосредственное воздействие на растительный покров (распашка земель, выжигание растительности, вырубка лесов и раскорчевка пней, выпас домашних животных, выкашивание лугов и степей, сбор веточного корма, действие дыма от печей и т.п.).

Завоз растений совершается путем привоза семян и других зачатков на одежде, личных вещах путешественников, в качестве примеси к посевному материалу, в различных упаковочных материалах, таре для семян, в вагонах, теплоходах, самолетах и других транспортных средствах. Этими способами растения перемещаются на тысячи километров от своей родины. Возможность натурализации новых видов в чужих условиях определяется эколого-биологическими свойствами этих растений, экологическими свойствами биотопов и конкурентной способностью мигрантов. Завезенные сознательно или бессознательно растения чаще всего включаются в нарушенные фитоценозы.

Сокращение ареалов и уничтожение растений происходит под влиянием сельскохозяйственных и мелиоративных работ, отгонистов, горных разработок, пастбищ животных, сбора естественных растительных продуктов (Мартонн, 1940).

Распашка полностью уничтожает естественную растительность. При рубках леса различают рубки ухода, выборочные, сплошные и санитарные. Характер рубки определяет степень воздействия человека на растительный покров. Говоря о действии огня на растительность, различают три типа пожаров: подземные, низовые и верховые. Их возникновение обязано в основном человеку. При подземном пожаре горит залежь торфа и других органических веществ в верхних слоях почвы. При низовом пожаре сгорают растения, образующие кустарниковый, кустарничковый, травяной и моховой покровы. Верховой пожар охватывает весь лес от поверхности почвы до верхушек деревьев. Пожары приводят к изменению растительных сообществ в зависимости от характера растительного покрова и типа пожара.

Выпас домашних животных оказывает определенное влияние на растительность. Степень влияния домашних животных на растительный покров зависит от особенностей покрова, сроков выпаса, его интенсивности и породы выпасаемых животных. Много внимания изучению

Влияние выпаса на растительность уделяли И.К.Пачужий (1921 и др.), Г.Н. Высоцкий (1915), Б.А.Меллер (1923), Д.Уивер и Ф.Клемента (Clements, 1928; Weaver and Clements, 1938 и др.). Человек может регулировать степень отрицательного влияния выпаса на растительность.

Влияние сенокосения сходно с действием выпаса в том отношении, что в обоих случаях происходит отчуждение растительной массы и обеднение почвы элементами пищи, уничтожается подрост, происходит сбой в динамике популяций, устойчивых к сенокосению.

осушение заболоченных пространств резко меняет состав растительного покрова, увеличивает его продуктивность. Осушительная мелиорация болот должна проводиться комплексно.

Орошение и обводнение искусственно изменяет режим увлажнения почвы в аридных районах. В результате орошения и обводнения происходят серьезные изменения в растительном покрове - ксерофитные сообщества сменяются мезофитами и гигрофитами.

Действие дымов, газов и других вредных примесей в воздухе; метана, этилена, ацетона, уксусной кислоты, угля, сажи, копоти, серы, окиси азота, сернистого ангидрида, хлоретила, этилена, бензола и др. Очень чувствительны к сернистому ангидриду лиственные, голосеменные. Под влиянием газов и дыма сдвигаются фазы сезонного развития растений. Вегетационный период сокращается до 20-30 дней.

Создание рудеральных местообитаний и отвалов - результат хозяйственной деятельности человека. Рекультивация рудеральных мест, отвалов, терриконов в настоящее время является важной проблемой.

Создание культурных фитоценозов - одолетних одновидных посевов, многолетних одновидных и травосмесей, травосмесей однолетних, однолетних и многолетних, плантаций и садов, смешанных древесно-кустарниковых, древесно-травяных - истощает все многообразие многолетней культуры земледелия.

Охрана растительного покрова как элемента природных ландшафтов является актуальнейшей проблемой современности. Растительный покров - единственный аккумулятор солнечной энергии, создающий органическое вещество из неорганического. Круговорот веществ в природе невозможен без зеленого растения.

В СССР отношение человека к природным ресурсам регламентируется законами об охране природы во всех союзных республиках

а также законами об охране земель, вод и о здравоохранении, где значительное внимание уделено вопросам охраны атмосферы. В бюджете СССР и союзных республик большие ассигнования отводятся на мероприятия, связанные с охраной природы. Система заповедников во всех аспектах растительности, многочисленные заказники и другие памятники природы являются галереями природы и бережно сохраняются. Деление лесов СССР на три категории предусматривает различные режимы их использования. К первой категории относятся пограничные и почвозащитные насаждения, степные колки, леса заповедников, зеленые зоны вокруг городов, курортные леса, насаждения защитных полос по берегам рек и других водоемов, вдоль железных дорог. В них допускаются лишь рубки ухода и лесовосстановительные работы.

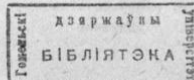
Таким образом, человек является наиболее мощным экологическим фактором, воздействующим на растительность.

Лекция 5. ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ

Литература. Бекетов Б.А. Геоботаника. 3-е изд., перераб. Алма-Ата, 1978, с.182-192. Митин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1979, с.12. Работнов Т.А. Фитоценология. 1978, с.238-251. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.105-108.

Продуктивность, по Т.А.Работнову (1978), способность организмов или их совокупности создавать органическое вещество - есть одно из важнейших свойств фитоценозов, результат жизнедеятельности видов, входящих в их состав. Принято различать первичную продуктивность - образование органического вещества автотрофами и вторичную - образование органического вещества гетеротрофами.

При изучении биологической продуктивности необходимо определить массу не только живых растений, но и их отмирающих органов, утрачивая связь с живыми растениями, - опад; отдельно учитывать отмирание стволов деревьев и кустарников - отпад, отмирание подземные органы (корнепад) и ветвь. На поверхность почвы может поступать опад, обусловленный деятельностью животных



и человека - травматический удар.

Общая масса органов растений - компонент фитомассы образует его фитомассу, или биомассу, если выделяют животных и растения. Величина фитомассы и биомассы на единицу площади имеет большое значение для характеристики фитоценозов. Продукция - это количество органического вещества, создаваемого фитоценозом в единицу времени на единицу площади. Она выражается в г, кг, ц, т на 1 м^2 , 100 м^2 или 1 га абсолютно сухого или воздушно сухого вещества. Фитомасса, биомасса и продукция могут быть выражены в калориях или джоулях ($1\text{ Дж} = 0,239\text{ ккал}$) - что дает лучшее представление о результатах фотосинтетической деятельности растений.

Различают общую или валовую первичную продукцию (брутто - продукция) - это количество органического вещества, созданного растениями в процессе фотосинтеза, и чистую первичную продукцию (нетто-продукцию) - количество органического вещества, сохраняющегося в растениях после использования части его на дыхание.

Затраты на дыхание от валовой продукции составляют от 30-40% (сообщества планктонных водорослей до 70-80% (в тропических дождевых лесах). Леса умеренного климата расходует на дыхание 50-60% валовой продукции (Larcher, 1976, цит. по Работнову, 1978). Часть чистой первичной продукции потребляется биотрофами, а часть поступает в опад. Возможны потери в результате выделений растениями органических соединений и выщелачивания их атмосферными осадками (Уткин, 1967). Поглощаемая животными продукция в природных фитоценозах составляет около 10%.

Следовательно, чистая первичная продукция равна продукции, потребленной биотрофами, минус опад, плюс прирост фитомассы (фактическая чистая продукция). Ежегодная общая продукция растительного покрова суши почти вдвое превышает первичную продукцию океана (Littke, Likens, 1973; Елизаров и др., 1970, цит. по Работнову, 1978).

Наиболее продуктивна травяная и травяно-древесная растительность в условиях достаточного обеспечения водой и минеральными солями в поймах рек, в тропиках и субтропиках, где ежегодная продукция надземной части достигает 30 т/га и выше (Елизаров, Родин, 1969). Культивируемая растительность дает около 9% от общей продукции растительности континентов. В СССР от арктической полупустыни до подзоны широколиственных лесов увеличивается как продукция, так и общий запас биомассы, а затем при движении

на юго-восток до зоны северных и типичных полупустынь и пустынь снижается (Елизаров и др., 1970).

Продукция растительности определяется температурными условиями, увлажнением, обеспеченностью элементами минерального питания, а также отсутствием ограничивающих факторов, например, засоления.

Отдельные виды и группы видов, входящие в фитоценоз, принимают различное участие в создании фитомассы и продукции. То же можно сказать и об отдельных органах растений. В лесах фитоценозах большая часть фитомассы образована древесными растениями, в основном их надземными органами, особенно стволовой древесиной. По В.А.Алексееву (1975), она составляет 20-30% общей фитомассы, но с возрастом изменяется.

Продукцию можно также охарактеризовать по содержанию в ней энергии. Весь растительный покров земного шара ежегодно фиксирует $687 \cdot 10^{18}$ кал. солнечной энергии, в том числе растительностью суши - $426 \cdot 10^{18}$ кал., а растения океана - $261 \cdot 10^{18}$ кал. Доля участия в фиксации солнечной энергии растительностью суши такова: леса - 65%, природная травяная растительность - 14, возделываемые растения - 9%. Из всей ежегодно поступающей на поверхность нашей планеты солнечной энергии, равной $510 \cdot 10^{18}$ кал., только 0,13% ее связывается растениями; растительность суши использует 0,3%, а растения океана - 0,07% (Lith, 1973, цит. по Работнову, 1978). На 1 г сухой растительной массы тратится от 4,0 до 4,9 ккал. В лесах общие запасы энергии в основном аккумулированы в древесине (66,0 - 80,9%).

При внесении удобрений эффективнее производится растительными энергия.

Из ежегодно продуцируемого растениями органического вещества в большинстве фитоценозов животными-биотрофами потребляется небольшая его часть (1-2, реже 5-10%).

Опад в лесу колеблется по годам, основную часть опада составляет хвоя (листья), далее ветви, лишай. Он формирует особый биогеноегоризонт - подстилку, количество которой колеблется по типам леса, а в пределах одного и того же типа - с возрастом насаждения.

Соотношение разных фракций продукции (продуктивности) является критерием для оценки экологической эффективности экосистемы. В целом стратегия природы ведет экосистемы к увеличению

валовой продукции, а человек стремится повысить выход чистой продукции. Повышение доли чистой продукции может быть достигнуто за счет дополнительной энергии (агротехники, удобрений, воды и т.д.)

Лекция 6. СУТОЧНАЯ, СЕЗОННАЯ, РАЗНОГОДИЧНАЯ
И ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ

Литература. Рыков В.А. Ресурсы леса, 3-е изд. перераб. Алма-Ата, 1978, с.156-177. Воронов А.Г. Ресурсы леса, 2-е изд. испр. и доп. М., 1973, с.279-283. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с.47-53. Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978, с.206-237. Шенников А.П. Введение в лесоведение. Л., 1964, с.289-314.

Растительные сообщества изменяются в течение суток, сезона, из года в год, а также при увеличении возраста особей доминантов-эдикторов. В связи с этим различают суточную, сезонную, разную-го-ди-ч-ную и возрастную изменчивость фитоценозов (Работнов, 1978).

Суточная изменчивость фитоценозов проявляется в период вегетации растений наиболее четко там, где в течение суток изменяются условия произрастания (освещенность, температура, влажность воздуха, сила и направление ветра, а также воздействия животных). За сутки изменяются все жизненные функции растений: фотосинтез, транспирация, поглощение воды и элементов минерального питания, выделение метаболитов, что в свою очередь ведет к колебаниям газового состава воздуха внутри фитоценоза (содержание CO_2 , газоборных специфических выделений и др.). И смена дня и ночи вблизи с различиями в образовании и расходовании ассимилятов приводит к суточным колебаниям в массе органов растений. У многих видов растений существует суточный ритм цветения (Шенников, 1974), что обуславливает их биологическую изоляцию. Это касается также и ветроопыляемых, и насекомоопыляемых растений.

Сезонная изменчивость фитоценозов вызывается изменениями в течение года условий произрастания растений и присутствием в составе фитоценоза видов, раз-ных по ритму сезонного развития. Этот тип изменчивости фитоценозов регулярно повторяется из года в год и его можно предсказывать. Исключение представляют лишь годы, резко отличающиеся по метеорологическим

условиям от средних. Изменение условий произрастания в течение года может быть обусловлено особенностями общего климата, гидрологического режима, физическими, антропогенными и биологическими факторами. С особенностями климата связаны сезонные изменения светового и температурного режимов, соотношение длительности вегетационного и невегетационного сезонов. Особенности гидрологического режима имеют значение для сезонной изменчивости фитоценозов, расположенных в пониженных элементах рельефа (низины, поймы). Значение фитоценозов в определении сезонной изменчивости проявляется в листопадных, особенно широколиственных лесах, где ранней весной формируется симуляционная весенняя сфагнумовая фитоценоз. Значение фитоценозов в сезонной изменчивости фитоценозов изучена мало. Массовое размножение фитофагов и землероев может существенно влиять на сезонное изменение структуры, продуктивности и внешнего вида фитоценозов. Значение деятельности человека на сезонное изменение фитоценозов, особенно травяных, неоспоримо (скашивание, выжигание, отселение экскрементов домашнего скота). Сезонная изменчивость фитоценозов проявляется через изменение количественного участия растений, различающихся по ритму сезонного развития (феофитизма). Сезонная изменчивость фитоценозов проявляется через сезонное изменение структуры фитоценозов (особенно травяных), смену аспектов (изменение внешнего вида фитоценозов в течение года или вегетационного сезона), сезонные изменения состава фитоценозов (численности флористического и экзистенциального состава в течение года), сезонной динамики продуктивности (нарастание ее с начала вегетации до определенного предела, а затем то более, то менее быстрое снижение ее к концу).

Флуктуации (разногодишная изменчивость фитоценозов) происходят по годам или периодам, связанным с неодинаковыми метеорологическими и гидрологическими условиями отдельных лет, особенностями жизненного цикла некоторых видов растений, а также с различиями в воздействии животных. Изучением флуктуаций занимались В.Н. Сукачев (1928), В.В. Алексин (1950), Л.Г. Раменский (1952), П.Д. Проценко (1961), А.П. Шенников (1964), Е.М. Лавренко (1969), Т.А. Работнов (1961, 1972, 1978). Т.А. Работнов (1978) классифицирует флуктуации по причинам их возникновения: а) экотипические, связанные с различиями по годам в метеорологических, гидрологических и других условиях экотипа; б) антропогенные, обусловленные различиями в форме и интенсивности воздействия человека; в) зоогенные, вызванные различиями в воздействии

растительных и роющих животных (насекомых и грызунов-землероев); г) фитоциклические, связанные с особенностями жизненного цикла некоторых видов растений и (или) с неравномерным по годам их семенным и вегетативным размножением; д) фитопаразитные, обусловленные периодическим или (эпизодическим) размножением паразитных грибов и др.

По степени выраженности флуктуаций подразделяют на следующие типы: скрытые, осцилляционные (осцилляции), осцилляционно-циклические, дигрессионно-дедукционные.

Т.А.Работнов (1978) дает свое определение флуктуациям. "Под флуктуациями следует понимать ненаправленные, различно ориентированные или циклические изменения фитоценозов от года к году или в течение краткосрочных климатических или иных циклов, возвращающихся к исходному или, что более точно, близкому к нему состоянию".

Возрастные изменения фитоценозов В.Н.Сукачев (1942) назвал как "изменение фитоценозов в связи с энтогенным эдификатором". Они хорошо выражены в лесах и давно известны лесоводам: выделяли ряд стадий формирования лесной насаждения: чада, жердняк, приспевающее, спелое и перестойное насаждение (перестой). Одновременно происходят значительные изменения в структуре (изменяется число деревьев на единице площади, высота, диаметр стволов, размеры крон, мощность почвенной системы), что сопровождается различиями в воздействии древостоя на растения нижних ярусов (затенение, задержание кронами атмосферных осадков, опад, алиция через корневые системы). Это находит отражение в изменении состава ярусов, образованных кустарниками, кустарничками, травами, мхами, лишайниками. Происходит смена возрастных состояний одного и того же природного образования (типа фитоценоза).

Лекция 7. ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ. ПЕРВИЧНЫЕ И ВТОРИЧНЫЕ СУКЦЕССИИ. КЛАССИФИКАЦИЯ СУКЦЕССИИ. СИНГЕНЕЗ.

- Литература. Биков В.А. Геоботаника. 3-е изд. перераб. Алма-Ата, 1978, с.171-173. Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. испр. и доп. М., 1973, с.283-291. Миркин Б.М., Резенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с.128-132. Работнов Т.А. Фитоценология.

М., 1978, с.252-278. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.315-327.

Динамика фитоценозов, выражающаяся через необратимые, направленные, т.е. происходящие в определенном направлении, изменения растительного покрова, проявляющиеся в смене одних фитоценозов другими, называется сукцессией. Термин сукцессия происходит от латинского *successio* - следовать за кем-либо, за чем-либо. Необратимость и направленность изменений отличает сукцессию от флуктуаций.

Смены фитоценозов обстоятельно изучены в США Клементсом (Clements) 1904, 1905, 1916, 1928, 1936, цит. по Работнову, (1978), который создал систему представлений о сукцессиях, начиная с возникновения фитоценозов вплоть до образования устойчивых, самовозобновляющихся растительных сообществ. Значительное внимание сукцессии и их классификации уделяли В.Н.Сукачев (1954), П.Д.Ярошенко (1961), В.Д.Александрова (1964), А.А.Ниленко (1965), Б.А.Быков (1967, 1978), Т.А.Работнов (1978) и др.

Т.А.Работнов (1978) различает два типа сукцессий: первичные, начинающиеся с возникновения фитоценозов на субстратах, где ранее растительность отсутствовала, и вторичные - в местах, где ранее существовавшая растительность была уничтожена теми или другими факторами.

При первичных сукцессиях фитоценозы формируются на впервые возникающих субстратах, пригодных для заселения растениями (скальные породы, отложения водных потоков, золовые отложения, обнажающиеся дно морей и озер, освобождающаяся территория при отступлении ледников и т.д.).

Первичные сукцессии возникают на субстратах, различающихся по физическим и химическим свойствам, находящимся в различных климатах. Различают следующие процессы, происходящие в первичной сукцессии: образование субстрата, миграция растений, их приживание и агрегация, взаимодействие растений, изменение ими среды, смена фитоценозов.

Миграция - это поступление семян, спор и прочих зачатков растений путем переноса их из одного места в другое ветром, водой и другими агентами.

Приживание зачатков растений зависит от свойств экотопов и эколого-биологических свойств растений. Возникает агрегация растений из семян. На ранних этапах первичных сукцессий, когда растительность еще не сомкнулась, конкурентные взаимоотношения между

растениями не имеет значения. В дальнейшем, по мере увеличения сложности растительности, взаимоотношения между растениями начинают играть все большую роль для приживания молодых особей, возникающих на смену. Возникает фитогенетический отбор. При формировании фитоценозов А.П. Шенников (1964) предложил различать следующие состояния их сложения: раздельное, раздельно-групповое, смешанно-диффузное.

В процессе первичных сукцессий фитоценозов происходит изменение условий произрастания, экотоп. Формируется почва, усиливается взаимодействие между растениями. Экотоп превращается в биотоп.

Вторичные сукцессии возникают там, где в результате воздействия каких-либо внешних и фитоценозов факторов отсутствующий фитоценоз уничтожается и на его месте возникает новый. Как и при первичных сукцессиях, происходит смена фитоценозов в направлении к устойчивому фитоценозу-климаксу. Вторичные сукцессии существенно отличаются от первичных тем, что они начинаются в условиях уже сформировавшейся почвы, содержащей многочисленные микроорганизмы, опилки, семена, покоящиеся подземные органы растений, почвенную микробиоту, а иногда укоренившиеся растения и повзрослевшие животные (на лесных вырубках). Поэтому вторичные сукцессии протекают намного быстрее, чем первичные.

Вторичные сукцессии отличаются друг от друга в зависимости от места, направления, стадии формирования растительности, когда произошло нарушение растительности.

При вторичных сукцессиях смена фитоценозов идет в направлении к состоянию, близкому к исходному, существовавшему до нарушения. Однако димутация (восстановление) может не осуществиться (опыл почвы в результате эрозии, вырубка леса на склоне и др.).

Классификация сукцессий различна: авторами проводится по-разному. В связи с этим существует большое число классификационных схем и терминов (Александрова, 1964).

В.Н. Сукачев (1964) классифицирует сукцессии по причинам, их вызывающим:

- 1) сингенетические, сингенез;
- 2) эндогенетические, эндокогенез;
- 3) гологенетические, гологенез;
- 4) экзогенетические, экзокогенез;
- 5) филоценогенетические, филоценогенез.

Классифицирует сукцессии (смены) и по темпам их протекания:

1) катастрофические, внезапные - сплошная вырубка лесного фитоценоза, распахивание целины, уничтожение растительности пожаром и т.д.;

2) кратковременные, происходящие сравнительно быстро, - восстановление растительности на заброшенной пахотной, при нарушении растительности дуги или леса после выпаса пастбищ скота и др.;

3) длительные, требующие десятков и сотен лет, - смена временного березового леса еловым лесом на гарях или вырубках елового леса.

4) вековые смены, совершающиеся очень медленно, века, - эволюционные, филоценогенетические смены.

Рассмотрим более подробно виды сукцессий.

Сингенез в настоящее время понимается как процесс, происходящий не только при заселении растениями еще не покрытых растительностью мест или после уничтожения ранее существовавшей растительности, но и при внедрении в сложившиеся ценозы новых для них видов растений или животных. Происходящие при этом изменения можно отнести к сингенетическим сукцессиям. Такие смены получили широкое распространение в связи с хозяйственной деятельностью человека.

Внедрение в фитоценоз и массовое приживание особей новых видов возможно лишь при поступлении в ценоз достаточно большого количества семян (диаспор) соответствующего вида, а также наличие условий для успешного прорастания семян, приживания всходов, превращения их во взрослые растения. Сингенез возможен лишь в фитоценозах флористически или ценологически неполноценных в отношении видов, способных доминировать в данных условиях. Этот процесс легко осуществим в нарушенных фитоценозах в силу воздействия тех или иных факторов, в том числе в результате деятельности человека. Однако успешные инвазии возможны и в ненарушенных фитоценозах.

Различают ряд этапов сингенетических изменений: 1) период внедрения нового вида; 2) период максимального участия индигенного вида в максимальном воздействии на среду; 3) постепенного или резкого снижения его участия, иногда вплоть до полного исчезновения из фитоценоза.

Лекция 8. ЭНДОКОГЕНЕТИЧЕСКИЕ (АВТОГЕННЫЕ) СУКЦЕССИИ, ГОЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭКЗОКОГЕНЕТИЧЕСКИЕ (АЛЛОГЕННЫЕ) СУКЦЕССИИ, ФИЛОЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ.

Литература. Быхов В.А. Геоботаника. 3-е изд. перераб. Алма-Ата, 1978, с.173-178. Ворцов А.Г. Геоботаника, 2-е изд. испр. и доп. М., 1973, с.291-307. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с.132-135. Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978, с.276-283, 322-325. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.327-363.

Давно замечено, что растения, воздействуя на среду, изменяя ее в неблагоприятном для себя направлении, создают условия для вытеснения и разрастания других видов. В результате происходит смена существующего фитоценоза другим. Такой вид сукцессии получил название эндокогенетической (автогенной) сукцессии.

Эндокогенез происходит как при первичных, так и при вторичных сукцессиях. Примером эндокогенеза при первичных сукцессиях является формирование растительности на местах отступления ледника, при зарастании песчаных дюн (Работнов, 1978). При этом в почве постепенно накапливается азот и органическое вещество, снижается содержание карбонатов и pH. Эндокогенез происходит на фоне влияния внешних факторов, климатических условий.

Иначе происходит эндокогенез при вторичных сукцессиях (зарастание гарей, зацеливание распаханной степи). Совершенно иначе идет эндокогенез при зарастании водоемов, где растительность образует особые зоны (полосы) от периферии к центру водоема: зона маляковидных с преобладанием крупных осей и болотного разнотравья; зона гелофитов - водно-воздушных растений (камыш озерный, тростник, хвощ приречный); зона водных растений с плавающими на поверхности воды листьями (кувшинка белая, кубышка желтая); зона широколиственных растений - плавающего, пронзеннолистного, блестящего; зона полностью погруженных в воду растений (харовые, роголистник, узколистные рдесты - туполистный, Фриса); зона микрофитов (синезеленое, зеленые, диатомовые водоросли дна водоема). Зоны постепенно сменяют друг друга от периферии к центру озера до полного

исчезновения водоема, превращения озера в болото последовательно эвтрофного, мезотрофного и олиготрофного. Эндокогенез наблюдается при заболачивании леса на бедных подзолистых почвах с напочвенным покровом из зеленых мхов.

Гологенетические сукцессии растительности вызываются изменением климата, либо условий, связанных с геологическими процессами, происходящими на обширных пространствах (климатогенные и геоморфогенные сукцессии). Это всегда медленные по протяженности времени, вековые процессы.

Экзокогенетические, или экзогенные (аллогенные) сукцессии происходят под влиянием внешних по отношению к ним условий, включающих действие как природных факторов, так и деятельность человека. Они могут совершаться в течение длительного периода времени и охватывать большие территории (вековые голоэкзогенные смены, по Работнову, 1978), или совершаться в короткие сроки. В зависимости от действующего фактора среды экзогенные смены подразделяют на климатогенные (вызваны изменением климата), эдфогенные (изменением почвы), зоогенные (воздействие животных), паразитных растений и антропогенные (деятельность человека).

Климатогенные сукцессии вызываются изменениями климата. С помощью радиоуглеродного метода установлено, что за последние 10 тыс. лет на территории северной части Евразии происходили определенные изменения (Хотинский, 1971). В конце ледникового периода по периферии отступающего ледника растительность была представлена комплексом тундровых, лесных и степных ценозов (направление смещения зон по Гроссету, 1961). В это время степи далеко продвинулись в северном направлении.

Приблизно 10,3-10,5 тыс. лет тому назад климат был теплее и менее континентальный. Комплекс растительности претерпел изменение. Степи преобладали березовые и сосновые леса, а степи и тундры исчезли. В период 10-9,5 тыс. лет произошло похолодание - бореальный период - происходит расширение площадей березовых лесов и сокращение сосновых лесов. К северу продвинулись широколиственные породы. В атлантический период (потепление) произошло смещение к северу границы между лесной и тундровой зонами на 200-400 км к северу. Широкое распространение получили широколиственные леса. Суббореальный период (4,5-5 тыс. лет назад) отличался более холодным климатом. Произошло прекращение распространения широколиственных разрезов к северу и надвигание тун-

ды на лес. В субатлантический период (2,5 тыс. лет назад) существенных изменений не произошло. Но около 1 тыс. лет тому назад площадь еловых лесов сократилась и стали преобладать березовые и сосновые леса.

Эдифогенные сукцессии — это смены, вызванные изменениями в эдифотопе, могут быть как длительные на значительных территориях (вековые голоценогенетические эдифогенные сукцессии), так и в течение относительно короткого периода времени (локальные эдифогенные сукцессии).

Вековые голоценогенетические эдифогенные сукцессии связаны с процессами, изменяющими форму поверхности суши (горобразование, формирование гидрологической сети, понижение или повышение базиса эрозии при эпейрогенических колебаниях суши). Их часто называют геоморфогенными. Причина таких сукцессий — изменение гидрологического режима, местного или общего климата, условий для формирования почв и растительности.

Локальные эдифогенные сукцессии могут быть вызваны перемещением направления русла реки в пойме. Становится иным режим саливания и отложения аллювия.

Зоогенные сукцессии возникают при гибели растений-эдификатора фитоценоза — годы массового размножения некоторых фитофагов (отмирание сибирской сосны в результате объедания хвои гусеницами сибирского шелкопряда). В результате интродукции нового консортия-фитофага: уничтожение ондатрой тростника в озерах Варабы (Красовский, 1968). Залос в северо-восточные штаты США гриба *Endothia parasitica* привел к гибели не приспособленного к ней каштана (*Castanea doolbata*) в дубово-каштановых и дубово-гикориново-каштановых лесах и смена этих лесов дубовыми и дубово-гикориновыми (Работнов, 1978).

Сукцессии, вызываемые патогенными растениями, несомненно, имеют место в природных и культурных фитоценозах. Особенно наглядные примеры такого типа сукцессий агрофитоценозов при массовом распространении заразки и павильки.

Фитоценогенетические сукцессии в дополнение и формулировке В.Н.Сукачева (1954), сделанной Т.А.Работновым (1978), следует понимать как процесс подбора видов, способных существовать совместно, и выработки взаимоотношений между ними, включая взаимоотношения между фитотрофами и их гетеротрофами и автотрофными консортами. Этот процесс протекает длительное время, по В.Н.Сука-

чеву, в течение тысячелетий, десятков тысячелетий, а иногда — еще большего времени. Он связан с возникновением новых видов и новых внутривидовых таксонов. Фитоценогенез происходит на фоне многократных сукцессий (первичных и вторичных), в результате чего отбираются виды с разной стратегией жизни, способные входить в состав фитоценозов, характеризующих разные стадии первичных и вторичных сукцессий.

Лекция 11. АНТРОПОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ (СМЕНЫ ФИТОЦЕНОЗОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВЫРУБКИ ЛЕСОВ, ВОЗДЕЙСТВИЯ ОГНЯ, ОСУШЕНИЯ, ОТСЕЧЕНИЯ, СОЗДАНИЯ БОДОХРАНИЛИЩ, ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ, ВЫПАСА СКОТА, РЕКРЕАЦИОННЫЕ И ТЕХНОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ).

Литература. Быков В.А. Геоботаника. 3-е изд. перераб. Алма-Ата, 1978, с.178-182. Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. испр. и доп. М., 1973, с.291-307; Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1976, с.132-136; Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978, с.283-321; Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.363-374.

Деятельность человека является мощным фактором, влияющим на состав, структуру, продуктивность растительных сообществ, нередко вызывающим смену одних фитоценозов другими. Воздействие человека на растительный покров началось давно. Оно возрастает с ростом цивилизации. Характер влияния человека на растительность самый разнообразный по силе и кратности.

Смелые фитоценозов в результате вырубки лесов возникают на огромных территориях и являются вторичными сукцессиями. В зависимости от типа леса, размеров и способов рубок сукцессии протекают различно. В первые годы после уничтожения древостоя на вырубках хвойных лесов, как правило, разрастается трава, затем постепенно начинают внедряться мелколиственные деревья (береза, осина). Позднее других происходит внедрение чувствительной к позднелесенным заморозкам ели. За период 150-200 лет можно различать следующие стадии деградации лесов: травяную, мелколиственные деревья или сосны, внедрение ели, еловый лес. Деградации могут иметь другие направления при выпасе на вырубках оленей.

Воздействие огня играет большую роль в формировании сухопутной растительности земного шара. У ряда растений выработались приспособления к парнесению пожаров (мощное развитие коры древесных растений, способность быстро заживать гари иван-чаем, ижеми). Основная причина возникновения пожара естественным путем - молния, а также извержения вулканов, самовозгорание органических остатков. С момента овладения огнем человек нередко служит причиной пожаров по неосторожности или сознательно как средством увеличения площади и продуктивности кормовых угодий для сельскохозяйственных и промысловых животных. Огонь применяется для поддержания должного учета в лесах ценных древесных пород, положительно реагирующих на огонь. Так, в США, на юго-востоке увеличение доли сосны белотройной происходит под действием огня (Работнев, 1978). В то же время лесные пожары наносят большой вред лесному хозяйству. Под влиянием пожаров снижаются свои продуктивность луговые и степные фитоценозы. Пожары вызывают вторичные сукцессии растительного покрова в виде ряда преемственных деградационных стадий.

Осушение большого разнообразия типов болот и заболоченных лесов различной интенсивностью приводит к возникновению многочисленных сукцессий. Общее направление смен растительности - ее мезофитизация и автотрофизация. Степень этих процессов зависит от исходного состояния и интенсивности осушения. С годами мезофитизация обычно возрастает до определенного предела, гигрофитные растения постепенно сменяются мезофитами. Осушение ведет к улучшению роста древесных растений, формированию хорошо развитого травяного покрова из мезофитов и гигромезофитов с различной требовательностью к тропности (от олиготрофов до автотрофов).

Осушение травяных болот, используемых как сенокосы, ведет к мезофитизации и саваннованию травостоев с образованием ряда сукцессионных фитоценозов.

Орошение - это один из древнейших приемов, которым пользовался человек для повышения продуктивности природных кормовых угодий и возделываемых культур в регионах с аридным климатом. В результате орошения в пустынях созданы оазисы с высокопродуктивными агрофитоценозами. На месте растительности из ксерофитных трав, полукустарников и кустарников созданы луга, т.е. растительность из многолетних травянистых мезофитов. Неправильное орошение сопровождается заболачиванием или засолением. Последнее возникает в результате почвенного испарения воды, богатой солями, которая

поднимается по капиллярам из близко расположенного горизонта грунтовых вод.

В степных фитоценозах улучшение обеспечения растений водой приводит к мезофитизации растительности и замене ксерофитных растений мезофитами. В зависимости от исходного состава растительности, норм, сроков и способов полива, качества воды, особенностей использования при орошении возникают разнообразные фитоценозы. Смена фитоценозов происходит как в результате непосредственного влияния воды, так и из-за изменения конкурентных отношений между их компонентами.

Смены фитоценозов при создании водохранилищ в связи со оттоном тельством гидроэлектростанций имеют широкое распространение. При этом затопляются не только поймы, но и обширные площади внепойменных земель. Превращение сухопутных местополосений в водоемы приводит к гибели существующих здесь растений и формированию фитоценозов из гидрофитов или галофитов в более маловодных местах. Подтопление вызывает разнообразные изменения растительности в зависимости от исходного состояния и глубины залегания грунтовых вод. При близком залегании грунтовых вод подтопление приводит к заболачиванию (в гумидных областях) и засолению (в аридных). Большие изменения происходят в растительности пойм при плотинах в результате превращения или уменьшения длительности заливания поймы водами (осухоподливные, в низких районах - засоление).

Применение удобрений и возникающие при этом смены фитоценозов наиболее полно изучены на лугах. Установлено, что удобрения действуют на все компоненты луговых фитоценозов (автотрофы, гетеротрофы, почву, фитоклимат). Интенсивность влияния удобрений зависит от количества вносимых элементов минерального питания и от содержания их в почве до внесения удобрений. Влияние удобрений на луга проявляется через повышение урожайности и изменение структуры травостоя. Число побегов на единицу площади уменьшается, сомкнутость травостоя увеличивается. Изменяется численность и состав почвенных организмов. Значение удобрений изменяет взаимоотношения между видами трав и их симбиотическими и паразитическими консортами. Под влиянием удобрений происходит "мезофитизация" сухих и сырых лугов, вырождения мохового покрова. Выпас скота на пастбищах приводит к сукцессии раститель-

ности. Животные на пастбищах поедают растения различных жизненных форм: деревья и кустарники (листья и молодые побеги), кустарнички и полукустарнички, травы, лишайники (наземные и эпифитные). В зависимости от вида выпасаемых животных, особенностей растительного покрова, сезона то одна, то другая группа растений поедается скотом наиболее интенсивно. Изменения фитоценозов под влиянием выпаса Г.Н. Высоцкий (1915) назвал "пасторальной", а затем "пасквальной" депрессией. Сейчас обычно говорят о пастбищной депрессии. Скот оказывает различное влияние на растительность (поедает надземные органы, вытаптывает растительность и почву, откладывает экскременты). Все это влияет на растения, прямо и косвенно и зависит от вида выпасаемых животных, их количества, продолжительности и способа выпаса, от растительности и почвы. В литературе описаны примеры пастбищной депрессии растительности (Пачоский, 1917; Коземникова, Трулевич, 1977; Высоцкий, 1915).

Рекреационные сукцессии возникают в зеленой зоне вокруг крупных населенных пунктов и городов. Они используются для отдыха населения. Изменения растительности при этом получило название "рекреационных депрессий" (Коземникова, 1972). Они сходны с пастбищной депрессией (вытаптывание, травмирование растений, уплотнение почвы и т.д.). Фитоценозы изменяются, образуя ряд депрессий.

Техногенные сукцессии растительности вызываются продуктами индустрии. В воздух выбрасывается большое количество газообразных, жидких, твердых отходов промышленности, которые изменяют воздушный бассейн, загрязняют почву. Многие газообразные вещества (SO_2 , HF , NO , CO) и твердые частицы (тяжелые металлы) оказывают непосредственное влияние на растения. Сернистый ангидрид (SO_2), растворившись в воде атмосферных осадков, сильно подкисляет их (рН до 4,0 и ниже) и затем подкисляет почву. Ежегодно в атмосферу поступает 120 млн. т SO_2 (Duvigneaud, 1974, по Работис-у, 1978), который отрицательно влияет на лишайники, вечнозеленые деревья, кустарники и кустарнички, вызывая депрессию фитоценозов.

Радиоактивное излучение по мере увеличения их интенсивности приводит к гибели растений в следующем убывающем ряду: сосны, дуб, кустарнички, травы, лишайники, мхи.

Лекция 10. УСТОЙЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ. СЕРИЙНЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ И КЛИМАКСЫ

Литература. Миркин В.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с. 137-146; Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с. 374-382.

Каждому фитоценозу характерны не только изменчивость и смена, но и устойчивость, т.е. способность сохраниться в достигнутом состоянии в течение более или менее продолжительного времени.

По степени устойчивости фитоценозы довольно разнообразны. Устойчивость фитоценозов обусловлена следующими, по А.П. Шенникову (1964), факторами:

1. Устойчивость общих физико-географических условий экотопа; климатических, топографических и эдафических;
2. Многолетность компонентов фитоценоза;
3. Обеспеченность семенного возобновления растений в фитоценозе;
4. Полная флористическая насыщенность фитоценоза, возможной при местной флоре на данном экотопе;
5. Отсутствие в местной флоре других потенциальных компонентов фитоценоза;
6. Наиболее полный обмен веществ между фитоценозом и средой. Так, наиболее устойчивыми являются лесные фитоценозы из оли, неустойчивыми — растительные сообщества из однолетних.

По степени устойчивости фитоценозы можно разделить на три группы:

1. Максимально устойчивые при данном климате, сменяемые в процессе вековых смен, наиболее полно сформированные фитоценозы;
2. Длительно-временные, быстрее сменяемые;
3. Кратко-временные, наиболее быстро сменяемые, наименее устойчивые.

Кратко- и длительно-временные фитоценозы в своем развитии сменяются максимально устойчивыми. Такие фитоценозы Сервандер назвал заключительными, а в русской геоботанике их давно называют коренными, первобытными. В США они получили название климаксовых (зрелых) сообществ. Совокупность ценозов, сменяющих друг друга в

направлении и климату, составляет серию. Таким образом, различные серийные фитоценозы, сменяющие друг друга в процессе сукцессии, и климаксовые, преобладающие, по Кlementsу, заключительный этап сукцессии.

История учения о климаксе дана В.Д. Александровой (1969) и Х.Х. Трасом (1976). Развитие учения о климаксе последнего десятилетия рассмотрено В.М. Миркиным и Г.С. Розенбергом (1978). Концепция климакса прошла три этапа развития, которым соответствуют распространение идеи монотипического, ациклического поликлиматического и климаксо-континуума.

Начало периода климатического монотипического идет от конца прошлого столетия (Р. Хульке, Э. Варминг, Х. Кауло). Апогей концепции связан с работами Ф. Кlementsа. Сутью концепции климатического монотипического Уиттекер (1974) сводит к четырем положениям (устойчивость, преобладание, конвергенция и аналогия организмов). Позже Кlements допуская все большее число отклонений от главного климакса, вводит дополнительные климаксы. Субклимакс - близок к климаксу, он имеет перейти к нему по устранению фактора, мешающего и его переходу (пример растительности речных пойм, переходящих в климакс после выхода из фазы заливания). Дисклимакс - нарушение климаксовых сообществ (например, пастбища). Экотрансформальная растительность (лес и степь или степь - лесу) выделяется в преклимакс и постклимакс, а все климаксы, вместе взятые, объединяются в панклимакс.

Второй период датируется 30-ми годами и характеризуется падением авторитета концепции монотипического. Три признака (устойчивость, преобладание и конвергенция) оказались несопряженными. Поэтому на смену представлению о возможности абсолютной конвергенции и сходным сообществам растительности сданных обозначений, несомненно, зарастающих оврагов и т.д. пришли более реалистические положения о существовании многих климаксов, выражающих конкретное взаимодействие местных фитоценозов и климата данной территории. Из трех положений теории Кlementsа вторичный поликлимакс замещали только первое - устойчивость.

Третий этап, открытый работами Р. Уиттекера (1963), характеризуется дальнейшим развитием концепции поликлиматического. Если раньше на позиции непрерывности растительности с условиями границ между конкретными фитоценозами, а значит, и между климаксовыми сообществами, то приходим к положению, когда в каждой точке будет

существовать свой климакс, постепенно переходящий в соседние.

Уиттекер (1974) дает классификацию типов климакса в зависимости от их устойчивости, а устойчивость рассматривается как функция двух показателей: времени генерации доминантов и продолжительности циклов изменений условий среды.

1. Аклимакс. Время генерации доминантов меньше, чем цикл изменений условий среды, флуктуации сообщества беспредельны, климаксовые и серийные сообщества неразличимы (например - планктон).

2. Циклоклимакс. Цикл генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Климакс может быть охарактеризован главными доминантами-однолетниками; серийные сообщества от него неотличимы (сообщества однолетников в пустыне).

3. Катаклимакс. Генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями среды, уничтожающими растительность (пожары, зносы и т.д.). Климаксовые и серийные сообщества в большей или меньшей степени различимы.

4. Суперклимакс. Генерация доминантов длительная; изменения среды незначительны. Биомасса низка, популяции растений более или менее стабильны, но серийные сообщества неотличимы от климаксовых (пример - тундра).

5. Эуклимакс. Генерация доминантов длительная, изменение состава доминантов в ходе сукцессии более или менее непрерывно, биомасса высока. Серийные сообщества хорошо отличимы от климаксовых (пример - сукцессия, приводящая к развитию лесной растительности).

Климаксовые сообщества - это сообщества, которые находятся в состоянии замедленной сукцессии, но не ее полного прекращения.

Лекция II. КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ. ФИЗИОНОМИЧЕСКИЙ ПОДХОД К КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ. ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ (ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ) ЕДИНИЦЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА.

Литература, Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978, с. 73-101.

Явления непрерывности и дискретности растительного покрова находятся в диалектическом единстве, что показано в работах В.Д. Александровой (1966, 1969); (Александрова, 1973).

Относительность континуума растительного покрова обсуждается в работах А. Кухлера (Kuchler, 1973), Г. Ярантона, Р. Морисона (Yarranton, Morrison, 1974; цит. по Мирину и Розенбергу, 1978). Дискретность достигает максимума в бореальных лесах (мало сильных эдификаторов) и минимума — на лугах (много слабых эдификаторов) и в тропических лесах (много сильных эдификаторов). Единство непрерывности и дискретности растительного покрова позволяет проводить операции по классификации растительности. Но вопрос об объективности классификации растительных сообществ все еще остается дискуссионным.

Р. Уиттекер (1962) указывает на сложность проблемы классификации. Он (Whittaker, 1962, 1973, 1975) считает любую классификацию искусственной.

Сторонники школы Я. Браун-Бланке считают возможным построение естественной классификации. В. М. Мирин и Г. С. Розенберг (1978) считают, что обе высказанные точки зрения имеют свои аргументы и контраргументы и склонны рассматривать естественность классификации растительных сообществ как некий предел, к которому, совершенствуя технику классификации, можно приблизиться, но не достигнуть.

Все разнообразие классификаций растительности, как показал Уиттекер (1962), можно свести к двум основным направлениям: флористическому, когда критериями выделения единиц являются виды независимо от их количества (доминирования) и физиономическому, когда в качестве критериев выделения таксономических единиц при меняются физиономические признаки сообщества — соотношение видов разных жизненных форм и доминанты.

Флористический подход к классификации растительности возник в ряде научных направлений, но наибольшего развития достиг среди последователей Я. Браун-Бланке, известных в современной литературе под названием сигматистов (от *stigma* — начальных букв названия института, созданного Браун-Бланке). Флористические классификации возникли при работе с травянистой растительностью, где слабо выражены доминанты, значительно влияние человека и сильно проявляется изменчивость физиономии в течение сезона и в годам. Поэтому Р. Уиттекер все флористические направления называет общим, противопоставляя его северному, доминантному, связанному с работами исследователей северных лесов.

Близкие к Я. Браун-Бланке взгляды в СССР высказал Л. Г. Ра-

менский (Раменский и др., 1966), предлагавший классифицировать растительность по доминантам, к которым он относил виды-индикаторы условий среды у границ экологического ареала. Н. С. Погребняк (1965), повторяя взгляды А. Кухлера (Kuey, 1973), заложил основы классификации по видам-индикаторам для лесной растительности. Но наибольшего развития идея флористической классификации растительности достигла у сигматистов. В. М. Мирин и Г. С. Розенберг (1978) на основе анализа обзора В. Вестгофа и Е. Маареля (Westhoff, Maarel, 1973) подробно раскрывают сущность принципов и методов флористической классификации растительности.

Классификация сторонников Браун-Бланке наиболее разработана, пользуется широким распространением и получила высокую оценку противниками концепции дискретности (Whittaker, 1962, 1973; McIntosh, 1967; Келенков, 1974; цит. по Мирину, Розенбергу, 1978). Сейчас она разрабатывается и совершенствуется (Salmon, 1969; Pausberg, 1964; Pausberg, 1967; Pausberg et al., 1968; Shubert, 1975; Jurko, 1973; цит. по Мирину, Розенбергу, 1978).

Работы школы Браун-Бланке привлекали внимание советских исследователей: Карамышеву (1967); Рясину, Новикенко (1968); Александрову (1969), Федорчука, Дыренкова (1975); Мирина и Розенберга (1978) и др. и могут быть использованы при классификации растительности.

Выделение ассоциаций по доминантам, а высших единиц по жизненным формам имеют истоки в работах геоботаников северных стран — Скандинавии, России, США.

На сегодня выделение крупных единиц растительности для показа на маломасштабных картах практикуется во всем мире (Грибова, Исаченко, 1972), но выделение ассоциаций по доминантам распространено преимущественно в СССР, хотя на III Всесоюзном совещании по классификации растительности в Ленинграде (1971) большинство высказалось за использование флористических критериев классификации.

Система синтаксономических единиц физиономической классификации включает ассоциацию, группу ассоциаций, класс ассоциаций, форму, группу формаций, класс формаций и тип растительности. Основными являются: тип растительности, формация и ассоциация.

Физиономическое понимание ассоциации приблизительно к

травяной растительности было предметом острой критики Л.Г. Раманского (1962) и Х.А. Трасса (1966, 1966).

В природе можно выделять не только контуры фитоценозов, но и сочетаний фитоценозов. Надфитоценозическими хорологическими (территориальными) единицами растительного покрова являются: микрокомбинации, мезокомбинации, макрокомбинации и мегакомбинации (Прибова, Исаченко, 1972).

З.В. Карышева, Е.И. Рачковская (1962, 1968) для сопряженных по связующему фактору сочетаний фитоценозов предложили выделять комплексы, ряды и серии. К комплексы — сочетания и чередование пятен различных фитоценозов. Ряды — более или менее четко выраженные полные структуры с постепенным падением градиента фактора среды (поиса в горе). Серии — сочетания фитоценозов, представляющие одновременно сукцессионные фиксированные в пространстве звенья сукцессии (поля зарастающего сенокоса).

Сочетания фитоценозов объединяются в таксономические категории: тип микрокомбинаций, группу типов микрокомбинаций, тип мезокомбинаций, группу мезокомбинаций, тип макрокомбинаций при картировании растительности.

Лекция 12. ТЕХНИКА КЛАССИФИКАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ

Литература. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1979, с. 101-114.

При классификации фитоценозов лесной растительности используется доминантный принцип. Сходные по доминантам в каждом ярусе описания лесных фитоценозов объединяют в сводную таблицу. Сравнительный анализ описаний фитоценозов позволяет выделять ассоциации. В дополнение к этому методу нередко используют идеальные индикаторные виды ассоциаций.

Техника классификации Л. Раун-Бланка чаще применяется для выделения ассоциаций травянистой растительности и состоит из двух этапов — синтетического и синтаксономического. Она подробно описана Б.М. Миркиным и Г.С. Розенбергом (1978). По последовательности операций и содержанию эти этапы совпадают, но в первом случае исходным материалом является сводный список (матрица), где по столбцам располагаются описания конкретных сообществ, а по строкам — виды. Во втором случае ищутся фитоценозы, заменяемые

фитоценозами: обобщенными типами растительных сообществ, которые еще не получили синтаксономической оценки. Оба этапа сочетают индуктивные и объективные (принудительные, моменты, причем при синтаксисе описательный анализ роли интуиции ("те-та") особенно велика. Метод обработки сводных списков по Раун-Бланку описан Х. Заленбергом (Lilienberg, 1966; цит. по Александровой, 1969) и модифицирован Б.М. Миркиным и Г.С. Розенбергом (1978).

Сводный список включает описания сходных миксобиотических и не должен превышать 100 описаний. Наличие большого разнообразия сообществ и их количество увеличивает сводную таблицу и делает ее мало удобной. Порядок видов и описаний может быть случайным, но желательно его с самого начала унифицировать.

Предварительный порядок строк и столбцов, если он удачно выбран, то ускоряет процесс обработки.

После составления сводного списка (сводной таблицы) и установления процента встречаемости видов выполняется следующая операция:

1. Классификация строк (видов). Все виды делятся на информативные (то есть с высокой, свыше 70% и низкой, ниже 10% встречаемости) и "подозреваемые" в информативности (виды средней встречаемости). Среди "подозреваемых" на информативность видов путем сопоставления строк (для этой цели список разрезает на ленты) отбираются диагностические группы. Таким образом составляется активная таблица. Оставшиеся строки вместе с ранее отбракованными видами низкой и высокой встречаемости образуют пассивную таблицу.

2. Классификация столбцов (описаний). Сводный список разрезается по столбцам, и по сопоставлению разных диагностических групп видов каждое описание относится к тому или иному типу фитоценоза. При этом наряду с типичными фитоценозами (преобладает одна группа) могут выделяться экотипы (соучаствуют несколько групп видов) фитоценозы. Преобладающей считается группа, которая представлена в два раза большим числом голосов, чем прочие. Голоса устанавливаются в зависимости от размеров диагностического блока. Если в одном блоке три вида, а в другом — шесть, то каждый вид меньшего блока имеет два голоса, а виды большего — по одному голосу. Введение числа голосов является элементом модификации Б.М. Миркина и Г.С. Розенберга (1978). Числовые поправки к реальным весам групп позволяют выразить их объем. Некоторые значимые эко-

логические факторы видятся в небольшом числе видов.

Затем изменяют порядок столбцов в активной части таблицы. Аналогичные перемещения делают и в пассивной части сводной таблицы. Обе части таблицы складывают и строят синтаксономическую таблицу - для каждого вида определяют класс постоянства и интервалы его покрытия.

Синтаксономический этап обработки имеет задачу дать новый вариант порядка строк и столбцов, при котором виды со сходной ролью в сходных фитоценозах оказались бы рядом, а затем оценить эти группы. Здесь также приходится пользоваться ножницами и клеем: и проводить разрезание списка по строкам и столбцам. Синтаксономический анализ завершает это вторичное упорядочение и имеет в основе такт исследователя: предстоит решить вопрос о ранге разных наметившихся групп и их наименовании, т.е. выделение по диагностическим блокам синтаксоны могут быть названы неоднородно, и какому из блоков отдать предпочтение в его отражении номенклатурой - это уже порой дело вкуса, подкрепленного хорошими знаниями ботанико-географических закономерностей, экологии и фенологии видов.

Б.М.Миркин и Г.С.Розенберг (1978) приводят алгоритмы классификации растительности с использованием ЗМ: алгоритм Д.Гудала - нормальный анализ сопряженностей; алгоритм В.Р.Чайлса и Д.Ламберта, алгоритм В.И.Васильевича и В.Н.Норина, "блок-метод", "скопление-4".

Б.М.Миркин и Г.С.Розенберг (1978) провели оценку эффективности некоторых методов классификации и пришли к выводу, что на сегодняшний день наиболее универсальным остается метод И.Браун-Бланке, который, несмотря на все интуитивные посылки, дает результат, подтверждаемый строгой и трудоемкой статистикой. Метод В.Вильямса - Д.Ламберта имеет крайне ограниченное практическое применение. Для репрезентативных данных небольшого объема (250-300 описаний) можно использовать алгоритм В.И.Васильевича - В.Н.Норина с модификацией Б.М.Миркина с соавторами. Для большого числа описаний можно использовать "блок-метод".

Лекция 13. АССОЦИАЦИЯ - ОСНОВНАЯ ЕДИНИЦА КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ. НАЗВАНИЕ АССОЦИАЦИИ. ИЕРАРХИЧЕСКИЕ И ОРДИНАЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Литература. Битков В.А. Геоботаника. 3-е изд., перераб. Алма-Ата, 1978, с.231-261; Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд., испр. и доп. М., 1973, с.308-332; Работнов Т.А. Фитоценология, М., 1978; с.326-336; Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964, с.364-413.

Основной единицей классификации растительных сообществ является ассоциация, которая на Брюссельском Международном ботаническом конгрессе в 1910 г. получила следующее определение: ассоциация - растительное сообщество определенного флористического состава, представляющее однородную фитоценозу и произрастающее в одинаковых условиях обитания. Это определение ассоциации имело один крупный недостаток - не оговорена мера объема понятия "определенного флористического состава" и "определенные условия среды". Поэтому разные геоботанические школы дали свои трактовки объема основной классификационной единицы.

В СССР распространено представление об ассоциации как типе фитоценозов. Как к одному виду растений относятся все особи, сходные по существенным признакам, отделившиеся от некоторых отличий, так и в одну ассоциацию объединяют фитоценозы по их общим признакам, отделившись от частных, свойственных каждому фитоценозу. Поэтому следует различать конкретные фитоценозы, какими они существуют в природе, и ассоциации, к которым мы их относим. К одной ассоциации относятся фитоценозы сходного (по доминантам, субдоминантам и индикаторным видам) состава и структуры, отрицающих сходство взаимоотношений между растениями в данных сходных условиях существования. Вязание по этим признакам ценны сходные физиологические и динамические (сходство амплитуды сезонных и равногодных изменений, сходное по значению в сукцессионных рядах, сходная реакция на внешние стихийные и антропогенные воздействия).

Т.А.Работнов (1978) показал, что выделять ассоциации только по доминантам нецелесообразно. У многих исследователей сформировалось представление, что при выделении ассоциаций надо учитывать не только доминанты, но и ряд других признаков фитоценозов. Он указывает 12 таких признаков. В последние годы в СССР разрабатываются

методы выделения ассоциаций, в которых наряду с доминантами принимаются во внимание группы видов, характеризующие более точно ценоотические условия и особенности экотопа. Эти виды получили различные названия: эколого-ценотические группы (Лукичева, Сабуров, 1971), биоэкогруппы (Алала-Шиндлене, 1971; Сабуров, 1972), детерминантные виды (Миркин, 1971), которые лучше назвать индикаторными видами.

В нашей стране в пределах ассоциаций принято различать их экологические варианты — субассоциации (Сукачев, 1928). По Шенникову (1964), можно выделять климатогенные, эдафогенные, региональные и сукцессионные субассоциации.

В СССР используют два способа наименования ассоциаций. Первый способ включает латинское родовое название вида, доминирующего в господствующем ярусе с добавлением к его корню суффикса — *-etum* (*Pinetum*, *Pinus* и т.д.) с добавлением второго слова, образованного из латинского родового или видового названия доминанта или доминантов подчиненных ярусов путем прибавления к его корню или к их корням суффикса — *-etum* (*Sphagnetum* от *Sphagnum*, *Myrtillorum* от *Myrtillus* и т.д.). Если в господствующем ярусе преобладают два вида, то оба используются в названии ассоциации, соединяясь знаком плюса, например, *Piceeto-Quercetum*. То же относится к образованию второй части названия ассоциации, например, *Pinetum-callunoso-cladoniaeum* (основной лес с ярусом из вереска — *Calluna* и напочвенным покровом из видов *Cladonia*). Возможно введение в название ассоциации не только родовых, но и видовых названий растений: *Pinetum sylvestris-alpestris-cladoniaeum* (основной лес из *Pinus sylvestris* с напочвенным покровом из *Cladonia alpestris*).

Для обозначения субассоциаций к названию ассоциации добавляется название растения, характеризующего субассоциацию, например, *Myrtillum sphagnetum subass. caricetum*, *Myrtillum sphagnetum subass. agrostoidetum caninae* и др. (Шенников, 1964).

Второй способ, используемый в скандинавских странах, введенный в СССР В.В.Алексеевым, состоит из перечисления латинских названий растений, доминирующих в отдельных ярусах, разделенных знаком плюса и знаком плюс, если в один ярус входит два доминанта: *Pinus sylvestris-Vaccinium vitis-idaea-Pinguicula schreberi*, *Picea abies-Quercus robur-Carex pilosa*.

В иерархии таксономических единиц в СССР вслед за ассоциацией принято выделять группу ассоциаций, формацию, группу формаций, класс формаций и тип растительности. Основными таксономическими единицами принято считать ассоциацию, формацию и тип растительности. Т.А.Работнов (1978), Х.Х.Траасс (1965) показали экологическую неоднородность формации (или обихованной, селлерии голубой, аутки чернистой, тростника обихованного и др.).

Ассоциации в понимании сторонников Браун-Бланке являются достаточно крупными, выделяются по комбинации диагностических видов. Ассоциации объединяются в следующие ступени синтаксономической иерархии — союзы, порядки и классы с использованием специальных окончаний: — *classis*, — *ordo*, — *classis*, — *ordo*, — *classis* ассоциация с указанием автора и года. Ассоциации подразделяются на субассоциации (окончание — *-etum*), варианты и фации.

Термин "ординация" введен Гудоллом (Goodall, 1954, цит. по Работнову, 1978). Он возник из названия (на немецком языке) одной статьи Л.Г.Раменского ("Ordnung von Pflanzen..."). Ординация состоит в размещении изучаемых фитоценозов в двухмерной или многомерной системе координат. Разделение осей координат может быть проведено на основе данных об экотопе (высота над уровнем моря, pH, содержание легкорастворимых солей, тумуса и т.д.) или по составу растительности. При проведении ординации растительности района изучаемые фитоценозы по своим свойствам и признакам или экотопу размещают в соответствующей системе координат.

Метод ординации можно использовать для установления и показа экологических связей между выделенными типами фитоценозов или их единицами растительности. Примером является эдафо-фито-ценотические ряды типов леса В.Н.Сукачева.

Лекция 14. КАРТИРОВАНИЕ И КАРТИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Литература. Быхов В.А. Геоботаника. 3-е изд., перераб. Москва-Алматы, 1978, с.226-230.

Первые карты растительного покрова нашей страны составлены в конце прошлого столетия Г.И.Танфильевым и С.И.Коржинским. После Великой Октябрьской социалистической революции в нашей стране был достигнут значительный прогресс в области картографирования. Русские геоботаники одним из первых начали составление листов между-

перодической геоботанической карты масштаба 1:1000000. Эту работу в самом ее начале возглавил И.И.Кузнецов. Позже было издано много различных карт, среди которых наиболее важной была геоботаническая карта СССР масштаба 1:4000000 (1966) под редакцией Е.М.Лавренко и В.Б.Сочава.

Геоботанические карты по степени детальности и масштабу делят на четыре разряда:

- 1) мелкомасштабные карты, масштаб 1:500000;
- 2) среднемасштабные, масштаб 1:300000-1:100000;
- 3) крупномасштабные, масштаб 1:50000-1:10000;
- 4) детальные карты и планы, масштаб 1:5000-1:500.

На карты различного масштаба наносятся и различные категории растительного покрова. Отдельные фитоценозы могут быть нанесены только на карты детальные и крупномасштабные. Общепринято наносить на мелко- и среднемасштабные карты так называемый восстановленный растительный покров и лишь на крупномасштабные - современный растительный покров со всеми теми изменениями, которые внес в этот покров человек своей интенсивной деятельностью. Ускоряющийся научно-технический прогресс, расширение территорий культурных ландшафтов приводят к изменению растительности в еще больших масштабах и выдвигают перед картографией новые задачи.

По своим задачам и содержанию все геоботанические карты Е.А.Вукса (1978) подразделяет на несколько классов, важнейшие из которых следующие:

карты, дающие информацию об особенностях растительности на основе обычной, чаще всего фитоценозической ее классификации, которой соответствует легенда, раскрывающая содержание карты; карты, дающие ту же информацию с использованием генетической, или географо-генетической классификации, которой соответствует построения легенды; карты, связанные с информацией о частных особенностях растительного покрова (коровые, лесные), карты растительных ресурсов, антропогенные карты.

Способы картирования растительного покрова различны.

Детальную съемку фитоценозов и их классификаций осуществляют обычно пикетажным способом, т.е. с предварительной разбивкой территории на квадраты (устиковой сеткой, а по границам пикетируемой территории - реперов).

Крупно- и среднемасштабные съемки проводят с использованием топографических карт. При этом наиболее распространен прием - геоботаническая съемка параллельными маршрутами, которая предварительно наносит на топографическую карту с учетом условий рельефа, однородности или неоднородности растительности. Геоботаник должен в совершенстве владеть компасом или буссолью и хорошо ориентироваться на местности. Расстояние между параллельными маршрутами при детальной съемке составляет 5, 10, 20, 50 м (соответственно М 1:250, 1:500, 1:1000, 1:2500). При крупномасштабном картировании расстояние между параллельными маршрутами равняется 100, 200, 500, 1000 м (соответственно М 1:5000, 1:10000, 1:25000, 1:50000).

Среднемасштабное картирование ведется путем проложения маршрутов на расстояние 2, 5, 7,5 км (соответственно М 1:100000, 1:200000, 1:300000).

При картировании в настоящее время широко используется аэрофотосъемка. Обычно ее ведут в крупном масштабе (1:10000, 1:25000). Для этой цели применяют специальные фотоаппараты, фотоаппараты с фотоматериалами (мелкозернистые, ортохроматические и палочко-математические пленки, светофильтры). Опытный геоботаник с помощью специального стереоскопа может различить на аэрофотоснимках не только контуры растительного покрова, но и виды древесных растений, определить бонитет древесных насаждений, распознавать одиночные деревья, видовой состав. В воздухе геоботаник не может ключевые участки для наземного исследования.

Кроме обычного черно-белого аэрофотографирования применяют и цветное. Особенно перспективна спектрально-цветная съемка с использованием пленок с двумя (инфракрасным и красным) или даже тремя светочувствительными слоями. Они обладают высокой разрешающей способностью и более точно дешифрируются.

Техника составления геоботанической карты сводится к сканированию фотографий и получению из них аэрофотопланиметров, и перенесению затем ситуации с таких планшето на обычные планшеты с привязкой их к точкам геодезическим пунктам. Существует специальное руководство по аэрофотосъемке и аэрофотографическому дешифрированию (Коншин, 1949; Самойлович, 1963; Виноградов, 1966 и др.).

Более мелкие карты составляются путем генерализации, т.е. обобщения близких по содержанию контуров с соседними и соответствующей генеральной легенды.

Приемы картографической работы подробно описаны в специальных руководствах (Салищев, 1966; Полевая геоботаника, т. IV, 1972).

СОДЕРЖАНИЕ

Лекция 1. Экология фитоценозов. Влияние на растительность физико-географических условий (климата, рельефа, почво-грунтов). Биологически равноценные местообитания	3
Лекция 2. Влияние растительности на среду. Статовой, тепловой, воздушный, водный, солевой режимы фитоценозов. Оценка среды по видам-индикаторам, растительным ассоциациям-индикаторам и индикаторным группам.....	6
Лекция 3. Биотические факторы фитоценозов	10
Лекция 4. Антропогенные факторы фитоценозов. Охрана растительного покрова	14
Лекция 5. Продуктивность фитоценозов	17
Лекция 6. Суточная, сезонная, многолетняя и возрастная изменчивость фитоценозов	20
Лекция 7. Динамика фитоценозов. Первичные и вторичные сукцессии. Классификация сукцессий. Сингенез	22
Лекция 8. Экоэкогенетические (автогенные) сукцессии, гологенетические и мезоэкогенетические (аллогенные) сукцессии. Филоценогенетические сукцессии	26
Лекция 9. Антропогенные сукцессии (смены фитоценозов в результате вырубки лесов, воздействия огня, осушения, орошения, создания водохранилищ, применения удобрений, выпаса скота; рекреационные и техногенные сукцессии	29
Лекция 10. Устойчивость фитоценозов. Серийные фитоценозы и климаксы	33
Лекция 11. Классификация фитоценозов. Флористический подход к классификации растительности. Территориальные (хорологические) единицы растительного покрова	36
Лекция 12. Техника классификации фитоценозов	38
Лекция 13. Ассоциация - основная единица классификации растительности. Название ассоциаций, иерархические и ординационные системы растительности	41
Лекция 14. Картирование и картографирование растительного покрова	43
Литература	47

Литература

- Байков Б.А. Геоботаника. 3-е изд., перераб. Алма-Ата, 1978.
 Вернов А.Г. Геоботаника 2-е изд., испр. и доп. М., 1973.
 Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978.
 Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.
 Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964.

Леонид Михайлович Сапегин

Текст лекций по спецкурсу "Геоботаника"

Часть II

Редактор Е. Ф. Зайцева

Подписано к печати 12.05.1963 г. Формат 60х84 1/16. Бумага
писчая № 1. Печать офсетная. Усл.п.л. 2,6. Уч.-изд.л. 2,2.
Тираж 200. Заказ 165. Цена 9 к.

Отпечатано на роталпринте ГТУ, г.Гомель, ул.Советская, 104.