В. В. ПЛОТНИКОВ

ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В. В. ПЛОТНИКОВ

ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1979

УДК 581.55:56.017

Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.

На современной методологической основе на фоне эволюции основных физиологических структур и функций, а также видов и биосферы в целом рассматриваются становление и развитие форм приспособления растительных организмов к условиям жизнедеятельности в сообществах. Автор приходит к формулировке содержания пяти этапов усложнения структурно-функциональной организации сообществ от фототрофных бактерий и вирусов, через первобытный покров суши и леса карбона и перми до элементов современной растительности.

Книга предназначена для широкого круга читателей.

Табл. 28, ил. 61, библ. 400 назв.

Ответственные редакторы:

доктор биологических наук
член-корреспондент АН СССР Б.П. КОЛЕСНИКОВ,

кандидат биологических наук
Л.Ф. СЕМЕРИКОВ

П $\frac{21001-116}{055\ (02)-79}$ 833 – 79, кн. 2. 2 001 000 000

© Издательство "Наука", 1979 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая вниманию читателей книга не является сводкой. Она родилась как результат самостоятельного исследования, проделанного на стыке нескольких комплексных отраслей естествознания. В качестве узкого специалиста имея дело с лесными сообществами — сложнейшими по своей структурно-функциональной организации биологическими макросистемами суши — я все чаще задавался вопросом: каким путем выработались столь грандиозные по своим пространственно-временным параметрам и насыщенные в видовом отношении системы. Овладев же хотя и грубыми, но вполне объективными методами исследования структуры древостоев, я не смог удержаться от попыток испытать эти методы на других объектах. Результаты оказались любопытными. Так возникла идея рассмотреть структуру сообществ как систему надорганизменного уровня в эволюционном плане. Насколько я могу судить, подобная попытка даже в мировой практике предпринимается впервые, хотя актуальность разработки этого аспекта эволюционной теории вполне назрела.

Я отчетливо сознаю, что в большинстве затрагиваемых мной проблем навсегда останусь дилетантом. Недостаток специальных знаний часто заставлял меня пользоваться лишь популярными или широко известными научными литературными источниками. От этого многие мои рассуждения в глазах специалистов могут выглядеть либо банальными, либо предельно упрощенными. С другой стороны, сама логика исследования вынуждала вводить во все построения ряд условностей и ограничений. Так, в большинстве случаев приходилось пренебрегать экологическими факторами жизнедеятельности исследуемых сообществ и их фрагментов.

За редкими исключениями внимание было сосредоточено на автотрофных компонентах сообществ, зоокомпоненты практически вообще не упоминаются. Более того, центральным объектом анализа сплошь и рядом оказались либо доминанты, либо одно-, двухвидовые структурно обособленные элементы сообществ (синузии, парцеллы, ярусы и т. д.). В конкретных построениях часто приходилось пользоваться случайными фактическими материалами, найденными в литературе, обрабатывая их заново в собственных интересах. Есть люди, которые

находят в этом своего рода "криминал", другие относят данное обстоятельство к достоинствам работы, но не мне судить.

Нисколько не претендуя на исчерпывающее освещение проблемы, я расцениваю свой труд как эскиз, как неизбежно субъективный набросок основных контуров одного из перспективных разделов эволюционной фитоценологии (геоботаники), как попытку заинтересовать специалистов вопросами относительно девственной области исследований. Я не стремился уклониться от обсуждения многих дисскуссионных моментов, и все критические замечания будут восприняты мной с искренной благодарностью.

Горячую признательность должен выразить Б.П. Колесникову и Л.Ф. Семерикову за их тяжелый труд по редактированию рукописи, а также А.Т. Мокроносову, В.С. Ипатову, В.И. Василевичу и Г.Г. Левину, оказавшим плодотворное влияние на постановку и ход исследования.

ВВЕДЕНИЕ

Объяснение происхождения и эволюции жизни на Земле было и остается центральной проблемой естествознания. Эволюционная теория Ч. Дарвина раскрыла творческую роль естественного отбора в происхождении видов растений и животных и косвенным образом объяснила становление современной флоры и фауны. Г. Мендель исследовал основополагающие функции живого — изменчивость и преемственность (наследование) признаков, но не согласовал свои представления с эволюционной теорией, что несколько затормозило признание его идей и даже вызвало необходимость их "второго рождения" в начале XX в. После этого дарвинизм и менделизм стали развиваться в едином русле. Далее в это русло органически влились представления экологии, накопившей громадный эмпирический материал о зависимости морфофизиологических особенностей живых организмов и их совокупностей от среды обитания, от условий существования. Трудами В.В. Докучаева, Г.Ф. Морозова и В.Н. Сукачева впервые должным образом была обоснована неизбежность комплексного (биогеоценологического) или, в современном более кратком толковании, системного подхода к явлениям живой природы.

Эволюция отдельных морфофизиологических структур и функций организмов изучена весьма детально [Симпсон, 1948; Тахтаджян, 1954; Шмальгаузен, 1964; Даддингтон, 1972; Зеров, 1972; Хохряков, 1975]. Успешно развиваются популяционные аспекты теории эволюции [Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Майр, 1974]. С идеями В.И. Вернадского получила развитие проблема эволюции биосферы [Комаров, 1943; Шмальгаузен, 1946; Опарин, 1960; Бернал, 1969; Кальвин, 1971; Серебровский, 1973; Тюрюканов, 1973; Шварц, 1973; Камшилов, 1974]. На фоне всех перечисленных "стратегических" направлений особенно отчетливо ощущается неясность и актуальность вопросов, связанных с эволюцией основной ячейки, основной формы организации жизни — биоценоза (сообщества). Действительно, если даже считать банальным утверждение, что эволюция видов и эволюция основных функций живой материи происходила изначально в условиях сообществ, то отсюда следует, по крайней мере, два взаимообоснованных и отнюдь не банальных момента.

1. Одновременно с эволюцией видов и функций протекает и эволюция структурно-функциональной организации сообществ организмов, эволюция форм их сосуществования.

2. Факт сообитания , факт сосуществования индивидов и популяций видов на едином косном субстрате не может не быть мощным эволюционным фактором, фактором отбора на всех уровнях интеграции жизни. Первые экспериментальные исследования этого обстоятельства были проделаны русским ботаником Н.Ф. Левиковским [1871, 1873].

Следуя наиболее популярной гипотезе о возникновении жизни на Земле, легко представить себе, а главное, найти в современной действительности и в экспериментальной практике аналоги сообществ простейших анаэробных одноклеточных организмов в однородной жидкой или водной среде. Совокупность рассеянных и свободно передвигающихся в некотором объекте жидкости особей одного вида в отношении ее структуры в любой момент времени может быть охарактеризована следующими признаками: 1) плотность, т.е. количество особей в единице объема; 2) характер или тип размещения особей в пространстве.

Двух этих формальных признаков вполне достаточно для описания статического или стабильного состояния рассматриваемой совокупности. Если же требуется предсказать поведение этой совокупности или, напротив, рассмотреть ее состояние в ретроспективном плане, то при условии абсолютной однородности и стабильности среды необходимо иметь представление, по крайней мере, о следующих внутренних условиях жизнедеятельности данного модельного сообщества: 3) средняя продолжительность жизни особей; 4) скорость размножения особей; 5) форма взаимодействия между особями.

Неоднородность среды, в данном случае жидкости, хотя бы по одному физическому параметру вызывает необходимость рассмотрения всех пяти перечисленных структурных особенностей сообщества в зависимости от этого фактора, и если фактор имеет лишь два контрастирующих состояния, то требуется иметь представление о трех состояниях всего комплекса признаков (в двух средах и на границе их раздела). Аналогичным образом задача усложняется при нестабильности среды. Манипулируя видовым составом, способами размножения, отношениями между видами и возрастными генерациями, типом размещения особей, а также модификациями изменений среды в пространстве и во времени, эту простейшую логическую модель характеристики сообщества можно в конце концов довести до степени сложности, превосходящей аналитические способности человеческого рассудка. Это несложное логическое упражнение позволяет, однако, сделать некоторые гносеологические выводы.

1. Комбинации чрезвычайно малого числа признаков даже самого простейшего сообщества организмов и условий его жизнедеятельности на фоне неоднородности физической среды порождают теоретически почти бесконечное разнообразие возможных структурных состояний этого сообщества.

2. Ориентиром в этом разнообразии, по-видимому, может быть дедуктивное представление о принципах функциональной организации сообщества, которые накладывают "запрет" на большинство его логически мыслимых структурных состояний.

Прежде чем обсудить определения основных понятий, рассмотрим еще один, контрастный по отношению к бактериальному сообществу

пример. В качестве показателей пространственной структуры или морфологии древесного яруса лесных сообществ (древостоя) служат: 1) численность особей на единицу площади, т.е. плотность древостоя; 2) тип взаимного размещения индивидов; 3) видовой состав и возрастная структура древостоя; 4) сопряженность или степень сегрегации особей разных видов или возрастов; 5) вертикальная структура древостоя или вертикально-фракционное распределение фитомассы (Плотников, 1974). Сопоставление этого списка с перечнем признаков, характеризующих структуру модельного сообщества простейших организмов обнаруживает их почти полное тождество, если не принимать во внимание, что не только каждое отдельное дерево, но и каждый лист на нем может быть средой и субстратом для существования множества других организмов. Иными словами, структура микробной популяции и древостоя может в принципе быть описана в одних и тех же поддающихся формализации показателях. Это, на первый взгляд, весьма неожиданное, а в сущности вполне естественное обстоятельство имеет глубокий смысл. Оно показывает, что структурная организация сообществ, независимо от степени их сложности и помимо специфических законов, управляющих системами живых организмов таксономических рангов, подчиняется и каким-то всеобщим, универсальным закономерностям. В основе последних лежит, вероятно, тот замечательный факт, что функции именно сообществ как таковых немногочисленны и единообразны, их можно определить единой общей формулировкой как для сообществ примитивнейших одноклеточных организмов, так и для сообществ высших форм растений и животных. Но прежде чем перейти к формулировке функций сообществ, полезно обсудить биологические определения таких широко используемых понятий, как "сообщество", "структура", "функция" и "организация". Как здесь, так и в последующем тексте мы пользовались преимущественно ботанической терминологией.

Пренебрегая зоокомпонентами сообщества, т.е. отождествляя термины "сообщество" и "фитоценоз" (растительное сообщество), Б.А. Быков [1973] отмечает, что существует очень много определений фитоценоза. Г.Ф. Морозов [1904] определял его как "соединение пород, при котором обнаруживается как взаимное влияние деревьев друг на друга, так и на занятую ими почву и атмосферу" (здесь и ниже цит. по Быкову, 1973); В.В. Алехин [1924] — как "комплекс растительных видов, обладающий известным строением и слагающийся из экологически и фенологически различных элементов и, несмотря на свою подвижность, представляющий вполне устойчивую систему"; В.Н. Сукачев [1957] — как "всякую конкретную растительность, на известном пространстве однородную по составу, синузиальной структуре, сложению и характеру взаимодействий между растениями и между ними и средой"; А. Тенсли [Tansley, 1946] — как "любое собрание произрастающих совместно растений, представляющее собой некоторое неделимое целое". Сам Б.А. Быков [1970, 1973] трактует фитоценоз как "устойчивую систему совместно существующих на некотором участке земной поверхности автотрофных и гетеротрофных организмов (биоты) и созданной ими и их предшественниками фитоценотической среды (в том числе

почвы и фитоклимата)" [1973, с. 187]. Н.П. Наумов определяет сообщества растений, животных и микроорганизмов как "специфические очень подвижные формы организации живой природы, исторически сложившиеся в биосфере в ходе развития круговорота веществ между организмами и неорганической средой и обеспечивающие непрерывность этого круговорота" [1955, с. 426].

Этот перечень определений может быть сколь угодно продолжен, и в нем на все лады будут склоняться такие неопределенные сами по себе признаки множества или совокупности живых организмов, как "устойчивость", "целостность", "однородность" и "взаимодействие". Нетрудно заметить, что признак "однородность" относится к характеристике состояния множества в пространстве, "устойчивость" — к характеристике состояния множества во времени, а "целостность" и "взаимодействие" — к характеристике функций множества. Далее придется согласиться, что сообщество в принципе может быть и неоднородным и неустойчивым, не теряя при этом всех своих прочих атрибутов. Судя по всему, формулировка исчерпывающего, непротиворечивого, формального и лаконичного определения сообщества — не такое простое дело, поэтому сейчас пока ограничимся следующим рабочим определением: сообщество есть множество (совокупность, система) живых организмов, обладающее некоторыми специфическими свойствами. Сообщество, состоящее из растений, животных и микроорганизмов, будем именовать биоценозом, а фитокомпонент биоценоза или сообщество, состоящее только из растений, — фитоценозом.

В книге "Развитие концепции структурных уровней в биологии" можно найти множество определений категории "структура". Так, М.Ф. Веденов, В.И. Кремянский и А.Т. Шаталов во вступительной статье книги дают сначала следующее общее определение структуры: "Структура есть устойчивая выделенность, дискретность частей (подсистем) и элементов системы как целого и фаз стадий процессов ее изменения и развития, а также устойчивая системная упорядоченность, определенный строй всей совокупности связей, отношений и взаимодействий между этими частями, элементами или фазами". Далее они продолжают: "Только совокупность законов отображает специфическую упорядоченность объекта как целого. Структура в этом ее аспекте есть совокупность законов, присущих данной системе и определяющих форму и поведение ее как целого. А это значит, что структура есть не что иное как развернутое выражение сущности данного объекта познания" [1972, с. 37].

Б.М. Кедров в этой же книге применительно к изучению вещества дает следующее определение структуры:"... под структурой, или строением вещества, понимается и количественная, в том числе пространственная характеристика данной системы, и ее качественная характеристика (тип взаимодействия, взаимного влияния образующих ее элементов)" [с. 77]. В.И. Свидерский и Р.А. Зобов: "... под структурой мы будем понимать принцип, способ, закон связи элементов целого, систему отношений элементов в рамках данного целого" [с. 157]. В.А. Алексеев признается, что "вызванная к жизни самой действительностью категория "структуры" все еще не нашла общепризнанного определения"

(1972, с. 183), а затем присоединяется к определению Л.О. Вальта, что "... способ взаимосвязи и сочетание частей и есть структура" [1963, с. 184]. В.С. Ипатов также понимает структуру"... как способ, каким связаны элементы объекта" [1971, с. 3]. Б.А. Быков [1973] определяет конкретно структуру фитоценозов как их состав, особенности размещения особей и популяций по поверхности и вертикали (ярусность), распределение органического вещества, обусловливающие внешний облик фитоценозов и их общий характер.

В связи с развитием исследований радиационного режима растительного покрова — фитоактинометрии [Росс, 1975; Алексеев, 1975], сложилась весьма формализованная система представлений об "архитектонике растительного покрова", где структура рассматривается как часть этого более общего понятия. По определению Ю.К. Росса, "под архитектоникой понимается совокупность характеристик, описывающих фигуры, размеры, геометрическое строение и внешнюю структуру растительного объекта" [1975, с. 13].

Как видно из этого краткого перечня, есть весьма широкие, есть лаконичные, афористические и есть "приземленные", конкретные определения структуры. Но, как и в случае "сообщества", в большинстве из этих трактовок содержатся понятия, требующие собственного определения, т.е. элементы неопределенности или двусмысленности. Поскольку же структура, как и функция, и организация, не является непременным атрибутом только живого, в дальнейшем мы будем пользоваться следующим формальным определением, извлеченным из различных толковых словарей: структура есть строение, устройство, морфология, внешний облик, а в целом — совокупность пространственно-временных соотношений между составными частями или элементами объекта.

Интересный анализ понятия "функция" в биологии проделан А.С. Мамзиным. Вот некоторые его определения: "Под функцией в биологии понимают не только деятельность или способность оказывать то или иное действие, но и роль рассматриваемой части, роль того или иного компонента органической системы в системе как целом". И далее: "В многообразных значениях понятия биологической функции есть одна общая черта. Все они выражают либо роль частей, компонентов в целом, либо частное проявление общей деятельности, т.е. являются выражением отношений целого и составляющих его элементов" [1972, с. 135]. Отмечая вслед за Л. фон Берталанфи организованность функций в определенные иерархические функциональные системы, А.С. Мамзин подчеркивает, на его взгляд, весьма принципиальное обстоятельство, что "функциональная организация надорганизменных систем существенно отличается от организации индивидуума меньшей степенью целостности и отсутствием специальных материальных структур, выполняющих функцию управления" [там же, с. 145]. Нам представляется, что материальным носителем функции управления надорганизменными системами является наведенная самим фактом существования этих систем их внутренняя, трансформированная ими физическая среда.

Весьма принципиальное методологическое значение имеет вопрос о диалектическом единстве структуры и функции, о применимости к этим

категориям так называемого принципа дополнительности [Glass, 1966], а также о соотношении рассматриваемых категорий с понятием "организация". Иллюстрируя идею "трехплановости" отражения в живой природе, Н.И. Жуков характеризует ситуацию следующим образом: "В биологии и медицине широко и давно используются категории "структура" и "функция". Ни у кого не вызывает возражения тесная связь — лучше сказать, известная однопорядковость — этих категорий с философскими понятиями формы и содержания. Однако когда речь заходит о том, что выступает ведущим — структура или функция какого-либо органа живой системы, — единодушию приходит конец. И это не случайно: в различных аспектах ведущей выступает то структура, то функция. Идея трехплановости отражения позволяет объяснить причину указанной неоднозначной зависимости между структурой и функцией. Дело в том, что в филогенезе (а в какой-то мере и в онтогенезе в силу наличия фенотипической изменчивости) функция выступает определяющим началом, а структура (мышцы, например) — определяемым. Иную картину мы наблюдаем в условиях отражения конкретной ситуации. Здесь уже ведущей стороной является структура, которая и определяет функциональные возможности данного органа" [1972, с. 199]. Л. Берталанфи совершенно категоричен: "Органические структуры сами являются выражением упорядоченного процесса и сохраняются только в этом процессе и посредством этого процесса. Следовательно, первичный порядок органических процессов нужно искать в самих процессах, а не в предустановленных структурах" [Bertalanffy, 1952, с. 17]. Исходя из принципа дополнительности, Б. Гласс [1966] пишет, что "... под дополнительностью структуры и функции мы подразумеваем просто, что нельзя понять структуру без функции и функцию без структуры... новое знание структуры освещает аспекты функций, которые мы не могли понять раньше..." [1966, с. 68]. На основании исследования структуры древостоев мы можем дополнить, что формирование определенной пространственной структуры само по себе является одной из основополагающих функций сообщества, а структура сообщества — важнейшая предпосылка для осуществления его функций [Плотников, 1974].

Понятие "организация", как и все предыдущие, не является сугубо биологическим и пока еще не получило исчерпывающего и общепринятого определения. Пестрящие в научной литературе термины: "структурная организация", "организационная структура", "функциональная организация" "организационная функция", "структурно-функциональная организация" и "функциональная структура", по замечанию П.К. Анохина [1972], порождают "поразительное взаимонепонимание и бесплодность общих дискуссий". Однако научная практика уже не может в значительном числе случаев обходиться без этих терминов, а стало быть, со временем выработается и достаточно однозначное и привычное их толкование. В антропоморфической трактовке К. Штейнбуха "... под организацией понимается, с одной стороны, сам процесс, организационная деятельность, а с другой стороны, результат этой деятельности, существующий в виде устойчивого общественного образования... Под организацией понимается как функция управления (или, точнее, "ор-

ганизационная деятельность"), так и результат ее, т.е. "организационная структура"... Общим для всех форм является то, что они объединяют некоторую данную совокупность людей и предметов, которые в пределах организации вступают между собой в какие-то определенные функциональные отношения" [1967, с. 397]. Нами на примере лесных сообществ предложена следующая формулировка: "Организация — особое явление, когда совокупность даже идентичных единиц обладает качествами, не свойственными ни каждой из них в отдельности, ни их алгебраической сумме. Эти качества — устойчивая пространственно-временная структура той или иной совокупности, а также специализация и разделение функций между слагающими ее дискретными единицами. Самое существенное свойство организованной системы — динамическое равновесие между ее структурными и функциональными особенностями, их повторяемость и воспроизводимость при соответствующих условиях внешней среды" [Плотников, 1974, с. 59].

Подводя итог этому краткому обзору "терминологических дефиниций", можно дать следующее определение центральной категории нашего исследования. Сообщество (биоценоз, экосистема) есть множество живых организмов, обладающее единой структурно-функциональной организацией и каузально взаимодействующее со средой. На практике же нам чаще всего придется иметь дело с автотрофным элементом сообществ — фитоценозом, либо с более дробными подразделениями последнего. Примат автотрофных (фотосинтезирующих) подсистем в жизнедеятельности современных сообществ дает нам все основания для такого рабочего ограничения.

Критический обзор существующих концепций об уровнях или формах организации биологических систем сделан К.М. Завадским [1966]. В большинстве этих концепций биоценоз рассматривается как самостоятельный и полноправный член иерархии основных форм организации живого, но в отдельных построениях вообще отсутствует [Шмальгаузен, 1961]. Ю.Одум, предлагая свой спектр уровней организации, состоящий из шести ячеек, дает понять, что вообще-то этот спектр непрерывен, да к тому же"... может быть продолжен бесконечно в обоих направлениях" [1975, с. 11]. На наш взгляд, дискуссия о спектре уровней биологической организации приобретет более конструктивный характер, если для элементарной единицы каждого обсуждаемого уровня будет определена ее специфическая функция. Так мы приходим к необходимости определить специфическую функцию биологического сообщества вообще, т.е. независимо от того, состоит ли оно из бактерий, трав или деревьев, абстрагируясь от реальных особенностей сообществ разных типов и степеней сложности. Логика неизбежно приводит к такой постановке вопроса.

Поскольку любая живая система в принципе, по-видимому, полифункциональна, сами функции иерархичны, а для человека свойственно приписывать биосистемам роли, для которых они даже иногда не приспособлены, и принимать в расчет в первую очередь функции, которые именно для него полезны, выделить функцию или группу функций, которые действительно проявляются на данном уровне интеграции жизни и специфичны именно для него — не такое простое дело, особенно для

биосистем надорганизменного уровня. В сущности, определив эту функцию или группу функций, мы устанавливаем естественный и основной закон, которым управляется вся жизнедеятельность систем данного уровня. На какой-то стадии познания такой закон может быть установлен даже неверно, но и тогда, осветив сумму известных фактов под определенным углом зрения и обнажив неизбежные при этом противоречия, он послужит поискам новых, на этот раз более справедливых и универсальных концепций.

Возвращаясь к определению специфической функции сообщества и исходя из высказанных выше соображений, мы намерены сформулировать его следующим образом: специфической функцией биологического сообщества любого типа является заполнение путем размножения особей доступного экологического пространства в соответствии с наличными материально-энергетическими ресурсами среды. Таким образом, древний афоризм — "Natura abhorret vacuum" ("природа не терпит пустоты") ставится нами в характеристику функциональной природы сообщества (биоценоза). Мы не будем вдаваться сейчас в обсуждение разнообразных гносеологических, теоретических и прикладных аспектов предложенной трактовки. Разумеется, она не может претендовать на полноту и завершенность. Ее можно рассматривать лишь как первое приближение, а лучше как инструмент и центральную рабочую гипотезу в попытке решения некоторого круга задач, к изложению которых и следует сейчас перейти.

В.И. Вернадский [1926, 1931, 1940, 1975] неоднократно подчеркивал, что жизнь на Земле возникла сразу в виде "сложных комплексов", иными словами, надорганизменные системы столь же древние, как и сама жизнь. Как справедливо замечает К.М. Завадский, "можно только удивляться могуществу консервативных традиций в биологии, благодаря которому эти идеи В.И. Вернадского долго заслонялись господствующей концепцией "монополии организма". Поэтому-то с таким трудом завоевывает умы концепция об одновременном становлении четырех форм организации живого (организменной, популяционно-видовой, биоценотической и биосферной), признающая все эти формы первичными и основными носителями жизни" [1961, с. 31]. Как показал В.В. Мазинг [1972], в сознании многих исследователей в настоящее время настойчиво пробивает себе дорогу не только принцип изначальной первичности биоценозов, но и закономерно из него вытекающая идея эволюции на биоценотическом уровне, а весь опыт естествознания убеждает, что динамический (исторический, генетический) подход к явлениям действительности всегда оказывается плодотворным.

Характеризуя состояние представлений об эволюции биоценотической формы организации живого, Завадский пишет: "До сих пор преобладал описательный метод характеристики этапов эволюции типов биоценозов и биосферы по ведущим типам организмов (например, псилофитовые наземные биоценозы девона, динозавровые биоценозы юры и т.п.), а не по специфическим структурно-функциональным закономерностям, присущим самим этим формам организации живого (конструктивные особенности, особые черты биотических связей, особые типы круговo-

ротов веществ)" [1966, с. 43]. Наша центральная задача — анализ в геологическом масштабе времени основных превращений структурной организации автотрофного элемента биоценозов — фитоценоза.

Обсуждая перспективы развития представлений о сопряженной эволюции системы "организм — сообщество — биосфера", С.С. Шварц писал: "Эволюция организмов сопровождается изменением структуры и организации их сообществ, в конечном итоге — биосферы. Какова взаимосвязь между этими процессами? Автор не считает возможным даже подойти к решению этой проблемы во всей ее многогранности. Можно полагать, что время это еще не пришло. Но оно придет завтра" [1973, с. 213]. Далее Шварц на зоологическом материале развил ряд теоретических концепций, имеющих отношение к рассматриваемой проблеме, и тем самым убедительным образом показал, что "это время" уже наступило. Один из возможных подходов к этой комплексной проблеме, на наш взгляд, как раз и состоит в условном вычленении и самостоятельном анализе сопряженной эволюции системы "автотрофный организм — фитоценоз — растительный покров Земли".

Вокруг поименованной центральной задачи исследования группируется ряд методологических и методических моментов. Методологические аспекты состоят в следующем: желательно максимально использовать возможности формализации представлений; испытать эффективность функционального подхода к анализу рассматриваемых явлений. В методической части мы намерены последовательно оперировать системой перечисленных в начале важнейших и формальных признаков структуры сообществ (состав, плотность, размещение и продолжительность жизни особей, вертикальная структура ценоза и т.п.) и попытаться найти и использовать возможные следствия из дедуктивной формулировки основного закона жизнедеятельности сообщества — его специфической функции. Поскольку центральным объектом нашего исследования является сообщество растительных организмов, его задачу можно кратко определить еще и как попытку разработки структурных аспектов эволюционной фитоценологии (геоботаники).

Более 3 млрд. лет отделяет нас во времени от начала бурного процесса эволюции жизни на Земле. По приближенному расчету Дж. Симпсона [1948], около 500 млн. видов растений и животных "промелькнуло" за это время в составе биосферы. В одном из последних своих выступлений (на совещании "Методологические основы теории преобразования биосферы", Свердловск, 18—20 ноября 1975 г.) С.С. Шварц заметил, что не надо "горевать о судьбе несчастных динозавров", ведь они как-никак господствовали в животном мире на протяжении нескольких десятков миллионов лет. Исчезновение с лица Земли не только подавляющей части отдельных видов, но и целых систематических родов, семейств, отрядов и даже классов животных организмов, несомненно, усложняет реконструкцию морфологического облика сообществ отдаленных геологических эпох. К счастью, имеется несколько благоприятных обстоятельств, которыми мы воспользовались.

1. До сих пор сохранились отдельные группы организмов, близкие к существовавшим еще в архейские времена (1900—2700 млн. лет тому на-

зад), сообщества которых не только встречаются в природе, но и широко используются в разнообразной экспериментальной и технологической практике, а следовательно, и сравнительно хорошо изучены.

2. В современном растительном покрове, хотя и на второстепенных ролях, сохранились группировки примитивнейших растений, таких, как мхи, плауны, хвощи и папоротники. Среди этих группировок, с известными оговорками, можно найти отдаленные аналоги некогда завоевавших сушу псилофитовых зарослей (силур, 400—420 млн. лет тому назад) и структурные фрагменты пышных лесов карбона.

3. В различных географических пунктах земного шара все еще имеются [Шмитхюзен, 1966] сообщества растений, которые можно рассматривать как своеобразные реликты третичной эпохи, т.е. существующие в сравнительно неизменном виде, по крайней мере с неогена (1—25 млн. лет), а то и с палеогена (25—70 млн. лет). Примером таких сообществ могут служить влажнотропические леса, которые их выдающийся знаток, английский ботаник П.В. Ричардс определили как "стабильную самовосстанавливающуюся экосистему, выжившую, несмотря на все трудности, выпадавшие на ее долю на протяжении миллионов лет" [1975, с. 22]. Несмотря на еще большие трудности, связанные с ледниковыми катаклизмами, достаточно древним формированием является и темнохвойная тайга [Толмачев, 1954; Колесников Б.П., 1956].

4. Структура современных естественных растительных сообществ находится под растущим воздействием человека, и многие из этих воздействий могут быть истолкованы как экспериментальные. Что касается искусственно созданных сообществ, то они предоставляют еще более ценный экспериментальный материал для общебиологических построений.

Теоретической основой исследования послужил принцип актуализма, который, перефразируя определение В.И. Вернадского [1975], адресованное геологии, можно сформулировать следующим образом: изучая современные, обыденные биологические явления и процессы, есть возможность приблизиться к вполне объективному пониманию вероятных биологических событий, явлений и процессов отдаленного геологического прошлого (разумеется, с учетом всех достижений современного естествознания в части представлений о прошлом биосферы). Субъективной предпосылкой для постановки данного исследования послужил, с одной стороны, определенный опыт формального анализа структурно-функциональной организации древесного яруса лесных сообществ, а с другой стороны, глубокое убеждение в существовании универсальных закономерностей, управляющих жизнедеятельностью сообществ организмов любого таксономического ранга и любых жизненных форм. Лавина частной информации все более ограничивает возможности синтеза при индуктивном подходе к явлениям действительности. Синтез в рамках дедуктивной концепции в настоящее время представляется нам более перспективным. Здесь уместно напомнить замечательные слова Ф. Энгельса: "Презрение к диалектике не остается безнаказанным. Сколько бы пренебрежения ни выказывать ко всякому теоретическому мышлению, все же без последнего невозможно связать между собой хотя бы два факта природы или уразуметь существующую между ними связь" ["Диалектика природы", с. 382].

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящей главе, преимущественно на примере естественных и искусственных древостоев, мы разъясним только те оригинальные либо недостаточно популярные, но в любом случае простейшие методические приемы, которые стимулировали идею и стали стержнем данного исследования. Мы глубоко разделяем убеждение, четко выраженное американским генетиком А. Рейвином: " Если говорить о научном прогрессе вообще, то более вероятно, что сложная истина явится из упрощенных представлений, нежели простая истина из сложных гипотез" [1967, с. 19].

В обзоре Я.М. Галла [1976] рассматривается историческое развитие концепции борьбы за существование как фактора эволюции. Нетрудно убедиться, что на всем протяжении книги Галла в ней говорится о разнообразных эффектах, связанных с действием фактора плотности, и лишь в конце дается следующее определение борьбы за существование: "Борьба за существование — это совокупность внутри- и межвидовых взаимодействий, а также действий абиотических причин на каждое данное поколение с момента формирования гамет и зигот до конца периода выполнения им видовой функции размножения, вызывающих закономерное снижение численности популяции или изменение плодовитости особей, ведущее к избирательному выживанию более приспособленных фенотипов и на этой основе к избирательному участию генотипов в воспроизведении популяции" [1976, с. 130]. Надо полагать, что, следуя этому определению с самого начала, Галл оказался бы вынужден рассматривать гораздо более широкий круг вопросов, а фактору плотности, при всей его значимости, отвести более скромное место. Действительно, борьба за существование в приведенной выше трактовке подразумевает взаимодействие биотических и абиотических, физиологических и генетических факторов отбора на уровне поколения, популяции, вида и сообщества. Фактор плотности на этом фоне выглядит как сугубо частный момент, тем более что его действие на прикрепленные к субстрату и свободно передвигающиеся формы организмов глубоко и принципиально различается. В нашем исследовании фактор плотности занимает центральное положение, причем чаще всего не сам по себе, а с точки зрения оценки влияния его неоднородности внутри ценоза на жизнедеятельность слагающих ценоз индивидов.

Наиболее полные сводки представлений и методов, связанных со структурным расчленением растительного покрова, сделаны В.Д. Александровой [1969] и Н.В. Дылисом [1969]. Краткие, но содержательные обзоры основных направлений исследования структуры ценозов в последнее время проделаны В.В. Мазингом [1973] и Т.А. Работновым [1974]. Вообще, по этому вопросу существует громадная литература, но ситуацию лучше всего характеризует следующее замечание Мазинга [1973]: "Понятие структуры, которое должно отображать наиболее существенное, инвариантное и упорядоченное в строении, в фазах развития, в отношениях и взаимодействиях изучаемых систем, все время развивается, расширяется и обогащается новым содержанием. Любой анализ структуры, претендующий на полноту охвата предмета, относителен, зависим от стадии развития науки и угла зрения исследователя" [1973, с. 156].

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

Для жизнедеятельности прикрепленных к субстрату организмов горизонтальное сложение их сообществ имеет громадное значение. Влияние этого сложения особенно отчетливо реализуется в жизни древесных (многолетних) растений, отчего и составляет в лесоведении одну из перманентных проблем, пронизывающую все аспекты теоретической и практической деятельности.

Единицей наблюдения горизонтальной структуры в древостоях обычно является особь, реже — группа особей. В группировках травянистых растений элементарной учетной единицей может быть и отдельный ортотропный (вертикальный) побег стелющегося растения и даже отдельный лист (например, вайя у папоротников).

Ведущими элементами характеристики горизонтальной структуры сообществ являются плотность (густота) и тип размещения особей по площади. В смешанных сообществах организмов одной жизненной формы к этим элементам добавляется сопряженность, т.е. характер чередования или сочетания в пространстве особей отдельных видов. Аналогичное значение имеет и сопряженность особей одного и того же вида, но разных возрастов в разновозрастных группировках. Все эти признаки первоначально детерминируются способом размножения растений, затем выживаемостью всходов в различных типах микросреды и, наконец, характером взаимодействия между особями и видами.

Плотность, понимаемая как среднее для данного ценоза число особей (вида, жизненной формы, поколения и т.п.) на единицу площади, в специальных случаях имеет ряд производных: например, проективное покрытие, обилие и сомкнутость в геоботанике, полнота древостоя и сумма площадей сочетаний стволов в лесной таксации. Оценивается плотность обычно выборочными методами.

Тип размещения особей имеет также ряд производных: мозаичность, комплексность, парцеллярность, консортность... Собственно и признаки сопряженности (сегрегации) особей разных видов и возрастов являются производными от типа размещения особей.

О значении, которое придается проблеме объективной оценки размещения растений, можно судить по следующему высказыванию: "Определение и изучение характера размещения не является ни задачей само по себе, ни только оригинальным и интересным опытом, а важным этапом выработки нового мощного экологического метода" [Фрей, 1968, с. 69]. По замечанию П. Грейг-Смита, "методы определения типа размещения развиваются быстро, однако представляется вероятным, что они всегда будут оставаться трудоемкими по сравнению с простым определением встречаемости" [1967, с. 32].

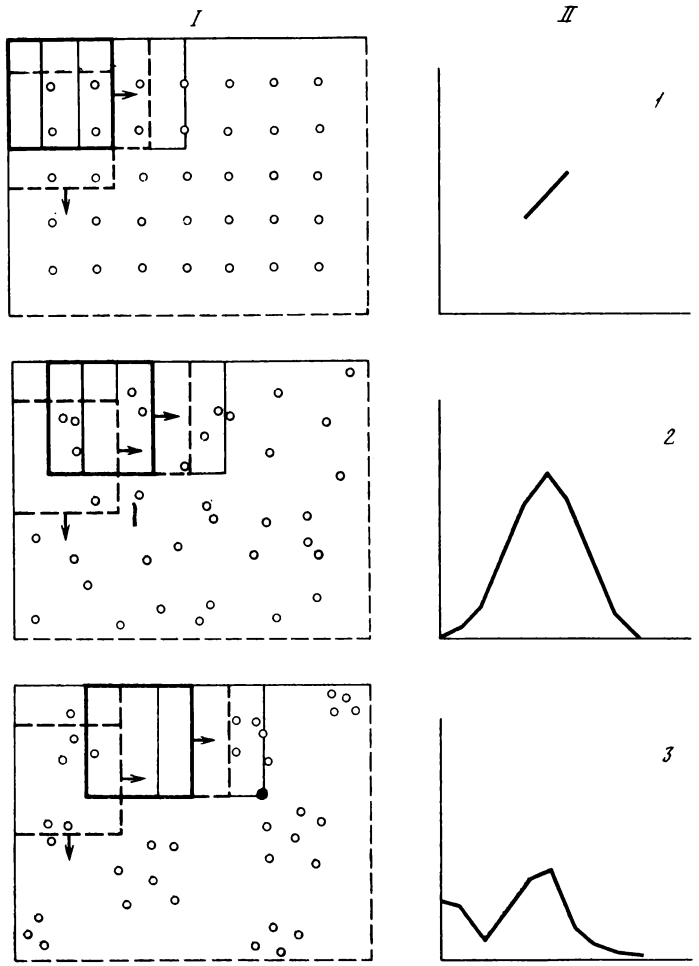
Для иллюстрации типа размещения особей в специальных работах часто приводятся планы, где обозначено расположение каждой особи в пределах выборочных, так называемых пробных площадей (площадок). "Визуальная" оценка таких материалов чаще всего оказывается неубедительной, более того, она непригодна при сопоставлении и сортировке множества разных пробных площадей. Выборочные полевые методы здесь уже, как правило, вообще не годятся. Необходим более тонкий и формальный способ анализа размещения. Для этой цели нами предложен способ оценки и сравнения характера размещения особей на пробных площадях, основанный на статистическом анализе варьирования плотности на учетных площадках и предназначенный для камеральной и по существу машинной обработки материалов [Плотников, 1968]. Сам по себе способ не нов. Новым является лишь предложение учитывать численнось особей по плану участка на площадках, перекрывающихся между собой (рис. 1). Операция заключается в сканировании плотности, параметры которого задаются формулой:

$$n = \left(\frac{A - a}{P_1} + 1\right)\left(\frac{B - b}{P_2} + 1\right),$$

где n — число наблюдений плотности на учетных площадках, A — ширина пробной площади; B — ее длина; a — ширина учетной площадки; b — ее длина; P_1 — расстояние (шаг) между центрами смежных учетных площадок по ширине пробы; P_2 — шаг по длине пробы. Если пробная площадь и учетные площадки квадратные, а шаг постоянен, то формула сканирования упростится до вида:

$$n = \left(\frac{A - a}{p} + 1\right)^2,$$

Тип размещения особей при этом оценивается по характеру распределения частот плотностей. При регулярном размещении плотность может иметь несколько определенных значений, частоты которых зависят только от системы учета и могут быть предсказаны. При случайном размещении распределение частот плотностей подчиняется законам нормального распределения; при групповом размещении особей кривая распределения частот плотностей будет несимметрична, полóга и многовершинна. Разумеется, на практике встречается множество переходных состояний между тремя перечисленными типами размещения, но в любом случае ничтожные различия в размещении улавливаются таким способом весьма тонко и могут быть выражены в количественной форме, если распределение частот будет приведено к относительным показа-



Р и с. 1. Принцип определения типа размещения особей на пробных площадях методом сканирования плотности

I — фрагменты планов пробных площадей и ход сканирования; *II* — типы распределений частот плотностей при регулярном (*1*), случайном (*2*) и групповом (*3*) размещении особей. По оси ординат — относительная частота наблюдений; по оси абцисс — численность особей на учетной площадке (плотность)

телям. Размеры учетных площадок желательно выдерживать в пределах площади, приходящейся в среднем на одну особь в данном элементе сообщества. В целом этот способ весьма трудоемок и может быть рекомендован лишь для особых случаев, когда камеральной обработке подвергается массовый фактический материал картирования. В повседневной практике тип размещения неплохо оценивается по варьированию плотности или среднего расстояния между особями.

В руководствах П. Грейг-Смита [1967] и В.И. Василевича [1969] рассматривается много способов анализа сопряженности между видами

в сообществах, и мы не будем на них останавливаться. Выделим лишь одно, довольно принципиальное и недостаточно освещенное в литературе обстоятельство. Дело в том, что все методы оценки сопряженности или типа смешения особей в сообществах так или иначе основаны на "принципе ближайшего соседа", т.е. анализе фактических и теоретически ожидаемых частот соединений особей разных видов, форм или возрастов в парах соседствующих организмов. Такие методы прекрасно работают в сообществах, сложенных двумя-тремя видами или формами. На практике же часто приходится иметь дело с сообществами, гораздо более сложными по составу даже только доминантов. Так, в тропическом дождевом лесу 1 га лесной площади можно встретить от 40 до 100 видов только древесных растений [Шмитхюзен, 1966]. В связи с этим в табл. 1 мы попытались теоретически оценить разнообразие комбинаций особей разных видов в сообществах различной видовой насыщенности.

Таблица 1 является рекуррентной, т.е. содержание каждой ее клетки не может быть вычислено путем прямого и непосредственного расчета, а получается в результате анализа строения последовательностей чисел в предыдущих колонках и строках. Смысл этой таблицы можно пояснить следующим примером. Если в сообществе смешаны растения трех видов (A, B и C) и при оценке фитоценотического положения каждого индивида желательно учесть видовую принадлежность трех его ближайших соседей, то возможны три варианта соединений, в которых все три ближайших соседа представлены растениями какого-нибудь одного вида (AAA, BBB или CCC); далее возможны шесть вариантов соединений, в которых участвуют по два вида растений (AAB, AAC, ABB, ACC, BBC и BCC) и, наконец, возможен один вариант соединения, в котором в составе ближайших трех соседей каждого растения участвуют особи всех трех видов (ABC). Всего, таким образом, для каждого из трех видов растений в отдельности возможны 10 вариантов, а для сообщества в целом — 30 вариантов соединений. Колонки цифр в левой части каждой клетки таблицы показывают, по существу, структуру всей совокупности соединений, возможных при заданных условиях наблюдения, а также при равном соотношении численностей особей разных видов.

На основании многочисленных экспериментальных данных в лесоведении, например, к настоящему времени совершенно сложилось убеждение, что "... при одном и том же составе, но при разном сочетании древесных и кустарниковых пород получается разный эффект продуцирования органической массы и изменяется степень устойчивости (сохранности) древостоя в целом" [Жуков, 1970, с. 24]. Анализ же табл. 1 приводит к неутешительному выводу, что возможности формализованного, т.е. количественного исследования роста и развития растений в зависимости от их сочетания в сложных по видовому составу сообществах остаются чрезвычайно ограниченными. Действительно, из таблицы следует, что если в сообществе, состоящем, например, из восьми видов, мы захотим учесть зависимость роста растений от видового состава только трех ближайших соседей каждого растения, то при этом возмож-

Таблица 1 Рекуррентный расчет числа соединений (N) при анализе сопряженности между видами в сообществе

Число видов в сообществе	Число видов в соединении	Число учитываемых соседей							
		1	2	3	4	5	6	7	8
2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
	2		1	2	3	4	5	6	7
	N	4	6	8	10	12	14	16	18
3	1	3	3	3	3	3	3	3	3
	2		3	6	9	12	15	18	21
	3			1	3	6	10	15	21
	N	9	18	30	45	63	84	108	135
4	1	4	4	4	4	4	4	4	4
	2		6	12	18	24	30	36	42
	3			4	12	24	40	60	84
	4				1	4	10	20	35
	N	16	40	80	140	224	336	480	660
5	1	5	5	5	5	5	5	5	5
	2		10	20	30	40	50	60	70
	3			10	30	60	100	150	210
	4				5	20	50	100	175
	5					1	5	15	35
	N	25	75	175	350	630	1050	1650	2475
6	1	6	6	6	6	6	6	6	6
	2		15	30	45	60	75	90	105
	3			20	60	120	200	300	420
	4				15	60	150	300	525
	5					6	30	90	210
	6						1	6	21
	N	36	126	336	756	1512	2772	4752	7722
7	1	7	7	7	7	7	7	7	7
	2		21	42	63	84	105	126	147
	3			35	105	210	350	525	735
	4				35	140	350	700	1225
	5					21	105	315	735
	6						7	42	147
	7							1	7
	N	49	196	588	1470	3234	6468	12012	21021
8	1	8	8	8	8	8	8	8	8
	2		28	56	84	112	140	168	196
	3			56	168	336	560	840	1176
	4				70	280	700	1400	2450
	5					56	280	840	1960
	6						28	168	588
	7							8	56
	8								1
	N	64	288	960	2640	6336	13728	27456	43480

ны 960 вариантов сочетаний деревьев разных видов, причем нет совершенно никаких оснований сомневаться, что в каждом из таких вариантов рост растений будет происходить по-разному, а для каких-либо основательных суждений необходимо иметь, по крайней мере, несколько наблюдений для каждого из вариантов. Данные табл. 1 подсказывают, что тонкие эффекты взаимодействий между особями, с учетом нескольких соседей, следует наблюдать в двухвидовых группировках растений. В ценозах же с большим количеством видов остается довольствоваться результатами более грубого анализа по принципу одного ближайшего соседа либо искать новые более эффективные методы исследования.

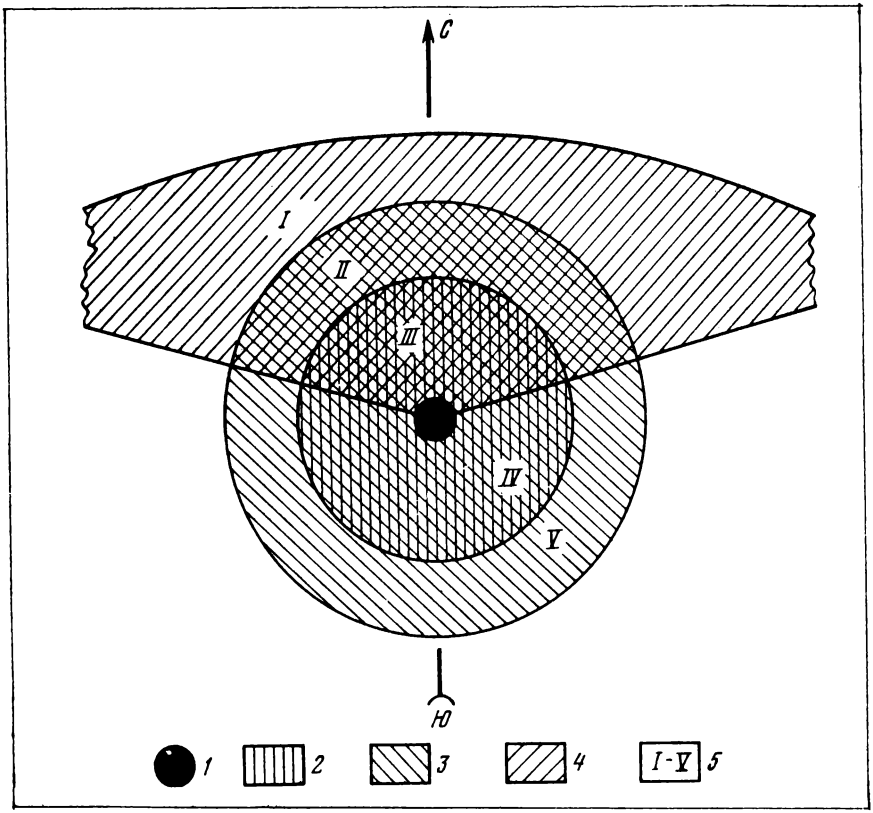
Одним из перспективных аспектов в развитии представлений о горизонтальной структуре сообществ является концепция фитогенного поля, предложенная А.А. Урановым [1965]. Речь идет о выявлении сферы влияния каждой особи в пространстве сообщества. Исследование этого явления особенно актуально для лесоведения. Действительно, плотность, тип размещения деревьев и сопряженность между видами, формами или возрастными категориями древесных растений не только исчерпывают характеристику горизонтальной структуры древостоев, но и в подавляющей степени детерминируют структуру подчиненных ярусов растительности, т.е. травянистых и кустарниковых группировок под пологом леса. Конфигурация поверхности, затеняемой живым пологом древостоя, в любой момент времени весьма причудлива, но в мимолетной игре света и тени под пологом леса есть по крайней мере три вполне определенных момента.

1. Лишь при очень высоких относительной протяженности и ширине кроны дерева она затеняет поверхность почвы непосредственно в области ее проекции.

2. В утренние и вечерние часы (наиболее благоприятные для фотосинтеза) летнего времени в умеренных широтах затеняющее действие кроны дерева распространяется на расстояние, равное его трех-четырехкратной высоте. В этом нетрудно убедиться на основании самых несложных тригонометрических расчетов (см. табл. 174—189 в "Справочнике таксатора" Третьякова, Горского и Самойловича, 1952).

3. Затеняющее действие древесного полога в каждой конкретной точке пространства эфемерно, однако, повторяясь в определенные часы изо дня в день и из года в год, оно приобретает значение фактора, с которым в конкретных ситуациях следует считаться.

К перечисленным обстоятельствам необходимо добавить перехват вертикальных осадков кронами деревьев, а также активную деятельность древесных корней в области ризосферы. С учетом всего этого в тонких лесоводственных исследованиях, особенно по аспектам конкуренции и средообразующего воздействия древостоев, уместно ввести в употребление понятие о "полигоне влияния" индивида. На рис. 2 показана принципиальная схема такого полигона. Как видно из этой схемы, в понятие "полигон влияния" мы вкладываем одновременное представление о размерах и конфигурации (в горизонтальном положении) пределов распространения корневой системы дерева, проекции



Р и с. 2. Полигон влияния дерева

1 — основание ствола; *2* — проекция кроны; *3* — область распространения корней; *4* — зона затенения; *5* — обозначения типов микросреды

его кроны, зоны затенения кроной и областях перекрытия между этими элементами полигона. В пределах общего контура полигона вполне объективно можно выделить пять типов микросреды. Мозаика напочвенного травяного покрова и размещение подроста и всходов под пологом древостоя, при относительной неоднородности субстрата, должны, несомненно, зависеть от последнего свойства полигонов влияния деревьев. Свойства же полигонов и зон перекрытия между ними, в свою очередь, зависят от горизонтальной структуры древостоев. Все эти аспекты пока еще не пользуются достаточным вниманием геоботаников и лесоведов, но время заставит относиться к ним с должной серьезностью. Особенно важно установить различия между выделенными типами микросреды.

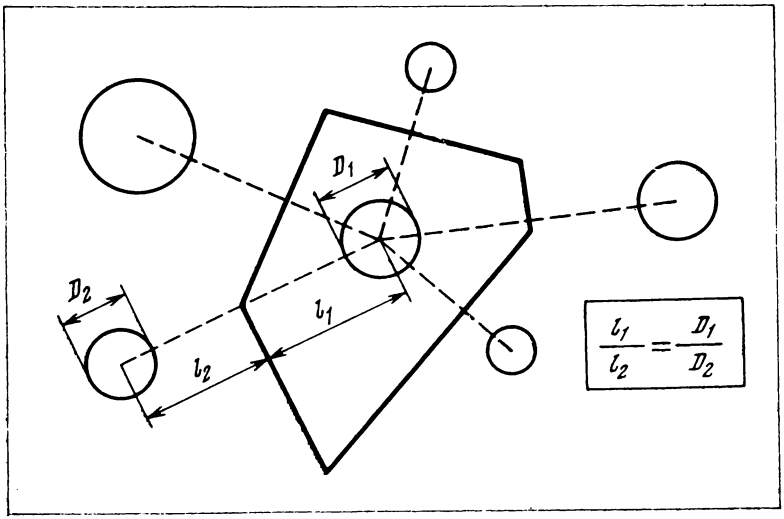
Агрегированность растений в сообществах привлекает в настоящее время внимание специалистов. Для внутриценозных пространственных и функциональных группировок растений существует множество обозначений: биогруппы, синузии, парцеллы, радиали, микрогруппировки, ценоэлементы, микроассоциации, консорции, ценоячейки, конфасции,

грегации, агрегации, микроценозы и т.д. Мы не будем сейчас вдаваться в анализ содержания всех рабочих понятий, отметим лишь их общую особенность: все они так или иначе акцентируют внимание на аспектах функционального взаимодействия между организмами в сообществах, что и требуется для развития представлений о закономерностях жизнедеятельности последних.

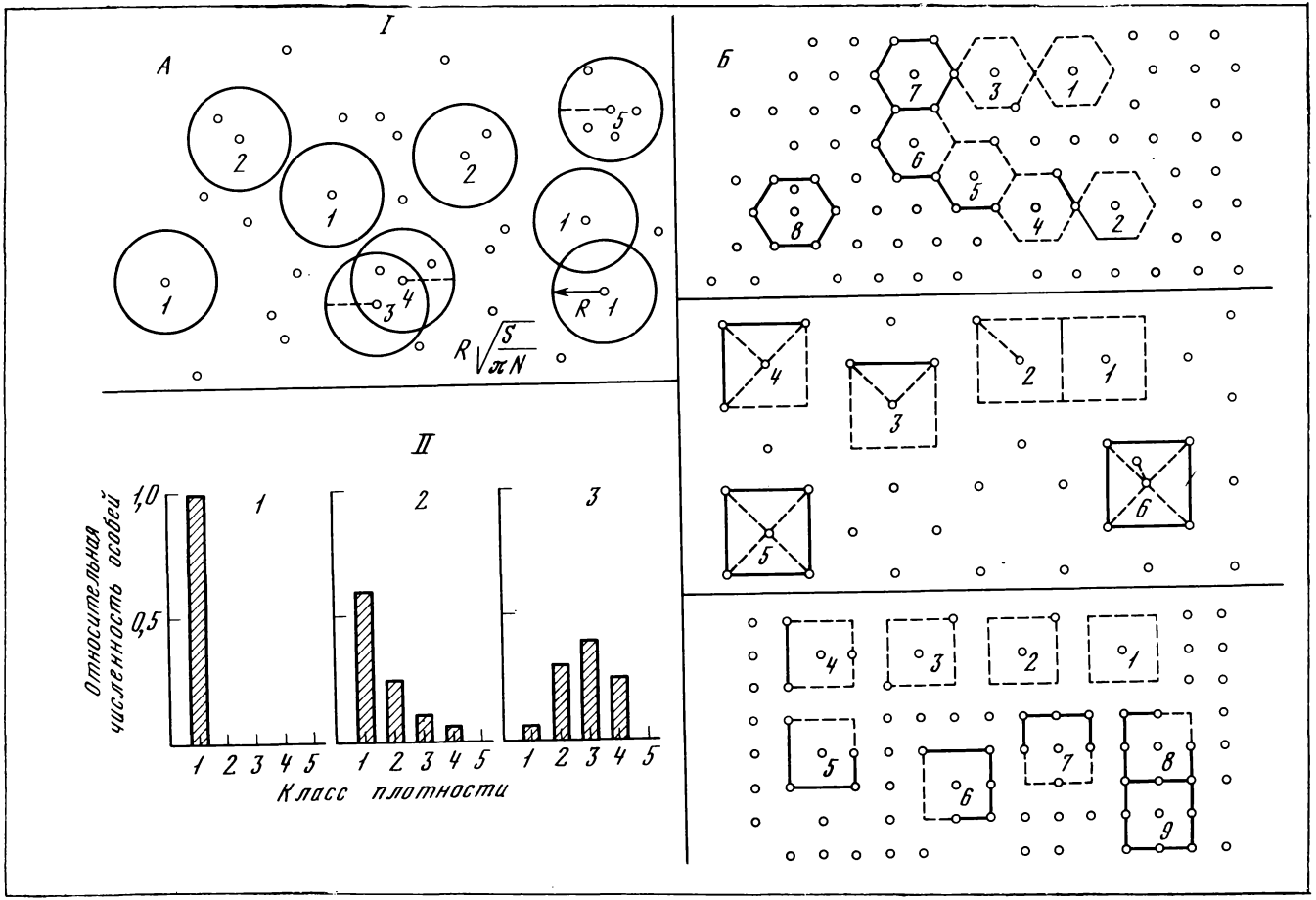
МОДИФИКАЦИЯ ПОНЯТИЯ "ПЛОТНОСТЬ"

Сравнивать фитоценозы разной густоты и различных типов смешения видов, трактуя результаты в аспекте конкурентных отношений, стало уже традицией [Харпер, 1964]. Гораздо сложнее выявить значение фактора плотности для жизни отдельных особей одного и того же фитоценоза.

Известно много примеров, когда выживаемость прикрепленных к субстрату особей связана с удаленностью их от ближайших соседей того же вида. Это явление особенно хорошо поддается наблюдению на травянистых растениях. Так, например, Сагар [Sagar, 1960] показал, что проростки подорожника, которые возникают на близком расстоянии от укоренившихся растений подорожника, выживают реже, чем более удаленные. Таких наблюдений к настоящему времени накопилось множество, но проблема состоит ведь не только в том, чтобы оценивать убыль численности особей, в зависимости от их размещения в сообществе, но и в том, чтобы научиться устанавливать и предсказывать характер взаимодействия индивидов, остающихся в живых. Эта проблема опять же особенно актуальна в лесоведении.



Р и с. 3. Принцип определения "полигона местообитания". Кружками обозначены размещения деревьев и диаметры их стволов. По формуле производится расчет параметров и построение полигона


I
А
Б
II
$R\sqrt{\frac{S}{\pi N}}$
R
Относительная численность особей
1,0
0,5
1
2
3
Класс плотности

Немецкие исследователи [Prodan, 1968; Schulz, 1968] стремятся установить связь между площадью питания или "полигона местообитания" каждого конкретного дерева в сообществе и его морфометрической характеристикой. Логика этих построений, опирающихся на опыт классического немецкого лесоводства, безупречна. Однако средства, которыми эти связи выясняются, на наш взгляд, довольно громоздки. Во-первых, считается, что только 6—10 ближайших соседей оказывают влияние на величину и конфигурацию "полигона местообитания" Комбинаторная теория показывает (см. табл. 1), что в древостое, состоящем из двух-трех видов, по принципу учета 6—10 ближайших соседей для каждой особи возможно настолько большое число комбинаций, что на пробной площади общепринятых размеров каждая особь будет, по существу, уникальна. Во-вторых, построение самих полигонов для каждого дерева (по плану участка) является операцией чрезвычайно кропотливой. Суть ее состоит в том, что от каждого дерева по направлению к его 6—10 ближайшим соседям проводятся лучи. Каждый луч затем делится на два отрезка, пропорциональных по длине диаметрам соединяемых лучом деревьев. Чем больше диаметр дерева, тем больший отрезок луча считается принадлежащим к его полигону. Далее вокруг каждого дерева по концам тяготеющих к нему отрезков лучей строится в виде ломаной линии конкретный полигон (рис. 3). И поскольку размеры полигонов, не говоря уж о их конфигурации, отличаются большой и непрерывной изменчивостью, вновь возникает необходимость деревья с близкими характеристиками полигонов по каким-то принципам объединять.

Некоторые исследователи стремятся формализовать положение индивида в сообществе с помощью такого признака, как среднее расстояние от него до нескольких ближайших деревьев [Merkel, 1967; Stern, 1968; Кузьмичев, 1970]. Этот способ дает интересные результаты, он прост и пригоден даже при натурных наблюдениях, но мы предлагаем еще более простой путь, несколько видоизменяя для этой цели содержание традиционного понятия "плотность" [Плотников, 1970а, 1973, 1974].

Зная густоту древостоя на пробной площади, или плотность в общепринятом смысле, можно рассчитать площадь, приходящуюся в среднем на одно дерево. Представив ее в виде круга, можно рассчитать радиус этого круга по формуле:

$$R = \sqrt{\frac{S}{N}},$$

где S — площадь пробы; N — число деревьев на ней. Далее по плану участка можно подсчитать число деревьев, окружающее каждое из них в пределах круга, с радиусом "R". Это число и устанавливается нами

Р и с. 4. Принцип определения показателя плотности в точке для особи

А — в естественном древостое; *I* — план размещения особей; *II* — распределение относительной численности особей по классам плотности при регулярном (*1*), случайном (*2*) и групповом (*3*) размещении особей; *Б* — в лесных культурах при различных схемах посадки. Цифрами обозначены классы плотности

для каждого дерева как показатель плотности в точке или класс плотности.

У немецких авторов [Prodan, 1968] круговая площадка площадью $S = \frac{10\,000}{n}$, где n — число деревьев на 1 га, называется "пробным кругом". Число деревьев в пробном круге соответствует нашему понятию "плотность в точке", только у нас это число ставится в характеристику индивида и количество наблюдений плотности соответствует численности деревьев на пробной площади, а немецкие исследователи ставят эту величину в характеристику площадки и производят наблюдения плотности выборочными методами. Известно, что варьирование числа деревьев в пробном круге обычно следует пуассоновскому распределению, а между числом деревьев в пробном круге и их средним диаметром существует обратная связь. Наше понимание плотности более информативно, поскольку мы привносим показатель плотности в характеристику каждого дерева на пробной площади, а не даем его обезличенно для пробы в целом или отдельных, сколь угодно мелких ее частей. В смешанных древостоях показатель плотности для особи может быть сопровожден некоторым "весом", в зависимости от видового или возрастного состава окружения этой особи.

Принцип определения показателя или класса плотности для отдельных особей в естественном сообществе показан на рис. 4, *А*. Показатель плотности при этом выражается в целых числах натурального ряда, т.е. его изменчивость дискретна, что выгодно отличает его от таких признаков, как площадь питания или среднее расстояние до ближайших растений. Естественно, что для дальнейшей конкретной обработки особи с одинаковым показателем плотности группируются в классы плотности. Природа деревьев 1-го класса плотности в естественном древостое сложна. Поскольку в среднем на одно дерево здесь приходится площадь S/N, а в сообществе обычно имеются деревья 2, 3 и 4-го классов плотности, т.е. деревья, на которые соответственно приходятся площади $S/2N$, $S/3N$ и $S/4N$, то очевидно, что среди деревьев 1-го класса плотности есть деревья, на которые приходятся площади $2S/N$, $3S/N$ и $4S/N$. Иными словами, деревья 1-го класса плотности по своему фитоценотическому положению чрезвычайно гетерогенны. Это обстоятельство в большинстве случаев нами не учитывалось.

В искусственных сообществах, например в лесных культурах, где первоначальное размещение особей регулярно, содержание показателя плотности в точке (класс плотности) несколько видоизменяется.

Плотность и размещение особей в культурах задаются технологической схемой посадки или посева, исходя из биологических свойств культивируемых растений. Большинство схем предусматривает создание равных условий для высаживаемых растений. На практике, в силу неоднородности субстрата и генетической гетерогенности исходного семенного материала, в первые же годы происходит отпад (гибель) части особей, из-за чего среди оставшихся растений устанавливается и в дальнейшем усугубляется фитоценологическое неравенство. В этом смысле в искусственном сообществе очень быстро происходит дифференциация рас-

тений и оно во всех основных аспектах своей жизнедеятельности начинает приближаться к естественным ценозам. Глубоко прав Н.В. Третьяков, утверждая, что "... дифференциация членов насаждения есть неотвратимый закон жизни сообщества, выражение его эволюции. Кривые строения, отражая дифференциацию, подчеркивают гармонию эволюции, наглядно и математически показывая, что гармония не есть равенство, а напротив неустранимое неравенство, продукт разделения и специализации функций" [1927, с. 60].

Как и в случае естественных сообществ, показатель плотности в культурах целесообразно отразить в характеристике каждой особи, только на этот раз уместно обозначить им число ближайших по схеме посадки соседей данной особи, сохранившихся к моменту конкретного наблюдения. На рис. 4, *Б* показан принцип определения показателя плотности в точке для особи в культурах при различных схемах посадки растений. Распределение численности особей по классам плотности на том или ином участке будет характеризовать меру отклонения размещения растений от первоначальной схемы, поскольку при полной сохранности растений все они должны находиться в одном (максимальном) классе, разумеется, исключая особи, расположенные на границах участка. Последние, как и в естественных сообществах, из обработки следует исключать.

Здесь не место пропагандировать изложенный метод, но следует заметить, что он широко использован нами в последующих главах при анализе своих и чужих экспериментальных данных. Этот несложный прием стал поистине путеводной нитью, увлекшей нас из области лесоведения в проблемы эволюции форм взаимодействия организмов.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ

"Если бы жизнь на Земле, раз возникнув, возрастала затем только количественно, то поверхность Земли покрылась бы толстым слоем студня, подобного тому, который и теперь вырабатывают бактерии, амебы и другие близкие к ним организмы" [Комаров, 1961, с. 47]. Этого не произошло и не происходит в силу дискретности жизни, а также потому что ее развитие сопровождается усложнением организации живого вещества.

В условиях суши Земли наивысшей дифференциации достигли лесные сообщества, для них же вопросы вертикальной структуры особенно актуальны. Действительно, по данным В.В. Смирнова [1971], вес надземной части конкретного елового древостоя средней высотой 16,4 м в свежем состоянии достигает 260 т/га. Если удельный вес этой фитомассы принять равным 0,5 г/см^3, то объем ее составит 520 м^3/га. Распределенная с постоянной плотностью в пространстве надземная фитомасса данного древостоя образовала бы слой толщиной всего 5,2 см. Благодаря же пространственной дифференциации фитомассы этот древостой только в надземной части занимает своими элементами слой в 315 раз более мощный. Каждое дерево само по себе является совер-

шеннейшей конструкцией, в которой каждому хлоропласту, каждой ветви и каждому побегу для осуществления их физиологических функций обеспечен достаточный доступ света, тепла, влаги и атмосферных газов. Важно подчеркнуть, что вся эта конструкция вырабатывалась в условиях наземных сообществ на протяжении около 100 млн. лет эволюции растительного покрова (практически в течение части карбона и девона) и уже более 300 млн. лет успешно проходит любые испытания.

Представления о вертикальной структуре растительных сообществ так или иначе группируются вокруг понятий "ярус", "полог", "слой", "ступень", "горизонт", обозначающих различные категории подразделения вертикальной толщи фитоценозов, поэтому и начнем с их краткого обсуждения.

Прежде всего в структуре фитоценозов любого типа выделяются надземная и подземная части. В надземной (воздушной) части сосредоточены фотосинтезирующие органы и органы размножения растений, а также несущие их механические конструкции (стебли и ветви). В подземной части (ризосфере) расположены корневые системы и зачатки новых организмов. Границей раздела является поверхность почвы. Соотношения между этими частями зависят от многих причин, но в основе их лежат интенсивно изучаемые в последние годы так называемые корне-листовые функциональные корреляции в росте и жизнедеятельности растений [Казарян, 1969; Хуршудян, Германян, 1970]. Естественно, что в древостоях, например секвойи или мамонтова дерева (Sequoia gigantea), где деревья могут достигать высоты более 100 м, столь же грандиозными должны быть и размеры корневых систем. Но с другой стороны, не менее мощные корневые системы имеют и многие ксерофиты, т.е. сравнительно небольшие растения пустынь, произрастающие при постоянном дефиците почвенной влаги.

О том, с какими трудностями на практике сопряжено дальнейшее подразделение только надземной толщи фитоценозов, можно судить хотя бы по следующим определением яруса как основной категории этого подразделения: по А.П. Шенникову, "ярус... есть структурная часть фитоценоза, обособленная от других ярусов не только морфологически и экологически, но и в фитоценотическом отношении, так как в каждом ярусе есть своя система взаимоотношений между компонентами и с той частью среды фитоценоза, в которой они существуют" [1964, с. 119], по Быкову, "ярус — часть слоя сообщества, к которой более или менее четко приурочены ассимилирующие (листья или стебли) или абсорбирующие и запасающие (корни, корневища, клубни, луковицы) органы. Ярус главного слоя называется главным, второстепенного — второстепенным. В ярусе могут быть выделены пологи [1973, с. 214]. Вполне очевидно, что подобные дефиниции мало полезны при попытках разобраться в структуре не только какого-нибудь тропического леса, но даже посева кукурузы на грядке. Дело даже не в том, что в этих определениях имеются неопределенные и расплывчатые понятия (которым в конце концов можно дать и даются самостоятельные определения), а в том, что они практически исключают применение каких-либо формальных количественных подходов к описанию

и анализу конкретных природных явлений, а стало быть и препятствуют ясному пониманию вещей. Естественно, что с таким положением дел в части геоботанических представлений о вертикальной структуре сообществ, в силу особенностей своего объекта, не может мириться в первую очередь лесоведение. Острота ситуации усугубляется не только сложностью и грандиозностью вертикальных параметров лесных сообществ, но и бурным развитием в последние годы принципиально новых способов инвентаризации лесных ресурсов на основе радарной и лазерной съемки земной поверхности [Schneider, 1968; Одум, 1975], при которой предельная формализация всех представлений о вертикальной структуре сообществ необходима.

Один из выдающихся теоретиков отечественного лесоведения Н.В. Третьяков, отлично понимавший общебиологическое значение некоторых лесотаксационных методов, еще в 1931 г. выдвинул концепцию элемента леса. В наиболее поздней и окончательной редакции эта концепция звучит следующим образом: "Насаждение какой-либо одной древесной породы, древостой которого состоит из деревьев 1) одного и того же возраста, 2) одного и того же происхождения (лес, созданный человеком, лес природный, происхождения семенного, вегетативного), 3) одинаково развивавшихся, 4) при однородных общих условиях местопроизрастания на всей его площади будем называть элементом леса. Рельефным примером элемента леса может служить однородный по условиям местопроизрастания участок ельника, созданный посадкой саженцев одного возраста, воспитанный при определенном режиме ухода (или выросший без ухода), и притом еще не задержанный в своем росте (или, наоборот, целиком задержанный в росте вследствие заболачивания, сплошного повреждения морозом и пр.). Такой ельник представляет элементарно простое и в то же время наиболее однородное насаждение (допустим, что подлеска и пр. нет). Он является типичным образчиком насаждения, простого по форме, ибо оно о б я з а т е л ь н о о д н о я р у с н о, и по составу, так как оно "чистое"; оно одновозрастно, а значит, и просто по своей возрастной структуре" [Третьяков, Горский, Самойлович, 1952, с. 39]. Предваряя это определение, авторы пишут, что "все возможные формы леса представляют органические сочетания элементов леса" [там же, с. 39].

Отдельные аспекты теории строения древостоев элемента леса разработаны учениками и последователями Н.В. Третьякова, такими, как Н.Д. Лесков [1956] и К.К. Высоцкий [1962], но в целом приходится только удивляться, с каким трудом эта совершенно ясная и конструктивная концепция завоевывает себе признание. Ведь самое замечательное состоит в том, что ее можно (и должно) развивать во многих направлениях, сообразуясь с запросами не только и не столько лесной таксации, но и биологии популяций и биогеоценологии. Элемент леса — категория, в значительной степени абстрактная и формальная, но именно в этом и состоит ее основное достоинство. Между организменным и популяционным уровнями биологической организации лежит громадное пространство, в ничтожно малой степени заполненное такими промежуточными категориями, как клон, семья, дем, поколение, суб-

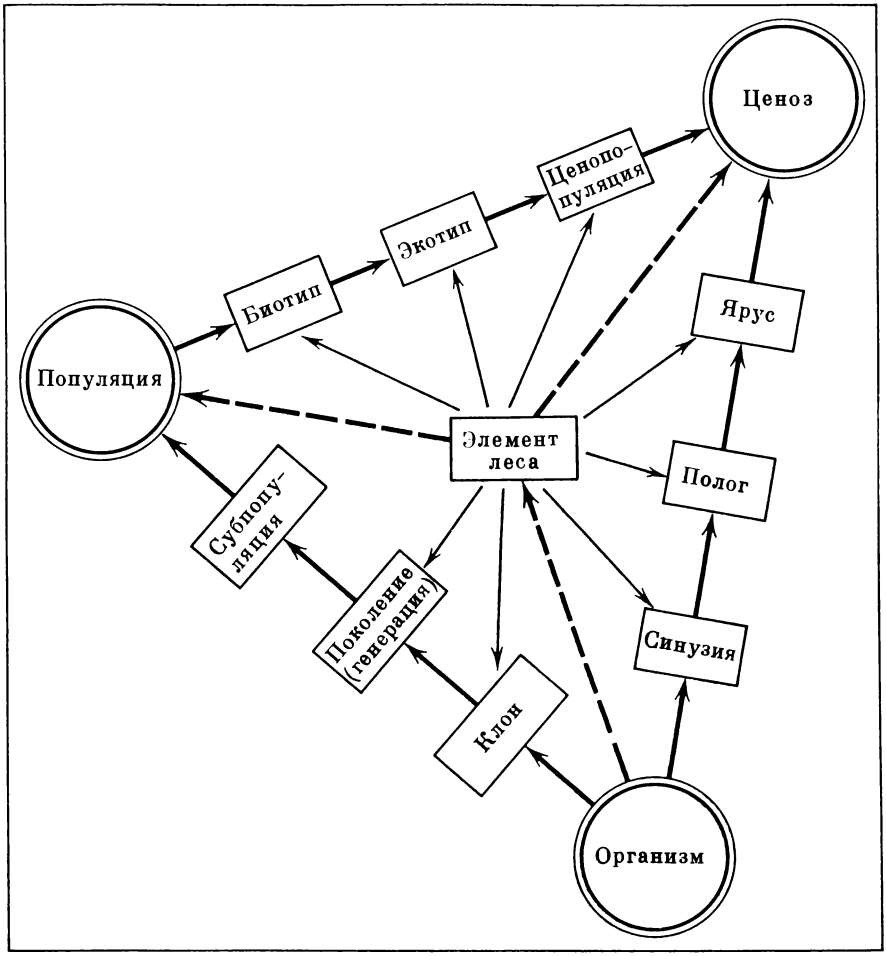
популяция, ценопопуляция, функциональная группа особей, биотип, чистая линия, жизненная форма, раса, экотип и т.п. Между уровнями организма и сообщества заключено также немало морфологических (структурных) и функциональных категорий: биогруппа, синузия, микрогруппировка, ценоэлемент, ценоячейка, парцелла, микроассоциация, ярус, полог, слой, ступень, биогоризонт... Не вдаваясь в определения всех перечисленных здесь чаще всего общеупотребительных понятий, важно подчеркнуть, что в различных конкретных ситуациях элемент леса по своему объему может соответствовать одновременно очень многим из них. Действительно, как совокупность произрастающих совместно особей одного вида, одинакового происхождения, возраста и жизненной формы, элемент леса является таким образом категорией одновременно экологического и генетического, структурного и функционального, статического и динамического, реального и абстрактного порядков. При всем этом, благодаря интересам лесной таксации, закономерности строения древостоев элементов леса как биологических и математических совокупностей организмов сравнительно хорошо изучены, что позволяет распространять некоторые представления об элементе леса на смежные биологические категории. На рис. 5 схематически отражены соотношения между элементом леса и другими принятыми в биологии категориями структурного и функционального порядков.

Центральное место в приложениях концепции элемента леса занимают установленные многочисленными исследователями закономерности распределения численности особей в статистических рядах, ранжированных по тому или иному морфометрическому признаку. Например, даже в самых однородных условиях деревьям одного элемента леса непременно свойственна некоторая изменчивость по толщине стволов. Если все деревья элемента леса расположить в порядке увеличения их толщины (на высоте груди или у основания ствола), то при этом обнаружатся следующие характерные обстоятельства.

1. Форма распределения численности особей по ступеням толщины будет соответствовать типу кривой нормального распределения, математические свойства которой хорошо известны. На практике это позволяет, в частности, получить вполне надежное суждение о всей совокупности деревьев элемента леса, измерив только самое тонкое, либо самое толстое, либо среднее по размерам дерево в данном древостое. Иными словами, даже бесконечно большое число деревьев одного элемента леса характеризуется совершенно определенными и конечными статистическими параметрами.

2. В сообществе, состоящем из нескольких элементов леса или, напротив, представленном "частью элемента леса" (например, после выборочной рубки деревьев какой-то определенной толщины), тип распределения численности деревьев по ступеням толщины будет заметно отличаться от нормального.

3. Дифференциация древостоя элемента леса по толщине стволов определенным образом коррелирует с дифференциацией по множеству других морфометрических, морфологических, физиологических и анатомических признаков деревьев, а стало быть, является отражением



Р и с. 5. Соотношения между основными биологическими категориями структурно-функционального порядка и "элементом леса"

каких-то общих законов жизнедеятельности сообществ. Действие этих законов реализуется в динамике сообществ. В частности, дифференциация древостоев элемента леса в любом возрасте вполне недвусмысленно свидетельствует о направленнии отбора: самые тонкие и мелкие особи обычно обречены на вымирание, наиболее крупные и немногочисленные экземпляры деревьев дают подавляющую часть семян, а наиболее многочисленные и близкие к средним по всем параметрам особи составляют подавляющую часть общей фитомассы.

Этот краткий экскурс в область лесной таксации будет полезен при чтении почти всех специальных глав. В данном случае он позволяет приблизиться к лесоводственному и одновременно биогеоценологичес-

кому пониманию яруса как основной категории вертикального расчленения сообществ растений. Действительно, древостой элемента леса и есть простейший ярус. К этому ярусу можно уже применить и цитированные выше геоботанические определения А.П. Шенникова и Б.А. Быкова, но самое главное — к нему применимы и все представления об элементе леса, накопленные в лесной таксации на протяжении последнего века, а представления эти, как правило, строго формализованные и количественные. В частности, важно еще раз подчеркнуть, что растения, принадлежащие к одному такому ярусу, характеризуются вполне определенной и предсказуемой изменчивостью своих метамеров: изменчивостью, подчиняющейся законам нормального распределения.

Легко представить себе ярус, образуемый древостоями нескольких элементов леса. Это вполне возможно при условии, что статистические параметры размерности отдельных элементов леса совпадают. В противном случае сообщество будет состоять из нескольких ярусов, каждый из которых характеризуется собственной средней высотой, плотностью и динамикой. Наконец, можно представить себе смешанное и разновозрастное сообщество древесных растений, в котором визуально ярусы уже не выделяются: такие древостои иногда называют "неярусными". Разумеется, ярусы и элементы леса в таком сообществе можно выделить, сколько бы их ни было, но площадь их выявления будет громадной. В этой связи достаточно напомнить замечание П.В. Ричардса [1975], что в тропическом дождевом лесу плотность деревьев одного вида может составлять менее 1 экз/га. На этот пример можно, по-видимому, возразить, что концепции яруса и элемента леса предполагают взаимодействие особей внутри них. Но разве разумно ограничивать взаимодействия только областью непосредственного физического контакта растений, конкуренцией, аллелопатией и прочим? Деревья отдельного вида, размещенные в тропическом лесу с плотностью менее 1 экз/га, принадлежат к одной популяции, между ними осуществляется перекрестное опыление, они могут быть предметом особых хозяйственных интересов и т.д. В связи с этим уместно подчеркнуть, что ярус является структурной категорией не только вертикального расчленения, но и территориального порядка.

Из учебника в учебник и из сводки в сводку перепечатываются профильные диаграммы ярусов тропического леса Гайаны, опубликованные в свое время Ричардсом [1952]. По-видимому, немногие отдают себе ясный отчет, что упомянутые диаграммы в строгом смысле профилями древостоев не являются.

Из самого определения плотности (густоты) выводится формула:

$$n = pT,$$

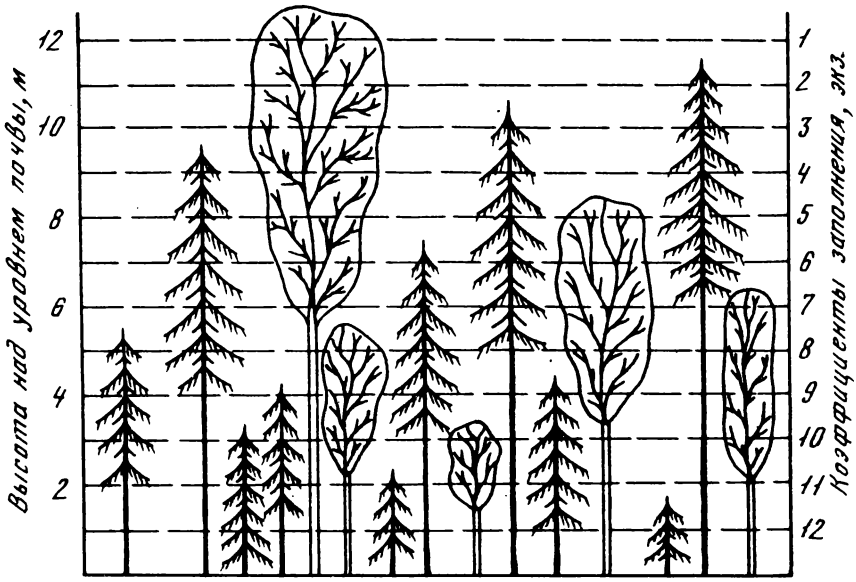
где n — число деревьев на единицу длины ленты шириной p в древостое с плотностью T. Например, при T = 800 экз/га и p = 0,3 м, n = = 24 экз. на 1000 м. Иными словами, при случайном размещении особей в нормальном спелом древостое число деревьев, лежащих на одной прямой, весьма невелико. Далее, если древостой пересечь вертикальной плоскостью, то контуры большинства пересекаемых ею деревьев

отразятся на ней не по максимальному их периметру, т.е. не по осям их симметрии. С учетом того, что кроны деревьев — это не сплошные тела, а ажурные конструкции, обладающие "сквозистостью" [Алексеев, Галанин, 1969], и что геометрические и аэродинамические свойства листьев, ветвей, крон и древесного полога обусловлены помимо всего прочего и глобальными геофизическими факторами [Тооминг, 1968; Brunig, 1970; Росс, 1975], напрашивается неутешительный вывод, что о свойствах истинных, т.е. геометрических профилей древостоев, науке известно удручающе мало. Наиболее слабым местом являются представления о свойствах древесного полога в его части, обращенной к поверхности почвы. Все это в настоящее время, особенно в связи с интересами радарной и космической съемки лесов, привлекает особое внимание к структуре древесного полога, т.е. приземного слоя атмосферы, заполненного кронами деревьев.

Весьма конструктивно теоретическое понятие "биогеоценотический горизонт", или "биогоризонт", предложенное Ю.П. Бялловичем [1960, 1969]. Биогоризонт — это элемент вертикального расчленения толщи фитоценоза, вторичный по отношению и к ярусности и к возрастной стратификации растительного полога. Биогоризонт — это слой, который неважно по каким, но по вполне объективным экологическим и фитоценотическим параметрам отличается от выше- и нижележащих слоев. Например, пространство между пологами крон основного и подчиненного ярусов в лесу, заполненное только отрезками стволов деревьев первого яруса, — это биогоризонт. И это правильно, поскольку такой слой по экологическим условиям, безусловно, отличается от слоев, занимаемых верхним и нижним ассимиляционными пологами, а главное ("природа не терпит пустоты"), — он заселен какими-нибудь специфическими формами живых организмов, может быть, и неспособными мириться с условиями смежных слоев.

В книге Ю.К. Росса [1975] приводится особенно много графиков вертикального распределения тех или иных характеристик фитоценозов. Данные такого рода постепенно и неуклонно накапливаются, и становится все более важным уверенно ориентироваться в их растущем многообразии. В связи с этим нами предложен новый способ количественного выражения представлений о вертикальной структуре фитоценозов [Плотников, 1971]. Речь идет о способе обработки и обобщения данных пробных площадей со сплошным или выборочным обмером высоты растений, протяженности крон и любых других характеристик, связанных с дифференциацией сообществ по вертикали.

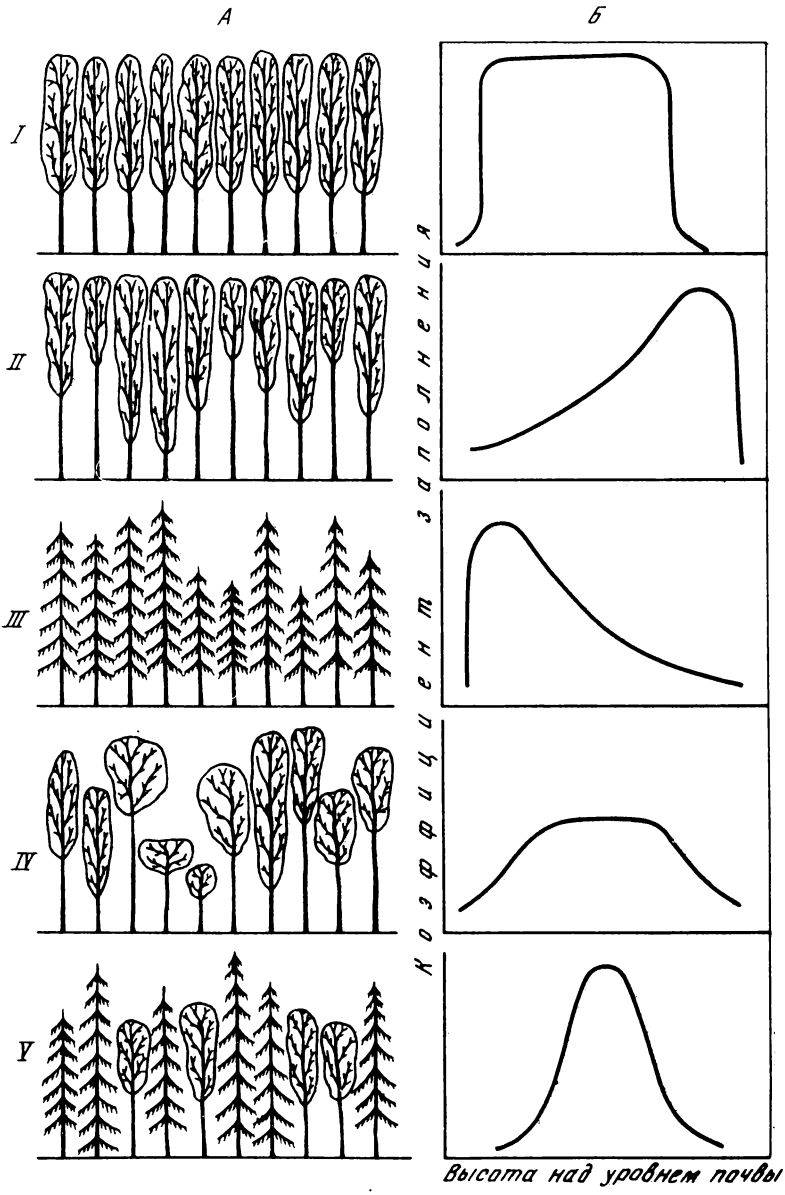
Если пересечь вертикальную толщу древостоя системой горизонтальных плоскостей, заложенных через определенный интервал, то ситуация в каждой из них будет одинакова, совершенно объективно отражая изменения в профиле древостоя. В качестве основной характеристики ситуации в плоскости можно избрать численность особей, обладающих в этой плоскости каким-то общим свойством. На рис. 6 в правую часть, напротив соответствующих отметок высоты над уровнем почвы, вынесена численность только тех особей, живые кроны



Р и с. 6. Принцип определения коэффициентов заполнения пространства кронами деревьев

которых пересекаются данной плоскостью. При этом дерево, имеющее большую протяженность кроны, будет учтено в бóльшем количестве плоскостей или интервалов, чем одинаковое по высоте дерево, но с меньшей протяженностью кроны. В целом же, благодаря тому, что каждое дерево имеет крону какой-то протяженности, общее число наблюдений значительно превысит численность наблюдаемых особей, что и составляет рациональное зерно способа. Вертикальную структуру фитоценоза при этом можно аналитически "развернуть" с любой степенью детальности и выразить ее в форме распределения условных дискретных количественных величин, которые мы именуем "коэффициентами заполнения". На практике распределение коэффициентов заполнения можно легко получить, пользуясь ведомостью обмера деревьев на пробной площади, если в ней, помимо высот, есть еще какие-нибудь характеристики деревьев, связанные с дифференциацией древостоя по вертикали (протяженность живых крон, протяженность бессучковой зоны, прирост по высоте и т.п.).

Итак, коэффициент заполнения в общем виде представляет собой численность особей на пробе или на единицу площади, обладающих каким-то заданным свойством, в любом разряде высоты над уровнем почвы. В конкретных случаях это могут быть коэффициенты заполнения пространства живыми кронами деревьев, кронами деревьев разных видов и форм, приростом деревьев по высоте или, напротив, отмершими за какие-нибудь периоды отрезками протяженности крон и, наконец, это могут быть показатели заселенности пространства по вертикали какими-либо видами животных. Основой для анализа и синтетической характеристики участка фитоценоза в любом случае будет распределе-



Р и с. 7. Типы вертикальной структуры древостоев

А — профильные диаграммы; *Б* — распределения коэффициентов заполнения пространства кронами деревьев; *I—V* — номера типов вертикальной струкруры (объяснения в тексте)

ние коэффициентов заполнения по разрядам высоты, выраженное в относительных величинах. Вполне очевидно, что этот способ выражения представлений может быть применен в сообществах не только древесных растений.

В развитие теоретических представлений о вертикальной структуре фитоценозов нами впервые предложена искусственная классификация типов вертикальной структуры (на примере древостоев). Для целей такой классификации считалось достаточным к числу основных ее элементов отнести изменчивость высоты деревьев и протяженности их крон. С учетом этих двух признаков в одноярусных древостоях можно выделить пять действительно элементарных типов вертикальной структуры (рис. 7). Условно и предварительно эти типы можно определить следующим образом.

I. "Абсолютно регулярная" структура, при которой варьированием высоты и протяженности крон деревьев можно пренебречь.

II. "Регулярная поверху" структура, при которой все деревья примерно одинаковой высоты, но существенно различаются по протяженности крон.

III. "Регулярная понизу" структура; деревья различаются по высоте, но основания крон у них расположены примерно на одинаковой высоте над уровнем почвы. Именно такую структуру древесного полога можно очень часто наблюдать в сообществах, подвергающихся систематическому выпасу скота, т. е. вблизи от населенных пунктов.

IV. "Диффузная" структура; деревья различаются по высоте, но довольно сходны по относительной протяженности крон, так что живой полог растянут в вертикальном направлении. На практике такие древостои называют "неярусными".

V. "Симметричная структура", при которой деревья различаются по высоте и протяженности крон, но середины последних расположены примерно на одном уровне, так что живой полог оказывается весьма компактным в вертикальном направлении.

Как показано на рис. 7, каждому из выделенных типов вертикальной структуры древостоев соответствует характерное распределение коэффициентов заполнения пространства кронами деревьев. На практике встречаются самые разнообразные комбинации перечисленных типов вертикальной структуры, однако именно это и заставляет, с одной стороны, как-то систематизировать все представления, а с другой стороны, формализовать их по типу демонстрируемых на рис. 7 графиков. Преимущества такого способа отображения информации о вертикальной структуре растительного полога или его отдельных частей заключаются в том, что здесь одновременно даются количественные параметры высоты растений, протяженности их полога и горизонта максимального сосредоточения фотосинтезирующей биомассы. Все эти данные, разумеется, выраженные в относительных величинах, вполне сравнимы для сообществ растений разных жизненных форм.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОСОБЕЙ, МОРФОГЕНЕЗ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ПРИРОДА СООБЩЕСТВ

Динамика численности организмов в сообществах рассматривается в самых разнообразных аспектах [Рубцов, 1947], но, как справедливо замечает Дж. Харпер [1964], ботаники во всех своих построениях уделяют ей гораздо меньше внимания, чем зоологи. В частности, ботаники чаще всего фиксируют внимание не на смертности отдельных особей, а на пластической реакции живых растений, связанной с загущением или разрежением ценоза, тем более что содержание понятия "особь" в ботанике нередко становится весьма неопределенным.

Поскольку факторы плотности и ее неоднородности внутри сообщества занимают во многих наших построениях центральное место, мы не можем оставаться равнодушными к моментам, связанным с изменчивостью этих факторов во времени. В частности, в интересах главным образом лесоведения нами разрабатывается концепция "путей развития растений в сообществе", обусловленных динамикой численности особей в непосредственном окружении каждой из них [Плотников, 1973]. Подробно и на конкретных примерах эти представления изложены в соответствующих разделах специальных глав. В данном контексте важно подчеркнуть, что фактам появления новых или, напротив, гибели старых ближайших соседей каждого древесного растения мы придаем громадное значение и пытаемся их учитывать при анализе внутриценозных взаимодействий. Одновременно уместно выделить ступени усложнения наших представлений о плотности: сначала идет плотность, понимаемая как средняя характеристика ценоза, далее плотность в аспекте ее неоднородности внутри ценоза и, наконец, неоднородность плотности, рассматриваемая в динамике. В этом есть своя логика, имеющая отношение к проблеме работы в целом.

В науке сложились понятия "архитектоника растений" [Раздорский, 1955] и "архитектоника растительного покрова" [Росс, 1975]. Напрашивается и промежуточное подразделение — "архитектоника фитоценозов". Нетрудно убедиться, что на любом из этих уровней структура растительных объектов исследуется как предпосылка для осуществления ими функции фотосинтеза. Элементарной единицей в этих исследованиях является лист или даже отдельный хлоропласт. Мы практически не идем глубже особи, т.е. для нас элементарной учетной единицей, как правило, является индивид, а структура фитоценоза оценивается прежде всего как предпосылка для выживания организмов при их сосуществовании. Можно считать наш подход одним из аспектов "архитектоники фитоценозов", но мы предпочитаем пользоваться понятием "морфология сообществ", обозначая последним пространственную структуру ценозов.

Если согласиться, что объяснение причин многообразия жизни ("…kausale Erklärung der Mannigfaltigkeit des Lebens"— Schönbach, 1962) является основной задачей биологии, то морфологию можно считать единственным источником начальных представлений об этом многообразии. Время показывает, что морфология в ее каузальном

и динамическом аспектах далеко не исчерпала своих возможностей применительно даже к низшим уровням организации жизни. Для сложных биологических систем, для высших уровней организации морфологический подход является также неизбежным этапом познания. Описательная морфология — каузальная морфология — динамическая морфология (морфогенез) — функциональная организация — такова, на наш взгляд, принципиальная схема развития общих представлений как о самых простых, так и о самых сложных биологических системах. В этом состоит единство биологической науки.

Процесс количественных и качественных превращений структуры фитоценозов можно обозначить понятием "морфогенез фитоценозов" и рассматривать его в сезонном (фенологическом), возрастном (многолетнем), историческом и эволюционном аспектах. Первый из них в связи с интересами фенологии наиболее хорошо изучен; он наиболее доступен непосредственному наблюдению. Морфогенез, сопровождающий возрастные изменения эдификаторов фитоценозов, определяется динамикой численности особей и морфогенезом индивидов; для расшифровки принципов функциональной организации сообществ он представляет наибольший интерес. Морфогенез в историческом аспекте связан с изменениями внешних условий жизнедеятельности сообществ (потепления — похолодания климата, аллювиальные процессы, пожары, рубки леса, мелиорации и т.д.) и протекает на протяжении жизни нескольких поколений растений (сукцессии). Наконец, эволюционный морфогенез отражает становление флоры, эволюционные преобразования физиологических функций и видов, а также процесс развития структуры сообществ в геологическом масштабе времени [Плотников, 1974]. Последний и является основным предметом нашего исследования.

Функциональная природа фитоценозов чрезвычайно сложна. Чтобы облегчить ориентирование, мы предлагаем выделять несколько типов функций. Прежде всего можно выделить органические функции, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность сообществ. К числу последних можно отнести такие, как формирование "элювиальноустойчивого растительного покрова" [Пономарева, 1970], самовозобновляемость и т.п. Далее можно выделить специфические функции, необязательные для жизнедеятельности сообщества, а приданные ему в связи с какими-либо общественными или хозяйственными интересами (например, защитная функция, эстетическая, санитарная, рекреационная и др.). Важно подчеркнуть, что структура сообществ исторически и эволюционно наиболее приспособлена для осуществления лишь органических функций, тогда как многие специфические функции, например, продуктивность по биомассе, несомненно, могут быть оптимизированы. Органические и специфические функции ценозов, в свою очередь, можно подразделить на общие и частные: первые выполняет все сообщество в целом, а вторые — лишь определенная категория растений. Например, функцию семеношения даже в абсолютно одновозрастных искусственных древостоях несут главным образом господствующие и содоминирующие деревья (I—II классов роста, по Крафту). Далее могут быть функции простые (элементарные, неделимые) и функции

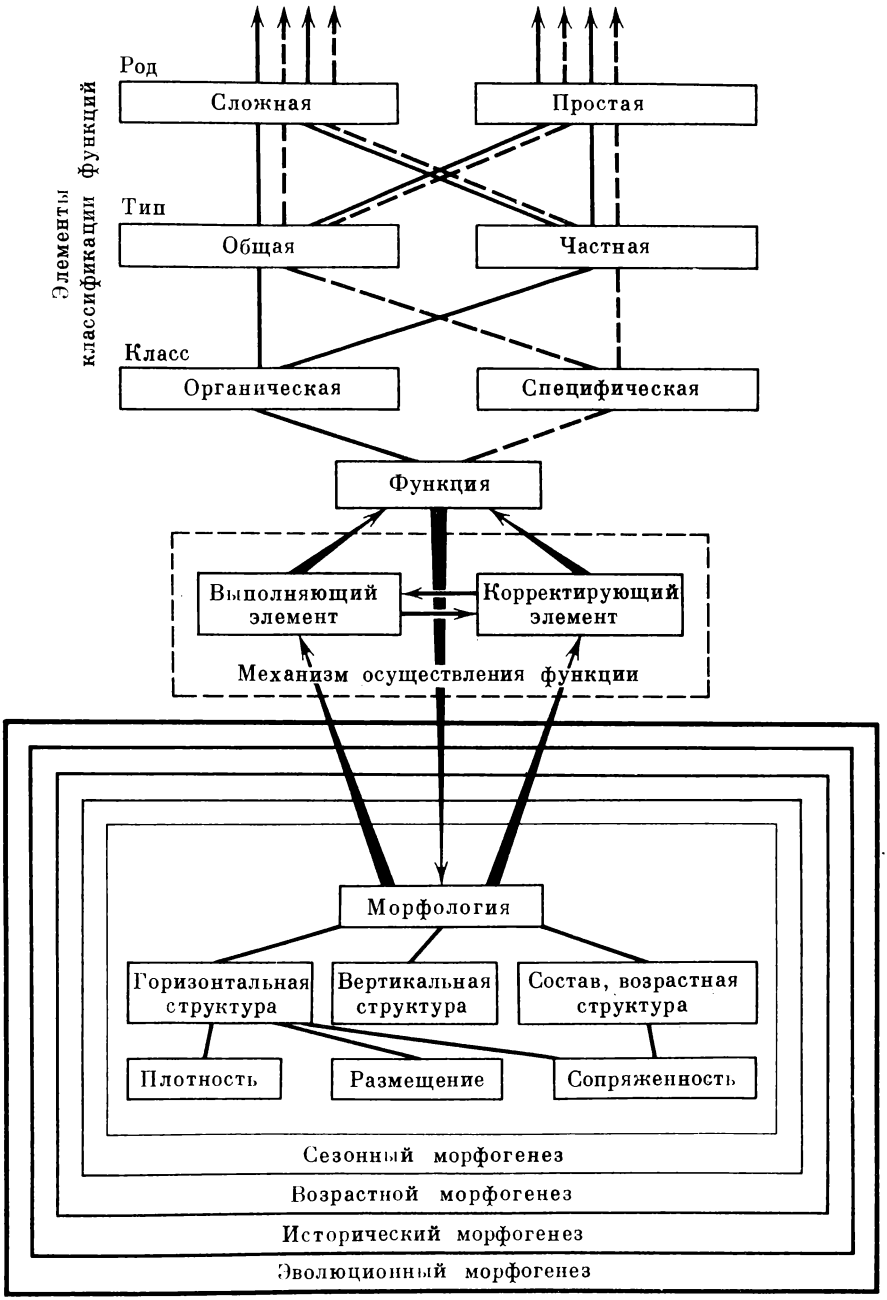


Рис. 8. Принципиальная схема представлений о морфологии, морфогенезе, классификации функций и структурно-функциональной организации древесного яруса лесных биогеоценозов

сложные. Например, функция самовозобновления складывается из опыления, семеношения, распространения семян, сохранения среды, благоприятной для выживания проростков и т.д. Само формирование определенной пространственной структуры есть одна из важнейших органических общих сложных функций сообщества.

Усилить или ослабить какую-либо функцию ценоза можно путем изменения его пространственной структуры, но связать проявления той или иной функции непосредственно с конкретной морфологической особенностью на практике нередко бывает весьма затруднительно. В этом случае полезно, не вдаваясь в детали механизма осуществления функции, выделить в ценозе по отношению к ней выполняющий и корректирующий служебные элементы. Выполняющий элемент — это категория особей, способных выполнять данную функцию наилучшим образом. Корректирующий элемент объединяет особи, которые по каким-либо причинам непригодны для этой цели, но своим присутствием влияют на жизнедеятельность индивидов выполняющего элемента. Оптимальная структура сообщества скорее всего достигается за счет выборочного изъятия части особей корректирующего элемента; лишь в отдельных, специальных случаях желаемый эффект достигается либо дополнением численности особей, либо направленным изменением морфогенеза индивидов.

Принципиальная схема изложенных представлений о соотношении категорий структурного и функционального порядка показана на рис. 8.

Мы не будем здесь разбирать разнообразный фактический материал, использованный в работе. Это будет сделано в соответствующих разделх специальных глав. В данном случае важно подчеркнуть лишь одно общее обстоятельство: помимо собственных полевых наблюдений, чрезвычайно полезными для нас были фактические (документальные) сведения о размещении особей в сообществах любого типа (лесных, травянистых, культуральных и т.д.), опубликованные разными авторами в самых различных контекстах. Мы глубоко убеждены, что в научной литературе накоплены необъятные фонды отрывочных эмпирических данных по любому аспекту естествознания.

Сплошь и рядом мы были вынуждены предпринимать самостоятельные шаги в чуждых для себя областях, за что рискуем заслужить осуждение узких специалистов. Единственное для себя оправдание мы находим в попытке побудить последних еще и еще раз посмотреть на свой объект под новым, подчас неожиданным углом зрения и поискать на уровне этого объекта отголоски, как правило, простых, но фундаментальных закономерностей, общих для всего живого.

Субъективная логика нашего исследования требовала рассмотрения структуры фитоценозов в ретроспективном плане, т.е. от современных наиболее сложных и высокоорганизованных форм сообществ к их эволюционным предкам. Мы все-таки решили следовать логике развития жизни на Земле, т.е. восходить по экспоненте от ее наиболее примитивных до современных форм.

Разумеется, общие, и тем более наши представления в части эволюции жизни на Земле пока еще фрагментарны и гипотетичны.

СТРУКТУРА ГРУППИРОВОК ПРОСТЕЙШИХ ОРГАНИЗМОВ

По аналогии, отнюдь не формальной, простейшие формы жизни нередко отождествляются с ее первичными формами. А если это действительно так, то, расположив известные представления о группировках примитивных организмов в определенном порядке, можно воссоздать картину становления организации сообществ вообще. В данной главе мы рассмотрим особенности группировок вирусов, бактерий, различных водорослей, грибов и лишайников. Несомненно, что именно в таких структурах были заложены предпосылки для появления жизни на суше Земли.

СТРУКТУРА ГРУППИРОВОК ВИРУСОВ

Постановка данного раздела в настоящей главе может вызвать негодование любого, кто задавался сакраментальным вопросом: "Что есть жизнь?", ведь вирус с достаточными формальными основаниями может быть отнесен и к "живому", и к "неживому", может быть назван и существом, и веществом. И если даже безоговорочно отнести вирусы к миру живых существ, то остается вопрос, зачем упоминать вирусы в книге о структуре сообществ растений.

Многие исследователи в настоящее время считают, что вирусы (и тем более бактериофаги) произошли из древнейших доклеточных форм, типа коацерватов, и в дальнейшем специализировались как паразиты, эволюционируя вместе со своими жертвами. Другие исследователи убеждены, что вирусы являются результатом эволюции жизнедеятельности организмов хозяина, а именно ферментами эндогенного происхождения. Как крайне ортодоксальная точка зрения интересны предположения, что вирусы есть "одичавшие" обрывки хромосом или молекул ДНК, "блуждающие гены" [Zwoff, 1950, 1953]. Но все-таки господствует мнение, что вирусы есть особая форма живых существ [Раутенштейн, 1974]. Характерно, что вирус почти не обогатил представлений о веществе, тогда как при изучении тончайших механизмов жизнедеятельности живых существ оказался чрезвычайно полезным инструментом. Что касается грани между растениями и животными, то на уровне сообществ микроорганизмов многие ее аспекты попросту стираются. Нас, разумеется, интересовали преимущественно вирусы, свя-

занные в своей жизнедеятельности с фототрофными организмами. Многие достижения вирусологии стали достоянием общей биологии и медицины. Мы разберем лишь некоторые формальные моменты, актуальные с нашей точки зрения.

В соответствии с природой их хозяев вирусы обычно подразделяются на три основные группы: вирусы растений, вирусы животных и вирусы бактерий (бактериофаги или фаги). Если исключить чрезвычайно сложный и динамический момент, когда вирус, внедрившись в живую клетку, начинает интенсивно размножаться, т.е. действительно проявляет все свойственные ему функции живого существа, то для всех трех перечисленных групп вирусов можно выделить четыре стабильных структурных состояния их группировок: рассеянное, регулярное (кристаллическое), латентное и культуральное.

С. Лурия и Дж. Дарнелл [1970] внеклеточную фазу вируса называют вирионом. Именно в форме вирионов как специализированных частиц, содержащих геном вируса и способных передовать его в живые клетки, вирусы и переживают пассивную стадию своего существования вне клетки, стадию "вещества" с потенциально инфекционными свойствами (рассеянное и кристаллическое структурные состояния). Латентным называется такое состояние вируса, когда он присутствует в клетках организма хозяина, но не вызывает никаких патологических симптомов. Культуральное состояние вирусов соответствует ситуации, когда вирусы содержатся в виде жизнедеятельной культуры.

По выражению У. Стенли и Э. Вэленса, "вирус абсолютно лишен собственных средств передвижения, и тем не менее это одно из самых непоседливых существ (или веществ?) на всей земле" [1963, с. 140]. В рассеянном состоянии одиночные вирионы какого-либо вида, вероятно, можно было бы найти почти в любой точке биосферы и в любой физической среде, где только в какой-нибудь форме присутствует жизнь, если бы существовали простые методы их обнаружения. Вирион представляет собой типичную броуновскую частицу. Диаметр вириона средних размеров достигает величины около 60 нм. так что его объем примерно в 10 000 раз меньше объема средней бактерии. Молекулярный вес известных вирионов колеблется от $2 \cdot 10^6$ (вирус-сателлит вируса некроза табака) до $2000 \cdot 10^6$ (вирус осповакцины; Лурия, Дарнелл, 1970).

О плотности рассеянных "популяций" вирионов можно судить только по косвенным данным; например, по плотности популяций или клонов бактерий, потенциально подверженных вирусным инфекциям. Бактерии находятся повсюду, причем до сих пор бактериофаги не обнаружены только у миксобактерий [Лурия, Дарнелл, 1970], а также у спирохет [Раутенштейн, 1974]. И те, и другие владеют уникальными среди бактерий способами передвижения (активным изгибаниям и сокращением тела), что определенно сближает их с простейшими животными, специфические вирусы для которых также не выявлены. Д.И. Никитин [1974] приводит следующие данные: в 1 $см^3$ даже глубинных вод содержится от 3 до 300 бактерий, в 1 $см^3$ воды из пресного водоема содержится уже примерно 1,4 млн. экз. микробов, а в дерново-

подзолистой почве — до 20 млрд. экз (до 1% по весу); в 1 г горной породы содержится 2—3 тыс. бактерий, а в нефтеносных породах — 30—100 млн. микробов на 1 г. Известно также, что выход ("рождаемость") фага варьирует от 5 до 20 000 экз. на одну пораженную клетку бактерии, а скорость его размножения достигает 300 экз. от одного исходного фага за 30 мин. Все эти обстоятельства, на первый взгляд, располагают к догадке, что плотность рассеянных фагов в перечисленных естественных субстратах может достигать, по крайней мере, величин того же порядка, что и численность бактерий. Однако большинство вирусов строго специфично по отношению к виду хозяина, сам факт высокой плотности бактериальных популяций говорит об их процветании, т.е., в частности, и о низкой пораженности бактериофагами, а кроме этого, в экологии на громадном и разнообразном материале установлено правило, прекрасно согласующееся с общими эволюционными концепциями, что устойчивая популяция паразита должна быть меньше, чем популяция хозяина [Одум, 1975]. Кроме этого, у многих видов бактерий для успешного заражения (инокуляции) достаточно одного фага на клетку. Таким образом, все косвенные данные говорят о том, что плотность рассеянных бактериофагов во всех естественных средах, где обитают бактерии, гораздо ниже, чем плотность популяций этих бактерий.

В сводке Р. Мэтьюза [1973], посвященной вирусам растений, упоминается много видов вирусов, естественные переносчики которых неизвестны, т.е. они распространяются чисто механическим путем. С другой стороны, Мэтьюз неоднократно подчеркивает, что, в отличие от бактерий и животных, для инфицирования растения необходимо чудовищное количество вирусных частиц (около 10^4—10^6 вирионов на одну клетку мезофилла). Кроме того, в настоящее время известны многокомпонентные вирусы растений, т.е. вирусы, у которых генетический материал распределен среди двух-пяти типов независимых вирионов. Чтобы индуцировать инфекцию, в последнем случае необходимо введение в одну и ту же клетку или, по крайней мере, в ряд смежных клеток, связанных плазмодесмами, одновременно частиц всех взаимосвязанных типов (с их обобщенным геномом), так что общая концентрация вирусных частиц при этом должна достигать уже 10^8—10^{10} экз. на одну клетку. В этой связи любопытны также сводные данные о валовом выходе очищенного вируса для различных групп растений, приводимые Мэтьюзом [1973]. Эта величина колеблется от 0,05 мкг на 1 г массы исходного материала для вируса желтой карликовости ячменя до 2000 мкг для вируса табачной мозаики (ВТМ). Р.С. Уильямс [1963] отмечает, что сильно пораженный лист растения табака содержит ВТМ до 10% от сухого веса самого листа. Имеются данные, что ВТМ в нестерильных экстрактах при комнатной температуре сохраняет свою инфекционность в течение 50 лет, а многолетнее растение, однажды инфицированное вирусом, обычно остается носителем этого вируса в течение всей своей жизни.

Все эти сведения вместе с фактом широкого распространения в природе вирусных заболеваний растений (Черемисинов, 1973) свидетельст-

вуют о том, что естественный фон рассеянных, свободно перемещающихся в различных физических средах вирионов должен быть чрезвычайно высок. В целом же экология вируса (и соответственно плотность его естественных потоков и группировок) жестко сопряжена с экологией хозяина и с экологией его переносчиков. Отсутствие в цикле жизнедеятельности вируса таких важных функций живых организмов, как питание и рост, использование для своего размножения готового материально-энергетического аппарата живых клеток сообщают частицам вируса в рассеянном состоянии черты предельной автономности, т.е. независимости от наличия в его окружении других идентичных или аналогичных частиц (кроме случая многокомпонентных вирусов). Можно считать, что система "вирус+вирус" или "множество рассеянных вирусов" в естественных условиях и в функциональном отношении неизмеримо менее целостна, чем система "вирус+клетка хозяина" или даже "(вирус+клетка хозяина) + (вирус+ клетка переносчика)." Открытие способности некоторых вирусов растений размножаться в организмах насекомых-переносчиков, как отмечают Лурия и Дарнелл [1970], представляет собой не столько семантическую проблему, сколько выдвигает благодатный объект для исследования весьма тонких аспектов эволюции вирусов, растений и насекомых. Можно добавить, что система "растение+вирус+насекомое" в данном случае несомненно является категорией биоценологического порядка и требует соответствующего подхода.

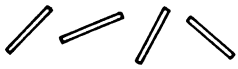
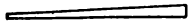
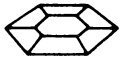
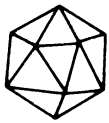
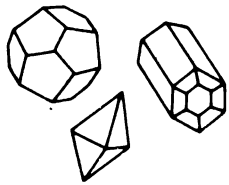
Одним из удивительнейших свойств вирусов является их способность формировать кристаллические агрегаты как внутри пораженной клетки, так и вне ее. Важнейшими предпосылками для этого служат: во-первых, правильная, зачастую кристаллическая форма вирусных частиц; во-вторых, исключительная однородность вирионов одного вида по форме, величине и молекулярному весу. Благодаря электронной микроскопии строение вирусов изучено весьма обстоятельно, при этом установлено, что сборка вирусной частицы из молекулы ДНК или РНК и определенного числа белковых молекул осуществляется по строгим геометрическим законам. Чаще всего вирусные частицы представляют собой квазисферические тела или правильные многогранники. Объясняя, почему вирионы многих вирусов имеют форму икосаэдров, известный специалист в области ренгеноструктурного анализа белков Дж. Кендрью утверждает, что "... тут все дело в экономии — экономии генетической информации", а поскольку принцип максимальной экономии вещества и энергии соблюдается на всех уровнях структурно-функциональной организации живого, приведем его рассуждения полностью: "Вирусная частица должна весь обмен веществ клетки хозяина перевернуть вверх дном; она должна заставить зараженную клетку синтезировать многочисленные ферменты и другие молекулы, необходимые для синтеза новых вирусных частиц. Все эти ферменты должны быть закодированы в вирусной нуклеиновой кислоте. Но количество ее ограничено. Поэтому для кодирования белков собственной оболочки в нуклеиновой кислоте вируса оставлено совсем немного места. Что же делает вирус? Он просто использует много раз один и тот же участок нуклеиновой

кислоты для синтеза большого числа стандартных молекул — строительных блоков, объединяющихся в процессе автосборки вирусной частицы. В результате достигается максимальная экономия генетической информации. Остается добавить, что по законам математики для построения наиболее экономичным способом замкнутой оболочки из одинаковых элементов нужно сложить из них икосаэдр, который мы и наблюдаем у вирусов" [1968, с. 107].

Из литературных источников, упоминаемых в данном разделе, мы извлекли сведения, касающиеся формы вирионов и формы образуемых ими кристаллов. На рис. 9 без соблюдения масштаба показаны эти сведения в обобщенном виде для наиболее изученных групп вирусов в порядке усложнения их организации. Из рисунка видно, что форма кристаллических скоплений вирионов довольно жестко детерминирована формой самих вирионов. Так, вирионы в виде гибких палочек или нитей вообще не образуют кристаллических конструкций, а наиболее сложноорганизованные фаги, благодаря наличию у них продольной оси симметрии и неравноценности полярных концов частицы, способны формировать только плоские или пластинчатые кристаллы (паракристаллы). Можно лишь предполагать у сложных фагов способность к образованию сферических полых конструкций и плоских спиралей.

Вирусные кристаллы образуются из десятков тысяч и даже миллионов вирусных частиц, причем кристаллизоваться может только идеально чистый препарат вируса. По замечанию Э. Синнота, "многие биологи пытались найти связь между формой и симметрией кристаллов и организмов, но эти исследования вообще были довольно бесполезны [1963, с. 173]. В ситуации с кристаллами вирусов это утверждение несправедливо. Мы знаем, что вирусы — живые существа, функциями которых являются выживание и размножение, поэтому кристаллическая структура их скоплений (колоний), по-видимому, как-то связана именно с этими функциями. Есть сведения, что кристаллические внутриклеточные включения ВТМ менее стабильны, чем аморфные, во всяком случае по отношению к pH субстрата, но в аморфных группировках, по мере их "старения", появляются небольшие кристаллические агрегаты ВТМ [Мэтьюз, 1973]. Кристаллизация позволяет разместить в определенном объеме пространства максимальное количество субъединиц (экономия пространства), и это, по-видимому, благоприятствует выживанию вирионов в экстремальных условиях. Об этом говорят многочисленные факты исключительной долголетней устойчивости кристаллических препаратов вирусов. Неясно лишь, как способствует кристаллическая структура колоний размножению вирусов и вообще какова энергетическая природа кристаллизации группировок вирионов.

Латентное состояние вирусных группировок у бактериофагов связано с явлением лизогении. При этом так называемый умеренный фаг присутствует в клетках бактерий, но в серии поколений не обнаруживает себя, т.е. своих агрессивных свойств. Известно, что геном (ДНК или РНК) умеренного фага, лишенный белковой оболочки и называемый

Вирусы	Форма вирионов	Форма кристаллических агрегатов
Фаги кишечной и синегнойной бактерий, вирус полосатости гороха, вирус желтухи свеклы	Гибкие палочки или нити	Кристаллические образования неизвестны
ВТМ, вирус полиэдроза тутового шелкопряда	Желтые прямые палочки 	I. Игольчатые  II. Паракристаллы III. Гексагональные 
Радужный вирус долгоножки, аденовирусы, вирусы группы герпеса, вирусы полиомиелита, желтой мозаики турнепса, раневых опухолей, мелкие фаги	Квазисферическая (икосадельтоэдры) 	Гексагональные кристаллы; бипирамиды, дакекаэдры, октаэдры 
Крупные фаги	Деформированный икосаэдр	Паракристаллы, можно предполагать наличие сферических кристаллов (полых) и плоских спиралей

Р и с. 9. Наиболее распространенные формы вирионов и их кристаллических агрегатов

профагом, прикрепляется к хромосоме бактерии-хозяина, репродуцируется вместе с ней и передается таким образом ее многочисленному потомству, которое образует при этом лизогенный клон. Число профагов в одной клетке варьирует от двух до четырех, таким образом численность и плотность умеренных фагов в латентном состоянии пропорциональны численности и плотности соответствующей лизогенной бактериальной колонии. Иногда, при случайном разрушении (лизисе) некоторых клеток, профаг начинает вести себя как обычный продуктивный (литический) фаг, т.е. "одевается" в белковую оболочку и репродуцируется в количестве 100—300 экз. на клетку. Есть предположения [Раутенштейн, 1974], что лизогения является результатом длительной сопряженной эволюции микробов и фагов, эволюции их взаимного приспособления. Латентные вирусы обнаружены у многих видов растений и животных, а также и у человека [Стэнли, Вэленс, 1963]. Эти вирусы способны сохраняться даже в нескольких поколениях высших организмов, не обнаруживая себя, однако активация их некоторыми агентами и мутации время от времени могут приводить к фатальным последствиям. Природа взаимодействия латентного вируса с клетками хозяина далеко не столь проста, как у бактерии и умеренного фага [Лурия, Дарнелл, 1970], однако естественно предполагать, что численность и плотность латентных вирусов в организме растения или животного пропорциональны численности и плотности в нем живых клеток.

Культуральное состояние вирусных группировок изучено весьма подробно, особенно у бактериофагов, что совершенно естественно, поскольку это почти единственный доступный для экспериментальной практики способ увидеть вирус "за работой". Для этого обычно производится рассев по поверхности агаризованной питательной среды в чашке Петри около миллиона бактериальных клеток и одновременно в культуру вносится несколько сот фаговых частиц. Культура интенсивно размножающейся бактерии покрывает поверхность агара сплошным однородным непрозрачным слоем, образуется так называемый бактериальный газон. Благодаря же лизирующей деятельности фагов в этом газоне появляются округлые пустоты, которые называют бляшками, стерильными пятнами или негативными колониями. В такой колонии обычно содержится от 10^6 до 10^9 частиц фага, причем считается, что более мелкие фаги из центра инфекции распространяются быстрее и образуют поэтому более крупные бляшки [Стэнли, Вэленс, 1963]. У некоторых фагов колонии могут достигать в диаметре 10 мм и более, а сам процесс формирования культуры длится всего несколько часов. Культура бактерии, зараженная фагом, представляет собой подлинное сообщество со всеми присущими ему атрибутами. Это наиболее просто организованное из всех известных науке естественных и экспериментальных типов сообществ и, пожалуй, наиболее хорошо и в разнообразных аспектах изученное. Оно много послужило интересам биохимии, микробиологии и медицины, а при соответствующем подходе может оказаться чрезвычайно полезным объектом для разработки некоторых теоретических основ учения о сообществах.

Всего за 30 мин вирусная частица в живой клетке дает в среднем около 300 идентичных частиц. Частицы размножаются путем самореплликации, т.е. исходная частица служит матрицей для построения следующей частицы, затем они обе образуют свои копии и т.д. Известно, что после проникновения в клетку вирусный геном в течение примерно 6 мин как бы бездействует (латентный период инфекции) и лишь потом начинается бурное "строительство". С учетом этих сведений показан процесс увеличения потомства вируса в течении 30 мин после его внедрения в клетку.

Время от момента инокуляции, мин	0	6	9	12	15	18	21	24	27	30
Численность вирусных частиц, экз.	1	1	2	4	8	16	32	64	128	256

Из самого принципа построения видно, что процесс "удвоения" вирусного генома длится именно около 3 мин (если бы он занимал 2 мин, то через 30 мин при такой прогрессии образовалось бы 4096 частиц). Естественно, что сборка вирусных геномов сопровождается формированием на них белковых оболочек (капсидов). В зависимости от размеров бактерий и готовых фагов, прежде чем клетка разрушится (лизируется), в ней успевает образоваться от 80 до 20 000 фагов [Лурия, Дарнелл, 1970], готовых к самостоятельным действиям. Соответственно продолжительность жизни инфицированной клетки может варьировать от 25 до 50 мин. Последующий лавинообразный процесс развития колонии вируса в принципе, по-видимому, происходит циклически.

Номер цикла	I		II		III	
Время от момента инокуляции, мин.	6	30	36	60	66	90
Численность вирусных частиц, экз.	1	256	256	65 536	65 536	4 294 967 296

Сама колония вируса при более тонком анализе, как правило, обнаруживает кольцевую (радиальную) структуру, обусловленную циклической периодичностью размножения фага и усугубленную в отдельных случаях так называемым ореолом, т.е. кольцом обедненной культуральной среды. Образование ореола становится вполне понятным, если учесть, что материал для образования новых вирусных частиц полу-

чается главным образом из веществ, поглощаемых бактериями после заражения [Стэнли, Вэленс, 1963].

Морфологические признаки культуральных колоний вирусов (размеры, форма, характер поверхности и границ колонии, текстура и прозрачность бляшек) во многих случаях служат надежными критериями для видовой идентификации вирусов и выявления мутантных клонов. Можно сказать, что функция роста, отсутствующая у одиночных вирусов, реализуется на уровне их элементарных сообществ (колоний) в определенной зависимости от культуральной, т.е. экологической среды. Можно полагать, что отдельные колонии вирусов в культуре вступают между собой в некоторые взаимодействия. Многочисленные фотографии вирусных колоний на культуральных средах, опубликованные в разнообразной специальной и популярной литературе, представляют в этом смысле интересный фактический материал, который только нужно суметь соответствующим образом использовать.

Г.Стент в книге У.Стэнли и Э.Вэленса [1963] пишет, что каждый исследователь бактериальных вирусов ежедневно просматривает тысячи вирусных бляшек. Мы же рассмотрим детально две фотографии из раздела, написанного Стентом.

На рис. 43 [Стэнли, Вэленс, 1963, с. 90] показана культура, судя по тексту, фага Т2 кишечной палочки. Да это не так уж и важно, как то, что это реальная экспериментальная культура. В чашке Петри диаметром 9,8 см случайным образом размещаются 110 видимых простым глазом колоний фага. Исключив площадь краевой зоны шириной около 5 мм, где колонии не видны, по-видимому, из-за отсутствия темной подложки, а также площадь сегмента, не вместившегося в рамках рисунка, можно рассчитать что в среднем на одну колонию фага в данной культуре приходится 48 мм^2 поверхности субстрата, т.е. круг радиусом около 4 мм. Если теперь вокруг каждой колонии описать окружность данного радиуса и посчитать число колоний внутри круга, то можно убедиться, что в силу случайного размещения колоний это число, которое мы и обозначаем понятием "показатель или класс плотности", варьирует от 1 до 7. Число 1 обозначает, что внутри круга нет других колоний, кроме рассматриваемой, а число 7 — что данную колонию в пределах этого круга окружают еще 6 колоний. Диаметр колоний фага в данной культуре варьирует от 1,3 до 2,9 мм (коэффициент вариации 16%), таким образом, измерив диаметры колоний и сгруппировав их по классам плотности, можно определить зависимость размеров колоний от их взаимного расположения (размещения) в культуральной среде, что мы и сделали.

В табл. 2 показаны данные, характеризующие зависимость площадей колоний фага от их размещения в культуре № 1, на примере которой проделаны все предыдущие рассуждения, а также в культуре №2, сведения о которой заимствованы из того же источника (Стэнли, Вэленс, 1963, с. 86, рис. 40).

Из таблицы отчетливо видно, что присутствие в ближайшем окружении той или иной колонии фага других аналогичных колоний заметно влияет на ее рост, что совершенно естественно, поскольку вещест-

Таблица 2

Зависимость площадей колоний вируса от их размещения в культуре

Признак	Класс плотности							Итого в среднем
	1	2	3	4	5	6	7	
				Культура №1				
Число колоний	25	37	23	4	3	4	3	99
Средний диаметр колонии, мм	1,95	1,95	1,85	1,68	1,78	1,61	1,50	1,88
Средняя площадь колонии, $мм^2$	2,98	2,98	2,69	2,22	2,49	2,03	1,77	2,77
				Культура №2				
Число колоний	59	100	67	38	10	5	—	279
Средний диаметр колонии, мм	2,11	2,06	1,95	1,83	1,62	1,79	—	1,99
Средняя площадь колонии, $мм^2$	3,49	3,33	2,98	2,63	2,06	2,52	—	3,11

во для построения фагов в конечном счете черпается из окружающей среды. В частности, наибольшими размерами характеризуются бляшки, поблизости от которых нет других колоний. Связь между размерами бляшек и классом плотности почти линейная. Само распределение численности колоний по классам плотности приближенно соответствует типу случайного размещения особей. Из данных таблицы можно, в частности, сделать важный для экспериментальной практики вывод, что в строгом эксперименте, где размеры фаговых колоний служат основой для отбора, начальное размещение фаговых частиц по субстрату должно быть регулярным, иначе всегда есть опасность ошибочных заключений. Можно сделать и более общий вывод, что методы анализа взаимодействия между особями в сообществах высших растений вполне применимы и на уровне культуральных вирусных группировок.

Особый интерес представляют смешанные культуры вирусов, т.е. ситуации, когда культуральная популяция бактерий заражена несколькими видами фагов. Вполне очевидно, что здесь при некоторых модификациях продемонстрированный выше подход позволяет исследовать аспекты конкурентного исключения и взаимодействия вирусных колоний. Вероятно, немало любопытного можно обнаружить при столь же

формальном исследовании контактных зон между смежными колониями вирусов. Культуральные группировки вирусов, по-видимому, в принципе не так уж сильно отличаются от разнообразных некротических вирусных образований на листьях растений в естественной обстановке, следовательно, и там формальный количественный подход к исследованию сулит определенные перспективы, но все это уже сугубо специальные вопросы. В данной же ситуации достаточно заключить, что культуральные группировки вирусов характеризуются определенными свойствами, сближающими их с ценозами в самом широком биоценотическом понимании последних. Вирусные колонии растут за счет трансформации вещества и энергии из окружающей среды через посредство бактерий или клеток культуры тканей. Вирусные колонии взаимодействуют между собой. Совокупность вирусных колоний таким образом обладает всеми основными функциями сообщества. Соответственно структура совокупности вирусов колоний на едином субстрате характеризуется в принципе теми же показателями, что и структура высших типов сообществ (видовой состав, плотность и размещение особей, возрастная структура, тип взаимодействия между особями и т.д.), только элементарной структурной и функциональной ячейкой (особью) вирусного сообщества является отдельная колония (клон) вируса.

Подведем некоторые итоги. В рассеянном состоянии совокупности вирионов характеризуются сравнительно низкой плотностью, отсутствием активности и взаимодействия между вирионами, которые в данном случае являются типичными броуновскими частицами и подчиняются статистическим закономерностям. В кристаллическом состоянии плотность вирионов в агрегатах предельная; при отсутствии биологической активности предполагается физическое взаимодействие между вирионами, как между всякими частицами, организованными в кристаллическую решетку. В устойчивом латентном состоянии (при лизогении) плотность вирусов пропорциональна плотности клеток в зараженном организме, геном вируса ведет себя как структурная частица хромосомного аппарата клетки. В культуральном состоянии плотность группировок вирусных частиц высокая, вирионы организованы в колонии (клоны), каждая из которых ведет себя биологически активно, как особь в сообществе, т.е. растет и взаимодействует с соседними колониями и опосредованно — с субстратом.

Можно, конечно, просто присоединиться к рационалистической точке зрения нобелевского лауреата Дж. Кендрью, что вопрос о том, что живые вирусы или нет, является "...вопросом удобства: можно считать и так и этак — принципиальной разницы не будет; спор решается в зависимости от определений и поэтому утрачивает всякий интерес" [1968, с. 99]. Анализ, однако, позволяет несколько конкретизировать общие представления. Так, вирусные группировки в рассеянном, кристаллическом и латентном состоянии с определенными основаниями можно отнести к миру неживой природы. Что касается культурального состояния (и аналогичного состояния, типа некрозов, в природной обстановке), то его полезно отнести к компетенции науки о живом, и в частности науки о системах живых организмов, т.е. экологии или биогео-

ценологии. С глубоким внедрением и развитием биоценологического подхода к природе вируса, возможно, получит более конструктивное освещение не только вопрос о его происхождении, но и о происхождении жизни вообще. Как заметил по этому поводу другой нобелевский лауреат У.Стэнли, "По-видимому, вирусы дадут также массу ценных сведений для изучения эволюции, т.е. процесса развития всей жизни на Земле. Мы лишь недавно осознали, что эволюция должна была начаться за миллиард или более лет до того, как на Земле появились какие-либо формы жизни" [Стэнли, Вэленс, 1963, с. 228]. Впрочем, мы еще вернемся к обсуждению этого вопроса в последующих разделах и в заключительной части данной главы.

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ЦЕНОЗЫ

В соответствии с трехвековой традицией систематики бактерии всегда и почти безоговорочно относились к царству растений. Лишь на протяжении последних 15—20 лет, в связи с развитием всех отраслей естествознания, все более настойчиво пробивала себе дорогу концепция независимого таксономического положения бактерий. В настоящее время господствует представление о системе четырех царств органического мира, в которой бактерии принадлежат к подцарству Бактерий (Bacteriobionta) царства Дробянок (Michota) надцарства Доядерных или Безядерных организмов (Procariota) [Тахтаджян, 1973, 1974а; Красильников, Дуда, 1974]. Современная систематика бактерий чрезвычайно сложна, ведь известно уже более 2500 видов микроорганизмов. По оценкам же некоторых специалистов, это составляет лишь 1/10 бактериальной "флоры" Земли (Бароян, 1975).

Постановка данного раздела в настоящем исследовании продиктована следующими тремя обстоятельствами: во-первых, бактерии по многим гипотезам являются древнейшими обитателями Земли, а тем более суши; во-вторых, бактерии (исключая вирусы и риккетсии) наиболее примитивно устроены, а следовательно, их сообщества также должны обладать какими-то примитивными чертами; и в-третьих, бактерии имеют громадное значение в материально-энергетическом балансе современной биосферы, а стало быть, представления о жизнедеятельности бактерий требуют развития всеми доступными средствами и в самых разнообразных аспектах.

Американским палеонтологом Э.С. Баргхорном [1972] исследованы древнейшие (докембрийские) отложения: формация Фиг-Три в Южной Африке, формация Ганфлинт-Айрон в Северной Америке и формация Биттер-Спрингс в Центральной Австралии. Абсолютный возраст формации Фиг-Три достигает более 3,2 млрд. лет, а в ее отложениях обнаружены палочковидные бактерии, названные Eobacterium isolatum, и прообразы современных синезеленых водорослей, типа коккоидов, названные Archaeosphaeroides barbertonensis. В отложениях Ганфлинт-Айрон, возраст которых около 2,0 млрд. лет, найдено уже восемь родов примитивных микроорганизмов, включающих 12 видов. В породах Биттер-Спрингса (возраст около 1,0 млрд. лет) найдены зеленые водоросли, т.е. насто-

ящие эукариоты (организмы, обладающие клеточным ядром и способные к митотическому делению). Комментируя статью Э.С. Баргхорна, К.Б. Кордэ [1972] отмечает, что еще раньше в Южной Африке были найдены структуры возрастом 2,86 млрд. лет, достоверно указывающие на существование в то время фотосинтезирующих организмов. Все эти сенсационные находки можно понимать как указание на то, что эволюция микроорганизмов и соответственно эволюция структурно-функциональной организации их группировок началась много раньше самых нижних абсолютных геохронологических датировок этих находок.

Нас, разумеется, интересуют главным образом фототрофные, т.е. фотосинтезирующие, так называемые пурпурные и зеленые бактерии, поскольку именно они формируют сообщества автотрофов простейших и, что более важно, по-видимому, древнейших типов. Эта группа бактерий уже немало послужила задачам исследования физиологических механизмов и эволюции фотосинтеза. Природу этих бактерий, вероятно, весьма полезно рассмотреть и с фитоценологических позиций.

В настоящее время известно около 50 видов фототрофных бактерий самых разнообразных морфологических и экологических типов, объединяемых в порядок Rhodospirillales, включающий два подпорядка: Rhodospirillineae (пурпурные бактерии) и Chlorobiineae (зеленые бактерии) [Кондратьева, 1974]. Среди них есть неподвижные и подвижные формы, движение последних обеспечивается жгутиками. Все они — типичные водные организмы, хотя в небольших количествах почти всегда содержатся в почве. Размеры бактерий по диаметру или толщине колеблются от 0,3 до 15 мкм, а длина палочковидных бактерий отдельных видов может достигать 50 мкм и более. Эндоспор фототрофные бактерии не образуют, размножаются бинарным делением, у некоторых видов наблюдается почкование.

В физиологическом отношении почти все виды бактерий рассматриваемого порядка являются строгими анаэробами и облигатными фототрофами (как автотрофными, так и гетеротрофными), а морские виды также и облигатными галофитами (присутствие NaCl в субстрате для них обязательно). Фотосинтез у пурпурных и зеленых бактерий осуществляется без выделения кислорода. Как установлено Ван-Нилем [Van Niel, 1931], он происходит следующими возможными способами:

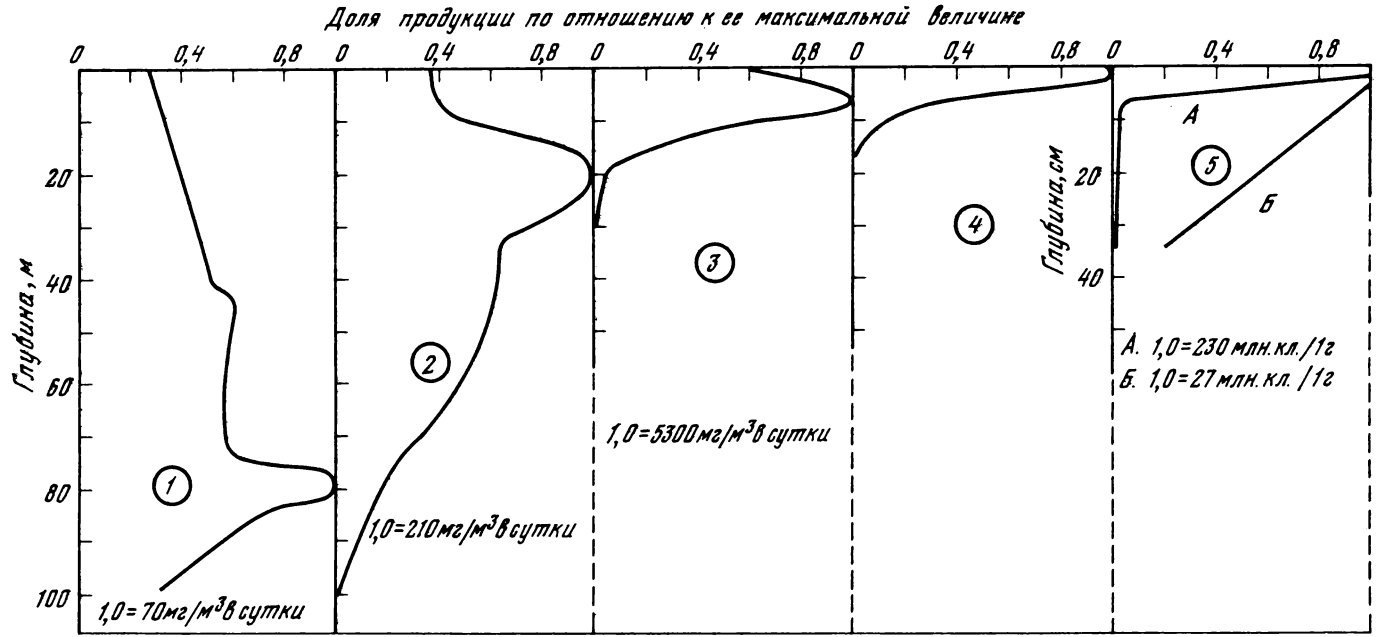
$$2CO_2 + H_2S + 2H_2O \xrightarrow{\text{свет}} 2(CH_2O) + H_2SO_4;$$

$$CO_2 + 2H_2 \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O) + H_2O;$$

$$CO_2 + CH_3CHOHCH_3 \xrightarrow{\text{свет}} (CH_2O) + CH_3COCH_3,$$

где (CH_2O) — сокращенный символ органических веществ.

Скорость размножения бактерий в культуральных средах колоссальна. Известный французский микробиолог Ж. Моно еще в 1942 г. указывал, что размножение бактерий прямо пропорционально количеству энергетического компонента в культуральной среде. Изобретение хемостата — установки для непрерывного культивирования микроорганизмов [Monod, 1950; Novic, Szilard, 1950] — позволило, в частности, испытать потенциальные способности различных бактерий к размножению в самых разнообразных средах.



Р и с. 10. Вертикальная структура бактериопланктона и его продуктивность

1 — в экваториальной зоне Тихого океана, по данным М.Е. Виноградова [1971]; *2* — в открытом океане северо-западной Атлантики, по данным Р. Карри [Currie, 1958]; *3* — в прибрежных водах северо-западной Атлантики, по данным Р. Карри [1958]; *4* — в озерах умеренной зоны северного полушария ["Биологическая продуктивность северных озер", 1975]; *5* — в некоторых типах почв, по данным С.В. Егоровой и Т.И. Алексахиной [1974]; *А* — темно-серая лесная почва; *Б* — солонцовая почва

Считается, что бактерии в культуре делятся в среднем через 20 мин, т.е. потомство одной клетки за 6 часов может достигнуть более 0,25 млн.экз. [Вилли, Детье, 1974]. И.И. Гительзон с сотрудниками [1973] в опыте продолжительностью 28 часов установили, что длительность первой генерации бактерий (Photobacterium belozerskii) в хемостате составила 50 мин, но после 12-часового периода адаптации время жизни одного поколения сократилось до 4—5 мин и на этом уровне стабилизировалось до конца эксперимента. Таким образом, адаптация длилась на протяжении 50 генераций бактерий, а всего за время эксперимента в рассматриваемой нелимитирующей среде сменилось около 260 поколений бактерий. Эти "рекордные" данные действительно потрясают, но в природе, в естественных условиях (in situ), разумеется, все происходит иначе. Абсолютные значения скорости размножения и соответственно плотности сообществ микроорганизмов in situ зависят от многих факторов и сильно колеблются, но в целом они, по-видимому, на порядки величин ниже, чем в культурах.

С.Н. Виноградский [1970] предложил in situ различать автохтонные и зимогенные микроорганизмы. Первые довольствуются низким содержанием питательных веществ в субстрате, и плотность их популяций относительно стабильна. Вторые, напротив, весьма чувствительны к недостатку питания, и плотность их популяций резко возрастает лишь в моменты повышения содержания питательных веществ (например, известное всем "цветение воды"). В определенном соответствии с этим подразделением У.Дж. Вибе [1975] предлагает различать "непрерывные" и "прерывистые" местообитания микроорганизмов, в зависимости от характера поступления в них питательных веществ. Так, к прерывистым системам из-за неравномерного поступления опада относится нулевой горизонт почвы в лесу. К этому же типу местообитаний относятся многие реки и озера. Примерами непрерывных типов среды являются илистые субстраты, анаэробные условия внутри желудков животных и открытый океан. В конечном счете во всех местообитаниях жизнедеятельность бактерий так или иначе связана с водой и все они в этом смысле являются водными организмами.

По данным морских микробиологов [Zobell, 1963; Wood, 1965], средняя плотность населения бактерий в открытом океане составляет менее 1 экз. на 1 л воды, тогда как в прибрежных водах она может достигать 10^8 клеток на 1 мл. Лимитирующим фактором в данном случае является главным образом содержание в воде фосфатов и нитратов [Богданов, 1975]. Следует подчеркнуть, что в результате исследований советских океанографических экспедиций представления о роли бактериопланктона океанской пелагиали в настоящее время глубоко пересматриваются [Виноградов, 1971].

Благодаря сравнительно устойчивой стратификации водной толщи распределение популяций микроорганизмов в ней характеризуется определенной вертикальной структурой. Представления об этой структуре можно формализовать в виде графиков, где по вертикальной оси откладываются глубины, а по горизонтальной — плотность, удельная биомасса либо продукция интересующей группы организмов в соответствующем слое воды, выраженные в относительных величинах (сравните с нашим "коэффициентом заполнения пространства"). На рис. 10 построены такие гра-

фики для бактериопланктона в экваториальной зоне Тихого океана, по данным М.Е. Виноградова [1971]; в открытом океане и в прибрежных водах северо-западной Атлантики, по данным Р. Карри [Currie, 1958]; в озерах умеренной зоны северного полушария (показан лишь обобщенный тип кривой), по материалам многих авторов, опубликованным в книге "Биологическая продуктивность северных озер" [1975], а также для микробного населения некоторых типов почв Теллермановского опытного лесничества [Егорова, Алексахина, 1974]. Вдоль этого, в некоторой степени "естественного ряда" структур можно, при желании, проследить множество тенденций и градиентов, которые вряд ли случайны. Следует добавить, что бактериальные сообщества образуют в биосфере действительно непрерывную живую пленку. Толщина этой пленки колеблется от 11 034 м (Марианская впадина) до нескольких миллиметров в горных и арктических пустынях.

При анализе тонкой структуры бактериальных ценозов обращает на себя внимание чрезвычайно распространенная способность бактерий формировать многоклеточные агрегаты. Так, Ю.И. Сорокин [1966] показал, что около $^1/_3$ естественного морского бактериопланктона представлено агрегатами величиной более 3–5 мкм, которые главным образом и выедаются животными-фильтраторами. Трудно, разумеется, согласиться, что агрегированность бактериопланктона существует лишь "для удобства" фильтраторов. Гораздо логичней предполагать, что она обусловлена какими-то внутренними функциональными моментами организации бактериальных ценозов.

На рис. 11 нами обобщены сведения об основных типах бактериальных группировок. Для этого использованы данные большой группы авторов, опубликованные в книге "Жизнь растений" (т.1).

На схеме прежде всего отражено то обстоятельство, что наиболее примитивным и исходным для всех остальных известных в настоящее время типов бактериальных группировок, на наш взгляд, являются случайные группировки неподвижных (передвигающихся пассивно), лишенных жгутиков, не образующих эндоспоры, имеющих форму кокков или полиморфных, иногда даже лишенных оболочек клеток, например Micrococcus или Mycoplasmatales.

Следующую ступень типов бактериальных группировок составляют агрегаты, связанные непосредственно с характером деления неподвижных клеток и "нерасхождением" их после деления. Здесь выделяется ряд: Diplococcus или Methylococcus (двойные клетки) – Gaffkya (тетрады) пластинки из клеток, типа образуемых Thioredia rosea,– пакеты или кубы из клеток (Pediococcus, Thiosarcina rosea). Далее "слепую ветвь" образуют розетки клеток (Blastobacter или Selliberia carboxydohydrogena). Особое положение занимают также конгломераты клеток или клетки-колонии, образующиеся неправильным дроблением исходной клетки (Mycococcus).

В определенном смысле прогрессивный ряд образуют сферические клетки, делящиеся в одной плоскости, что приводит к формированию цепочек (типа Streptococcus или Clorobium limicola), затем пучков из цепочек (Metallogenium или Thiospirillum pistiense) и, наконец, довольно слож-

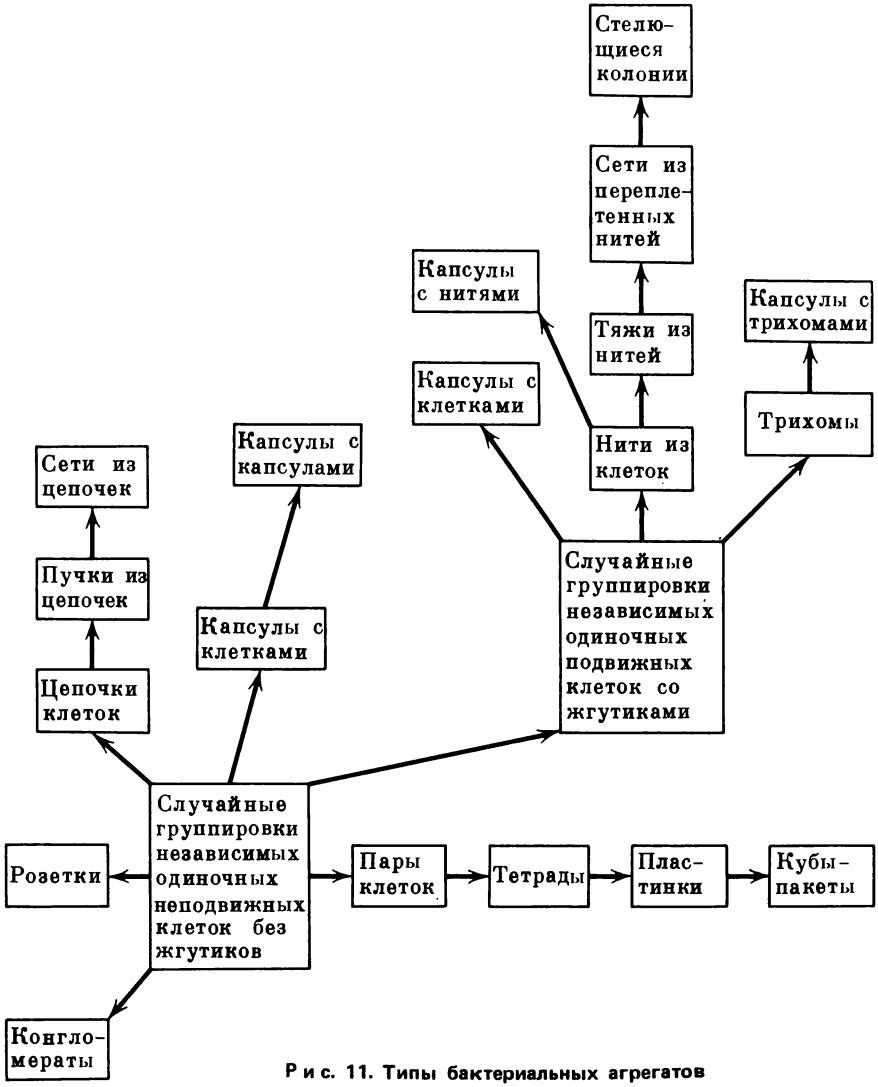


Рис. 11. Типы бактериальных агрегатов

ных сетей из цепочек, открытых у некоторых типов анаэробных бактерий. Важным приспособлением неподвижных клеток к условиям их существования являются также слизистые капсулы, вмещающие множество клеток (например, Amoebobacter либо зооглеи у Thiobacterium, либо так называемые везикулы у клубеньковых бактерий бобовых), или объединения мелких капсул первого порядка в более крупные агрегаты, как это происходит у Siderocapsaceae.

Происхождение жгутиков, этих довольно сложных двигательных органоидов у простейших микроорганизмов, является в настоящее время

предметом оживившейся и, по-видимому, плодотворной дискуссии, имеющей отношение к симбиогенетическому объяснению возникновения эукариотов (клеток, содержащих ядро) и некоторых клеточных органелл (Мережковский, 1909а; Козо-Полянский, 1924; Margulis, 1970; Тахтаджян, 1973). Речь идет действительно о "величайшем событии в органической эволюции", об одном из самых таинственных ее моментов. В нашей, безусловно, сугубо статической схеме (см. рис. 11) этот момент отражен выделением мощной, весьма прогрессивной ветви усложнения структуры бактериальных агрегатов, берущей начало от случайных группировок независимых, одиночных, подвижных клеток, снабженных жгутиками (например, Bacillus cereus, B. mesentericys, Rhodopseudomanas, Azotobacter, Clostridium). Из таких подвижных клеток иногда образуются независимые слизистые многоклеточные капсулы (типа Thiocapsa roseopersicina), а главное, намечается линия: нити клеток, иногда активно подвижные (например, Sphaerotilus natans, Beggiatoa, Caryophanon, Rhodomicrobium vannielii) — тяжи из нитей (Bacillusymycoides) — сети из переплетенных нитей (Pelodictyon clathratiforme, Thiodictyon elegans — стелющиеся колонии активно и согласованно подвижных клеток (типа Dictiobacter, Cyclobacter, Teriobacter). Нити некоторых видов способны также группироваться в агрегаты, типа капсул (влагалища у Leptothrix ochracea), причем нити и отдельные клетки могут покидать и возвращаться (?) в агрегат. Не вполне ясно положение трихонем, т.е. многоклеточных организмов, занимающих промежуточное положение между синезелеными водорослями и бактериями [Пешков, 1966], способных иногда группироваться в слизистых капсулах (типа Thioploca).

Предложенная схема, безусловно, очень груба и поверхностна, поскольку нас интересовали главным образом формальные структурные моменты. Тем более поражают в ней некоторые общие и, вероятно, не случайные, а генетические тенденции. Так, слева направо и снизу вверх отчетливо прослеживается повышение устойчивости, биохимической активности и подвижности агрегатов, спорообразующей способности клеток, а также уровня их экологической и функциональной специализации. Эволюционное значение агрегации представляется двояким: во-первых, именно в форме микроагрегатов бактериям облегчались внедрение в новую среду, приспособление к жизнедеятельности в сложных многовидовых ценозах и выживание в экстремальных условиях; во-вторых, агрегация могла быть существенной предпосылкой для дифференциации и специализации клеточных органелл, а также возникновения симбиотических отношений между разными группами микроорганизмов. Действительно, нетрудно представить себе положение крохотных частиц одного вида, буквально "затертых" в агрегате клеток другого вида, и возникающую для них при этом альтернативу: либо симбиоз или паразитизм, либо гибель. Разумеется, эти рассуждения являются лишь догадкой, но в целом представляется вполне основательным убеждение, что агрегированность бактерий является весьма полезным приспособлением и выработалось в результате длительной эволюции структурно-функциональной организации микробных ценозов.

В целом хорошо известно, что бактериальные культуры лучше всего растут при определенной, так называемой М-концентрации бактерий, специфичной для каждого вида [Жданов, Выгодчиков, Ершов и др., 1967]. При плотности популяции выше или ниже М-концентрации деление клеток приостанавливается, хотя питательных веществ в культуральной среде вполне достаточно. Физиологический механизм этого явления, так же как и феномена подвижности колоний некоторых видов бактерий на твердых субстратах [Африкян, 1974], изучен пока еще слабо, но во всяком случае зависимость жизнедеятельности бактериальных ценозов от фактора плотности можно считать абсолютно доказанной. В связи с этим чрезвычайно заманчивым представляется более тонкое исследование действия фактора плотности, т.е. зависимости роста культуры от размещения бактериальных колоний, как это было сделано нами в предыдущем разделе для культуральных колоний вирусов. Наиболее интересным было бы сравнение культуральных сообществ автотрофных и гетеротрофных типов бактерий. К сожалению, мы не могли найти подходящих для такого анализа материалов (нужны фотографии культуральных ценозов, состоящих по крайней мере из 100—120 отдельных и четко различимых бактериальных колоний). Тем более уместно попытаться более детально и формально рассмотреть взаимодействие бактериальных колоний в зонах непосредственного контакта между ними.

То обстоятельство, что бактериальные колонии на твердой культуральной среде возникают из точек, начинают расти одновременно и прирост биомассы в них откладывается в виде концентрических колец, сообщает структуре колоний и контактным взаимодействиям между ними характер явлений, подчиняющихся строгим геометрическим закономерностям. Без особого преувеличения можно сказать, что на уровне именно сообществ законы геометрии в столь "чистом виде", пожалуй, больше нигде не проявляются (исключая лишайники), хотя и действуют повсеместно. У нас еще будет возможность отметить завуалированное, затушеванное, размытое их проявление в сообществах других форм прикрепленных к субстрату организмов. В связи с этим абстрактный анализ структуры культурального бактериального ценоза представляет некоторый интерес. Мы не сомневаемся, что у математиков для аналогичных случаев имеется великолепный методический аппарат, но большинство биологов им не владеет.

Различия в размерах колоний бактерий одного вида в одной культуре, по-видимому, определяются главным образом неодинаковой по каким-то случайным причинам скоростью деления клеток и задержками этого деления. Рассмотрим графические модели процесса взаимодействия двух смежных колоний при их контакте в культуре (рис. 12). Подразумевается, что рост колоний в зоне их соприкосновения прекращается. Если скорости радиального роста смежных колоний одинаковы, то граница их контакта прямолинейна, как это показано на рис. 12, *I*, независимо от того, равномерно, с ускорением или с замедлением растут эти колонии. На рис. 12, *II*, 12, *III* и 12, *IV* показан процесс взаимодействия между колониями А и Б, когда скорости их радиального роста постоянны, но различаются вдвое. Колонию Б во всех случаях будем именовать погло-

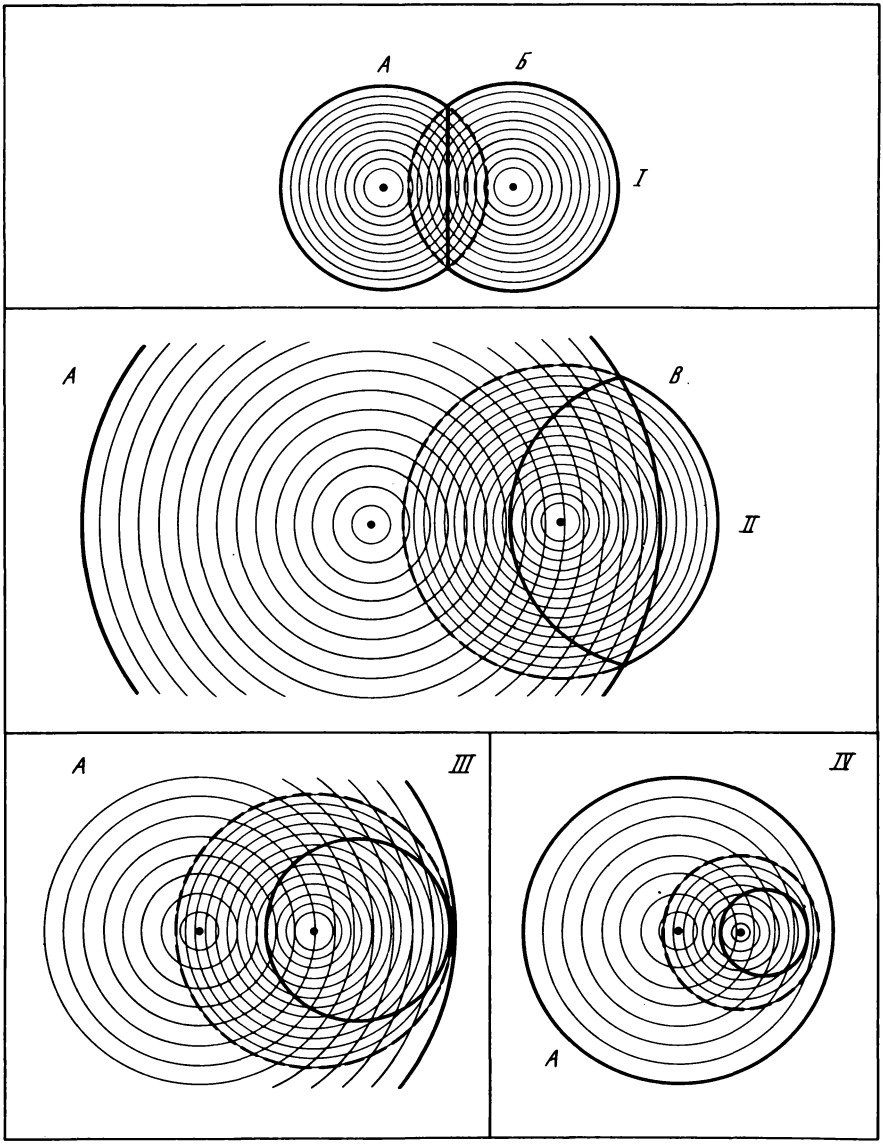


Рис. 12. Форма пространственного взаимодействия смежных бактериальных колоний А и Б

I — когда скорости радиального роста колоний одинаковы; *II–IV* — когда скорости роста различаются вдвое, а колонии находятся на разных расстояниях одна от другой. Сплошной толстой линией показаны реальные границы колоний, пунктиром обозначено состояние границ при отсутствии исключающего взаимодействия колоний

щенной. Анализ чертежей позволяет сделать следующие заключения: 1) если скорости роста двух смежных колоний неодинаковы, то граница контакта между ними дугообразная; 2) при полном "поглощении" одной из двух смежных колоний обе колонии имеют форму круга; 3) размеры поглощенной колонии зависят от расстояния между исходными центрами колоний: чем дальше она расположена, тем больше она "успевает вырасти", прежде чем ее поглотит более мощная колония; 4) диаметр поглощенной колонии равен тому диаметру, который бы она имела, полностью прекратив свой рост в момент соприкосновения со смежной колонией, т.е. она продолжает расти, но абсолютного приращения ее площади больше не происходит; 5) геометрический центр поглощенной колонии смещается от ее истинного (начального) центра на величину, равную половине ее радиуса.

Все перечисленные пункты можно было бы сопроводить и строгим доказательством, но они вполне очевидны и из чертежей. Гораздо важнее отметить следствие из этих построений, что колонии, возникшие из нескольких генотипически идентичных клеток, расположенных в одной точке, в принципе не должны отличаться по размерам от колоний, возникших действительно из одной клетки. Аналогичные построения с имитацией ускорения или замедления роста колоний показывают, что установленные выше принципы сохраняют свое значение и там; в любом случае размеры и смещение центров поглощенных колоний пропорциональны разнице между скоростями роста смежных колоний, только при некоторых условиях поглощенная колония может принимать овальную форму. Подводя итог этому краткому экскурсу в область геометрии на плоскости, следует заметить, что подобный анализ структуры колоний в смешанных культурах бактерий, вероятно, помог бы разобраться в некоторых сложных аспектах межвидовых отношений в бактериальных ценозах.

Резюмируя раздел в целом, хотелось бы выделить и подчеркнуть следующие основные моменты. На протяжении длительного отрезка органической эволюции бактериальные ценозы в структуре биосферы согосподствовали с водорослями [Камшилов, 1974]. В силу их широкой биохимической специализации бактерии выполняли разнообразные функции по утилизации и концентрации рассеянных биогенных веществ и даже в морской толще могли быть пионерами освоения новых и разнообразных экологических ниш. В процессе эволюции бактериальных ценозов, по-видимому, вырабатывалась и совершенствовалась чрезвычайно важная структурная способность бактерий формировать устойчивые внутриценозные многоклеточные агрегаты, которая не только позволила им успешней осваивать новые экологические ниши и выживать в экстремальных экологических условиях, но и создавала, особенно в агрегатах, покрытых слизистой оболочкой, совершенно новый тип биогенной среды. Возможно, последнее обстоятельство могло быть весомой предпосылкой для установления устойчивых симбиогенетических отношений между специализированными группами микроорганизмов. В современной биосфере функции бактериальных ценозов многократно умножились от обязательного участия в материально-энергетическом балансе сложных естественных биологических систем вплоть до включения их в качестве основного

функционального компонента в разнообразные промышленно-технологические циклы. Вместе с тем бактерии остались наиболее примитивно устроенными живыми организмами, а следовательно, в их сообществах, как естественных, так и искусственных, универсальные законы жизнедеятельности живых систем и сосуществования организмов, в том числе и далеко не познанные, выступают в наиболее обнаженном и доступном для исследования виде.

СООБЩЕСТВА ВОДОРОСЛЕЙ

В систематике низших растений в настоящее время происходит глубокая и, по-видимому, прогрессивная по своим последствиям ревизия сложившихся представлений, и это в первую очередь относится к таксономическому положению водорослей [Jeffrey, 1971; Тахтаджян, 1973, 1974а]. Прежде всего считается целесообразным доядерные формы водорослей выделить в подцарство Цианей или синезеленых водорослей (Cyanobionta) царства Дробянок (Michota) надцарства Доядерных организмов (Procaryota). Все остальные типы водорослей объединяются в царстве Растений (Vegetabilia или Plantae) надцарства Ядерных организмов (Eucaryota), но здесь особые подцарства образуют Багрянки, т.е. багряные или красные водоросли (Rhodobionta), а также Настоящие водоросли (Phycobionta), объединяющие в себе несколько десятков тысяч видов собственно зеленых, диатомовых, бурых, харовых и прочих типов водорослей.

Как подчеркивает П.М. Жуковский [1964], водоросли (и даже бактерии) нельзя безоговорочно относить к примитивным организмам, поскольку морфологически они устроены довольно сложно. В связи со способами размножения наличие хотя бы весьма кратковременной водной фазы в жизненном цикле водорослей в любой среде совершенно обязательно. В отложениях упомянутой в предыдущем разделе формации Фиг-Три найдены остатки организмов, подобных современным синезеленым водорослям; таким образом, эволюция водорослей как группы фототрофных и аэробных организмов, жизнедеятельность которых сопровождается выделением свободного кислорода, продолжается по крайней мере на протяжении 3,2 млрд. лет. По сравнению с бактериями водоросли характеризуются значительно более узким спектром биохимических функций, сосредоточенных вокруг фотосинтеза, и это обстоятельство оказалось решающим в формировании состава атмосферы, благоприятного для развития высших форм жизни на Земле: "...весь кислород атмосферы Земли имеет, как сейчас доказано, фотосинтетическое происхождение" [Семененко, 1977, с. 10]. Благодаря фотосинтезу, в котором и до сих пор значительное участие принимают водоросли, весь кислород атмосферы в современную геологическую эпоху обновляется каждые 2000 лет [Кроми, 1968].

В силу почти исключительно фототрофной физиологической специализации водорослей область их активной жизнедеятельности в океане, в отличие от вездесущих бактерий, простирается на глубину не более 100 м (эвфотическая зона), а на суше иногда сокращается до микроскопических пленок на том или ином косном и биогенном субстрате. Тем не менее локальная плотность популяций водорослей и их биологическая про-

дуктивность в благоприятных условиях достигают чрезвычайно больших величин. Здесь играет роль уже не только скорость деления клеток (как у бактерий), но и разнообразие способов размножения (половое, бесполое, вегетативное), а также широкое распространение быстрорастущих многоклеточных и прикрепленных к субстрату форм. Рекордные во многих отношениях показатели, вероятно, принадлежат все-таки одноклеточным диатомовым водорослям (Bacillariophytina). Прежде всего они насчитывают около 6000 видов. Размножаясь преимущественно путем деления, которое происходит в среднем через 36 часов, диатомеи могут образовывать громадные по площади скопления (поля) с плотностью до 0,20—0,25 млн. экз. на 1 л воды как в южной Атлантике, так и на севере Тихого океана [Оммани, 1963; Кроми, 1968]. По данным упомятутых авторов, площадь диатомовых илов в Мировом океане достигает 26 млн. км^2, а толщина слоя этих илов (трепелов) в отдельных местах достигает от 1000 до 5700 м.

По данным М.М. Голлербаха [1977], при летнем "цветении" воды в некоторых водохранилищах плотность скоплений синезеленых водорослей составляет до 1,0 млн. клеток в 1 см^3 воды, так что в прибрежных зонах они образуют густую кашу. Отсюда проще всего представить, какую громадную роль играли водоросли в геологическом прошлом нашей планеты, а также каково их значение в современных крупномасштабных океанических круговоротах вещества и энергии [Беклемишев, 1973].

После этой краткой преамбулы, соблюдая принцип предыдущих разделов и работы в целом, сосредоточим основное внимание на структурных особенностях водорослевых ценозов. Как и раньше, рассмотрим прежде всего способы агрегирования водорослей.

На рис. 13 обобщены сведения о форме водорослей и их агрегатов, преимущественно по материалам П.М. Жуковского [1964].

В современных гипотезах доядерные (прокариотические) синезеленые водоросли выводятся от фотосинтезирующих бактерий, типа пурпурных, содержащих хлорофилл "а" [Петров, 1977в]. Таким образом, исходным типом для всех форм водорослей являются, по-видимому, неколониальные, свободно взвешенные в субстрате одноклеточные водоросли планктона (например, Trichodesmium, Chlamydomonas, Chlorococcum, Chlorella, Cosmarium, Closterium, Pinnularia viridis). Вероятно, из этого типа как слепая ветвь эволюции образовались бентические формы с неклеточным неветвящимся талломом (типа Vaucheria и Botrydium), а затем и формы со сложным, чрезвычайно дифференцированным неклеточным талломом или слоевищем, типа Caulerpa. Мощную, явно прогрессивную ветвь структурного совершенствования образуют нитчатые многоклеточные слизистые водоросли планктона, типа Oscillatoria. Отдельные их представители способны формировать из нитей крупные слизистые колонии в виде комков или клубков (такие, как Nostoc, или Spirogyra). От нитчатых планктонных форм произошли, вероятно, бентические формы с нитчатым неразветвленным талломом (типа Ulothrix, Erythrotrichia и Oedogonium), иногда агрегирующимся в пучки (Nemalion) и шнуры (Chorda). К этой ветви принадлежат бентические формы с дихотомически ветвящимся

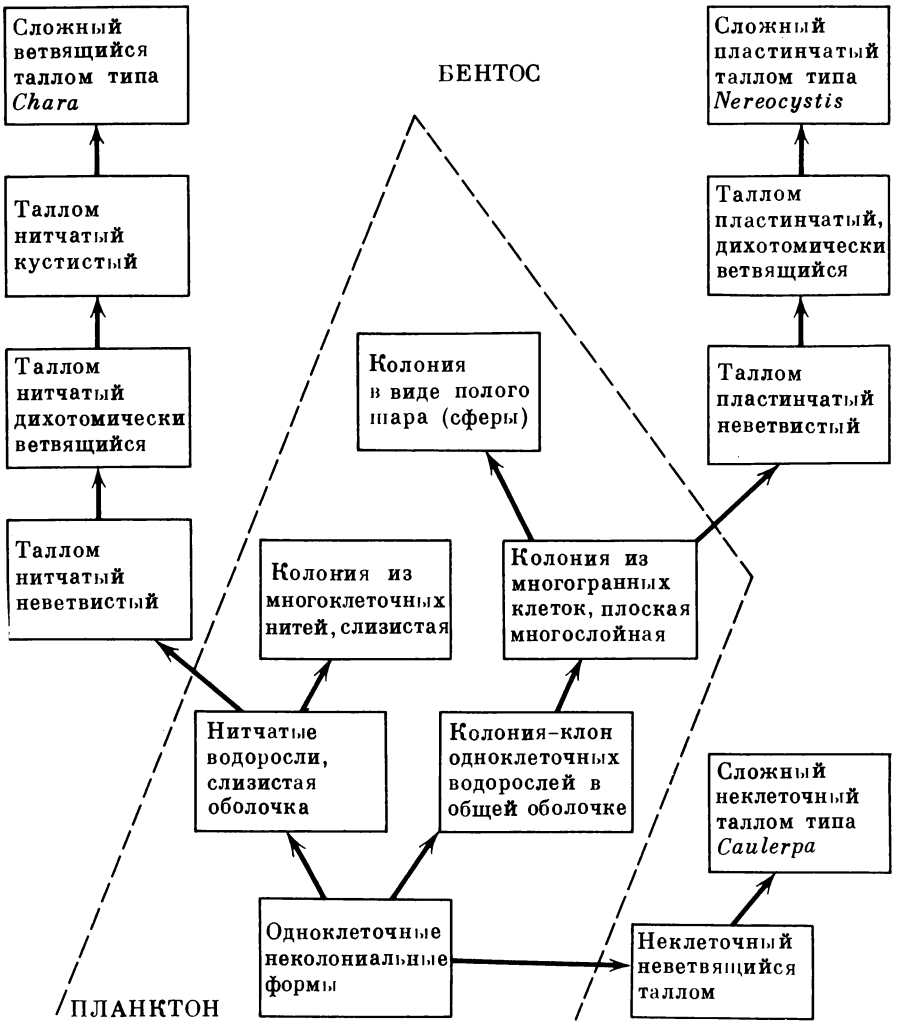


Рис. 13. Морфологические типы водорослей и их агрегатов

нитчатым талломом (Ectocarpus, Cutleria), с многоразветвленным кустистым талломом (Cladophora, Callithamnion) и, наконец, чрезвычайно сложные талломы, типа Chara. Другая столь же мощная ветвь структурного усложнения может быть построена по линии: колония — клон (ценобий) одноклеточных планктонных водорослей в общей оболочке (как у Gleocapsa minor) — плоская монослойная колония (типа Pediastrum) — колония в виде полого шара или сферы (типа Volvox). От плоских колоний, вероятно, берут начало бентические формы водорослей с пластинчатым неветвистым талломом (Ulva, Laminariales и Porphyra), с дихотомически разветвленным слоевищем (типа Fucus vesiculosus), а также с многолопастным сложным талломом, типа Nereacystis.

В целом представители начальных звеньев этой схемы относятся к планктонным формам, среди которых значительное место занимают и синезеленые водоросли, а конечные звенья представлены исключительно высшими бентическими формами. Разумеется, предложенная формальная схема структурного усложнения не может претендовать на объяснение каких-либо генетических или эволюционных моментов, хотя некоторые тенденции прогрессивного совершенствования способов размножения, и в частности полового процесса, дифференциации и специализации тканей, а также усложнения структурно-функциональной организации не только индивидов, но и формируемых ими сообществ, просматриваются здесь вполне отчетливо.

Совершенно естественно, что представители низших типов одноклеточных неколониальных и колониальных водорослей по структурной организации своих группировок недалеко ушли от бактерий. В этом смысле достаточно даже просто сравнить рис. 11 и 13. В связи с задачами нашего исследования особый интерес представляют структурные особенности группировок высокоорганизованных бентических форм водорослей, типа Chara, Nitella или Caulerpa. К сожалению, традиционные полевые геоботанические методы для исследования бентических водорослевых сообществ мало годятся. Можно лишь полагать, что с развитием техники дешифрирования материалов и аэрофотосъемки водных поверхностей соответствующие геоботанические подходы окажутся весьма полезными. Нам приходится пользоваться фрагментарными либо случайными данными.

Морфоанатомические и кариологические особенности харовых водорослей привлекали внимание специалистов еще в конце прошлого века, а краткое изложение современных представлений о тонкой цитологии харовых можно найти в книге М.А. Пешкова (1966). Харовые водоросли широко распространены в бентических сообществах как морских, так и пресных водоемов. Они могут довольствоваться весьма небольшими количествами кислорода и умеренной освещенностью, благодаря чему способны расти на значительных глубинах, так что в экологии они часто даже служат индикаторами нижней границы литоральной зоны [Одум, 1975]. Для харовых также характерна потребность в кальции, поскольку $CaCO_3$ откладывается в механических тканях таллома, таким образом они являются и типичными кальциефилами среди водных организмов. Все натуралисты, которые имели дело с харовыми водорослями, единодушно отмечают их потрясающее внешнее (морфологическое, но не морфогенетическое) сходство с хвощами. Практически это сходство распространяется и на структуру рассматриваемых типов растений. Харовые водоросли образуют плотные компактные синузии в смысле Х. Гамса [Gams, 1918], т.е. одновидовые сомкнутые группировки, достигающие 50 и даже 200 см по высоте [Пешков, 1966], обладающие определенной фитоценотической стратификацией. Синузии харовых, как и прочих типов прикрепленных к субстрату бентических водорослей, дают убежище для множества прикрепленных и малоподвижных видов более мелких водных организмов из мира растений, животных и промежуточных филогенетически древних

форм, типа динофлагеллят и прочих [Одум, 1975]. По замечанию М.М. Голлербаха, "в условиях интенсивного освещения обычно вырастают невысокие растения с многочисленными, тесно скрученными побегами; при рассеянном свете — вытянутые немногочисленные стебли. Образование компактных дерновин характерно и для мест с беспокойной водой, испытывающей частые волнения" [1977б, с.348].

Подчеркивая морфогенетическую негомологичность структурных образований харовых (а также бурых и красных) водорослей соответствующим органам высших растений, сплошь и рядом приходится признавать их полное функциональное подобие. Таким образом, не вдаваясь в анализ многочисленных и фундаментальных цитологических, кариологических и морфогенетических различий между видами прикрепленных к субстрату многоклеточных водорослей и высших сосудистых растений, следует отдавать себе ясный отчет, что корни форм сообитания или сосуществования прикрепленных к субстрату фототрофных многоклеточных и высокоспециализированных организмов, корни структурной организации их сообществ уходят еще в протерозойскую эру, где берут начало отдаленные предки хоровых водорослей [Пешков, 1966].

Неклеточная водоросль Caulerpa, образующая плотные заросли в Средиземном море, замечательна чрезвычайно высокой структурно-функциональной дифференциацией своего таллома. Отдельное стелющееся растение Caulerpa достигает величины 100 см, хотя состоит по существу из одной единственной клетки. При этом оно имеет ползучий "стебель" или "корневище", растущее одним концом. От корневища в субстрат внедряются многочисленные дихотомически ветвящиеся ризоиды. На коротких "черешках" сидят крупные (до 20 см в длину) перистолопастные "листья" с элементами параллельного жилкования. На "листьях" формируются специальные органы (гаметангии), в которых созревают изогаметы. Прочность всего тела гарантируется "арматурой" в виде многочисленных перекладин между противоположными стенками клеточной оболочки. Таким образом, в строении тела этой водоросли достигается полная морфологическая и функциональная аналогия с высшими сосудистыми растениями, а структуру группировок Caulerpa без особых натяжек можно уподобить структуре синузий, образуемых спорофитом некоторых видов плаунов и папоротников. В связи с изложенным уместно напомнить слова выдающегося отечественного геоботаника Л.Г. Раменского: "Можно ли постигнуть удивительный механизм растительного тела, позабыв, что он выработался долгим и извилистым путем эволюции? — То же и в случае коллективного организма, именуемого растительной формацией" [1918,с. 86]. Весьма характерно, что "...бентосные водоросли, растущие в условиях движения воды, получают преимущества по сравнению с водорослями в тихих местах" [Петров, 1977а, с.55].

Наиболее мощные по своим пространственно-временным параметрам бентические группировки образуют бурые водоросли, которые по своему значению в океанических экосистемах, по замечанию Ю.Е. Петрова [1977б], аналогичны покрытосеменным растениям суши. По данным

П. Дювиньо и М. Танга [1973], биомасса наиболее продуктивных фукусовых зарослей, расположенных вдоль калифорнийского побережья, достигает 90—150 ц/га в сухом весе, при средней годичной продукции около 20 ц/га. В знаменитом Саргассовом море, сложенном плавучими водорослями Sargassum fluitans и S. natans, средняя биомасса водорослей в сухом весе составляет всего 0,026 ц/га.

В структурном отношении заросли бурых водорослей представляют особый интерес, поскольку во многих приморских странах являются предметом промышленной эксплуатации. Наилучшего развития такие водоросли достигают на глубине 6—15 м [Петров, 1977б]. С точки зрения геоботаники пространственная структура этих зарослей наиболее замечательна, пожалуй, именно тем, что она регулярно (один или два раза в сутки) кардинальнейшим образом перестраивается в связи с приливно-отливными ритмами, амплитуда которых в отдельных случаях достигает 15 м. В часы отлива заросль превращается в бесформенную груду переплетенных слоевищ, предоставленных действию всех атмосферных сил. В часы прилива слоевища расправляются, ценоз принимает вполне "классическую" форму, т.е. восстанавливаются стратификация полога и размещение особей. Аналоги такому "регулярно-нестабильному" состоянию структуры сообществ в естественных наземных условиях можно найти лишь с большим трудом (например, вблизи пульсирующих термальных источников или гейзеров). Тонкие аспекты поведения сообществ в подобных ситуациях заслуживают сейчас особо пристального внимания, поскольку их все чаще воспроизводит в своей технической деятельности человек. В качестве примера достаточно упомянуть специфический режим полосы сработки уровня воды на регулирующих водохранилищах.

В последние годы, благодаря исследованиям преимущественно советских гидробиологов [Зайцев, 1970; Цыбань, 1970; Дудка, Береговая, 1975; Нестерова, Полищук, 1975], выяснились основные закономерности жизнедеятельности планктонного населения самого поверхностного слоя воды мощностью 0—5 см, а также пены и пленки в морских и пресных водоемах, называемого нейстоном. Организмы, существующие над поверхностной пленкой воды и тесно связанные с ней, относятся к эпинейстону, а сообщество под пленкой называется гипонейстоном. Наиболее изучен нейстон Черного моря. В его составе обнаружено множество видов бактерий, микроскопических водорослей, мелких беспозвоночных животных и личинок рыб. В гипонейстоне Черного моря содержится фитопланктона от 10 до 1000 клеток на 1 л, а зоопланктона — от 0,01 до 1,0 млн. организмов в 1 $м^3$ воды [Нестерова, Полищук, 1975]. Для некоторых видов бактерий морские пена и пленки как концентраты поверхностно-активных органических веществ являются в подлинном смысле особой экологической нишей [Цыбань, 1971]. По сведениям И.А. Дудка и В.И. Береговой [1975], в пене и пленке пресных озер численность только отделившихся конидий водных гифомицетов достигает нескольких десятков тысяч экземпляров на 1 мл. Все эти новейшие факты действительно потрясают, поскольку открывают нашим представлениям неведомый ранее и чрезвычайно сложный мик-

ромир, вероятно, столь же древний, как и жизнь вообще. В структурной организации сообществ нейстона, пены и пленок, по-видимому, решающее значение имеет взаимодействие законов молекулярной физики. Можно предполагать, что именно сообщества нейстона вместе с сообществами илов послужили в свое время источниками происхождения активного биокомпонента первобытных почв.

В разделе, посвященном структуре водорослевых ценозов, нельзя умолчать о разнообразии симбиотических отношений водорослей с другими группами организмов, исключая грибы, поскольку лишайникам отведен специальный раздел.

Симбиоз синезеленых и зеленых водорослей с различными представителями простейших животных (Protozoa) распространен в природе чрезвычайно широко. При этом симбиотические синезеленые водоросли называются цианеллами, а сам двойной организм — цианомом [Пешков, 1966]. Специализация цианелл зашла настолько далеко, что они уже неспособны жить вне организма хозяина, например корненожки (Paulinella chromophora). Одноклеточные зеленые водоросли, особенно Chlorella, очень часто вступают в симбиоз с такими беспозвоночными животными, как губки, моллюски и черви. Этих симбионтов называют зоохлореллами, независимо от строгой видовой принадлежности водоросли. Зоохлореллы могут жить и вне клеток хозяина, на культуральных питательных средах. По мнению М.А. Пешкова [1966], рассматриваемые формы сожительства зародились еще в протерозое, т.е. около 2 млрд. лет назад, когда появились зеленые водоросли.

Т. Рефли дал превосходное описание уникального природного явления — Большого Барьерного рифа, где, в частности, отмечает, что "...без помощи водорослей, создающих не совсем обычный дополнительный источник снабжения, значительная часть полипов погибла бы от нехватки кислорода" [1960, с.31]. Ю. Одум резюмировал, насколько это было возможно, бурно развивающиеся представления об экосистемах коралловых рифов и пришел к выводу, что "...коралловый риф представляет собой в действительности кораллово-водорослевый риф" [1975, с. 448]. С одной стороны, так называемые эндозойные водоросли (панцирные жгутиковые), подобно хлорелле, являются внутренними симбионтами полипа; с другой стороны, популяции нитчатых зеленых водорослей (Chlorophyta) состоят в облигатном мутуализме (взаимовыгодном сосуществовании) с популяциями полипов. Кроме этого, представители красных водорослей (Porolithon) принимают большое участие в накоплении известкового субстрата на мертвом скелете рифа, ослабляют разрушительное действие прибоя, а также служат дополнительным источником кислорода.

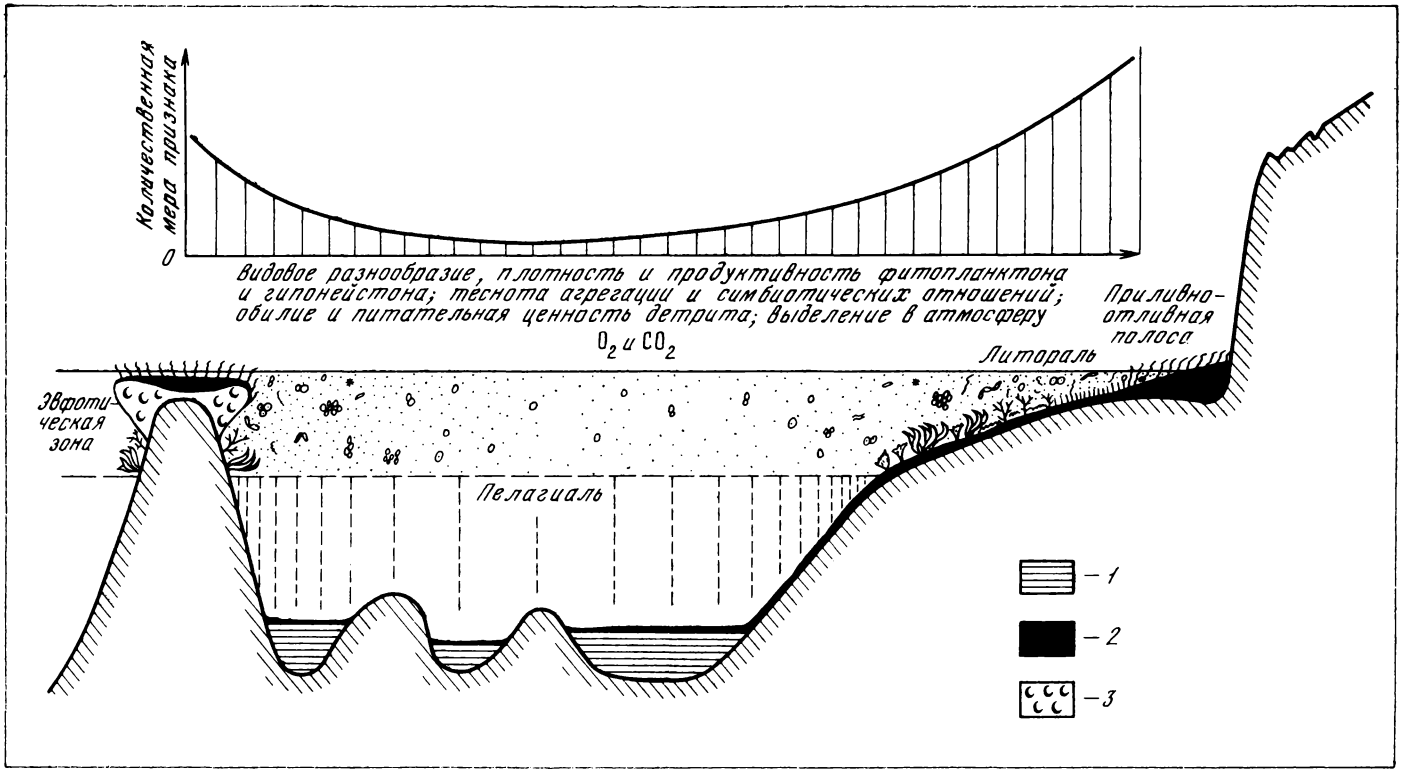
Для жизнедеятельности бентических водорослей решающее значение имеет наличие неподвижного твердого субстрата. В связи с этим в сообществах с доминированием бурых и красных водорослей в особенности распространены явления эпифитизма и паразитизма более мелких форм растений на крупных. В этом смысле бентические водорослевые ценозы могут сравниться только с тропическими лесами. По замечанию Т.В. Седовой,"...явление эпифитизма с биологической точки зрения изучено крайне слабо. Не исключено, что между эпифитом и его

хозяином устанавливаются взаимоотношения гораздо более сложные, чем мы обычно себе представляем" [1977, с. 73]. К сожалению, это замечание справедливо не только для водорослевых ценозов.

Подводя итог разделу в целом, прежде всего следует подчеркнуть, что мы специально не затрагиваем роль водорослей в структуре разнообразных экосистем суши, подразумевая вторичность или производность последних от морских систем. Нас интересовали главным образом те особенности водорослей и образуемых ими ценозов, которые могли послужить предпосылками для освоения растениями суши в отдаленном геологическом прошлом.

На рис. 14 схематически показаны основные моменты физиологии, морфогенеза, экологии и фитоценологии водорослей, которые, усугубляя стратификацию и горизонтальную неоднородность океанического субстрата, с неизбежностью подготавливали внедрение растений на сушу. Здесь прежде всего следует выделить фотосинтез с образованием молекулярного кислорода, что привело к формированию атмосферы современного состава. Далее обособление ДНК в ядре и появление митоза, начавшиеся еще у бактерий, а также развитие способов полового размножения привели к "взрыву" видового разнообразия водорослей и соответственно их чрезвычайной экологической пластичности. Высокий уровень агрегации одноклеточных водорослей, колониальность, затем появление многоклеточных тел с последующей дифференциацией и специализацией тканей привели к развитию весьма сложных в структурно-функциональном отношении талломов с прикрепленным к субстрату образом жизни, по существу мало чем отличающихся от некоторых высших форм растений. Прикрепленный образ жизни водорослей способствовал освоению прибрежных и новообразующихся мелководных экотопов, образованию в подлинном смысле сомкнутого растительного покрова в литоральной зоне, к тому же резко возросла и способность самих водорослевых ценозов к новообразованию некоторых типов субстрата. Развитие симбиотических и мутуалистических отношений водорослей с другими группами живых организмов повышало продуктивность, а главное — устойчивость литоральных экосистем. Высокая биологическая продуктивность водорослевых ценозов способствовала накоплению запасов органического детрита, опять же главным образом в литоральной зоне. В структуре водорослевых ценозов находили свое место, убежище и питание разнообразные типы животных и сапрофитных организмов; пищевые цепи все меньше зависели от случайностей, становились устойчивыми. Перечисляя все эти моменты, приходится вновь и вновь подчеркивать, что речь-то идет о процессах самоорганизации жизни путем многочисленных проб и ошибок, растянутых во времени примерно на 2,5 млрд. лет.

Условия водной среды, разумеется, наложили свой отпечаток на структуру водорослевых ценозов. Прикрепленным к субстрату водорослям не требуется особого развития покровных (защитных), механических и транспортирующих (коммуникационных) тканей, и это соответствующим образом отражается на составе детрита, на его питательной ценности, порождая высокую скорость оборачиваемости веществ и простоту пищевых



Р и с. 14. Основные моменты организации жизни в океане, способствовавшие "растеканию" жизни на сушу
1 — осадки; *2* — детрит; *3* — кораллы

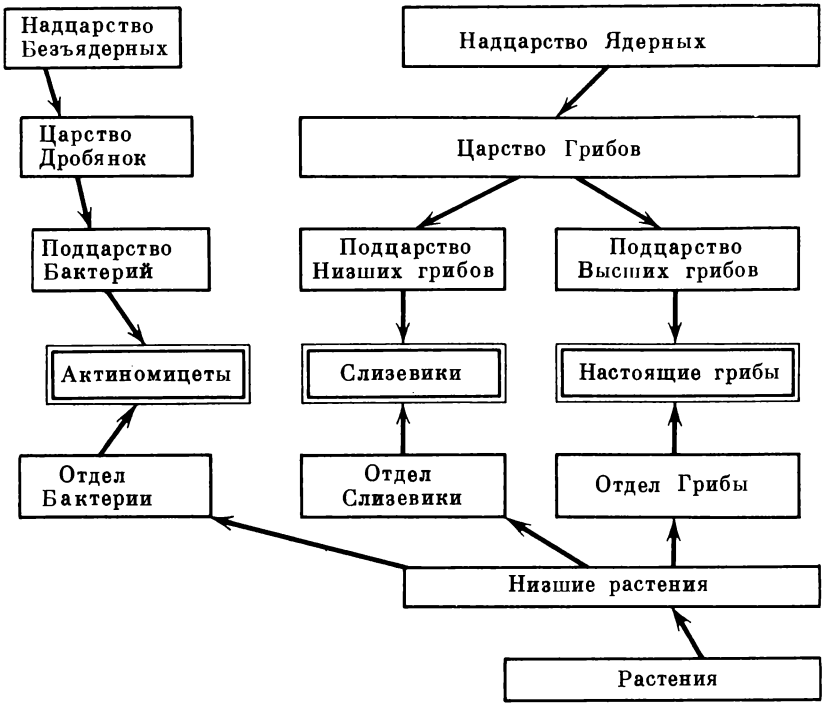
цепей. У водорослей, хотя им и свойственны всевозможные "тропизмы", работает вся поверхность тела, при этом ризоиды выполняют, по существу, лишь функцию прикрепления и удержания организма на поверхности субстрата. Водорослевым ценозам в принципе несвойственно "поиндивидуальное" чередование и смешение особей разных видов (в одном ярусе); для них характерна четкая зональность размещения представителей отдельных видов, обусловленная спектральным составом света на разных глубинах и стратификацией водной толщи по прочим физическим параметрам. Все эти структурные особенности можно найти в той или иной форме и у многих растений суши, однако именно в мире водных обитателей они являются всеобщими и основополагающими.

В целом же структура сообществ прикрепленных к субстату водорослей поразительным образом напоминает структуру многих типов растительных сообществ суши, так что можно, вероятно, говорить о некотором "фитоценотическом преформизме", т.е. о предварении структуры наземных сообществ в структурах водных ценозов. Преформирована, собственно говоря, норма реакции на те или иные экологические и фитоценотические факторы. В отличие от большинства групп животных и от своих свободно паривших в водной толще предков, прикрепленные к субстрату водоросли, как и высшие растения, не могут переместиться из неблагоприятного окружения и вынуждены либо погибать на месте, либо реагировать на различные обстоятельства замедлением, остановкой или ускорением своего роста, развития и размножения.

ГРУППИРОВКИ ГРИБОВ

Положение грибов как группы гетеротрофных паразитических и сапрофитных организмов, лишенных хлорофилла, в представлениях современной систематики еще более сложно и "динамично", чем положение водорослей. Этому в значительной степени способствует и то, что они составляют одну из представительнейших ветвей органического мира, насчитывающую около 100 тыс. видов [Горленко, 1976]. В частности, любопытно, что К.С. Мережковский [1909б] считал некоторые типы грибов бесхлорофилльными "белыми" водорослями. Еще более интересна точка зрения Клементса и Шира [Clements, Shear, 1931], которые, напротив, считали грибами все бесхлорофилльные в том числе и цветковые растения. Уяснить современное положение дел, вероятно, поможет схема на рис. 15.

Прежде всего выделяется многочисленная группа лучистых грибков, или актиномицетов, известная и активно исследуемая на протяжении последних 100 лет. Актиномицеты в целом безоговорочно относятся к подцарству (отделу) бактерий. Всех их объединяет отсутствие типичного клеточного ядра. От "подлинных" бактерий лучистые грибки отличаются более сложным строением клеток, которые не только ветвятся (отождествляются с мицелием высших грибов), но и образуют довольно сложные, часто, в свою очередь, ветвящиеся, специальные органы спороношения — спороносцы, или спорангии. Мицелий лучистых



Р и с. 15. Система представлений о таксономической принадлежности грибов снизу вверх — в традиционном плане; сверху вниз — по предложению А.Л. Тахтаджяна [1973, 1974а]

грибков обнаруживает некоторую специализацию, подразделяясь на субстратный, который внедряется в питательную среду, и воздушный, на концах которого образуются спороносные органы. Морфологии актиномицетов посвящена специальная сводка А.А. Прокофьевой-Бельговской [1963]. Большинство имеющихся в настоящее время сведений говорит о том, что актиномицеты произошли от специализированных типов гетеротрофных бактерий.

Систематическое положение второй группы "грибоподобных" организмов — слизевиков (Myxophyta), насчитывающей около 450 видов, особых разногласий не вызывает, поскольку они издавна выделяются в самостоятельный отдел (теперь — подцарство, объединяемое "суверенным" царством грибов), а главным образом, вероятно, потому что они сравнительно слабо изучены. Тело слизевика в стадии так называемого плазмодия представляет собой многоядерную подвижную массу цитоплазмы, лишенную оболочки. Плазмодий ведет сапрофитный, реже паразитический образ жизни. В определенных условиях (в освещенных и сухих местах) плазмодий сильно подсыхает и, превратившись в плодовое тело, образует спорангии с тысячами одноядерных спор. После прорастания спор во влажном субстрате некоторые из них после деления приобретают разнополость и функции гамет: таким образом в

жизненном цикле слизевиков проявляется половой процесс. Специалисты склонны связывать происхождение слизевиков с гетеротрофными жгутиковыми, т.е. в конечном счете – с бактериями.

Третья группа – высшие, или настоящие грибы (Mycophyta) – насчитывает более 70 тыс. видов и, по замечанию П.М. Жуковского [1964], находится в настоящее время в стадии расцвета. В целом это многоклеточные гетеротрофные организмы, анатомически и морфологически весьма сложно организованные и обладающие иногда чрезвычайно "изощренными" способами осуществления полового процесса. По утверждению А.П. Тахтаджяна, "происхождение грибов от какой бы то ни было группы растений чрезвычайно маловероятно. Они произошли, скорее всего, от исконно гетеротрофных, амебоидных двухжгутиковых протозойных предков,...что признают теперь многие авторы, как микологи, так и ботаники" [1973, с. 29].

Вообще история и состояние дел в систематике грибов наиболее очевидным образом показывают, что решительный прогресс в представлениях может быть достигнут не столько на уровне тонких электронно-микроскопических и молекулярно-генетических исследований (разумеется, совершенно необходимых), сколько на уровне глубокого теоретического осмысления громадного объема имеющихся данных. Об этом прекрасно сказал А.А. Любищев: "Вся сложная аппаратура только изощряет наблюдения, но без длительных и упорных размышлений в теории явления нельзя достигнуть прогресса" [1971, с.21]. Для нас попытаться разобраться в становлении структурных особенностей группировок гетеротрофных организмов не менее важно, чем в соответствующих деталях строения сообществ "истинных" растений, поскольку среди высших представителей последних гетеротрофные формы также широко распространены. В соответствии с этой задачей нас интересуют в первую очередь сравнительно немногочисленные представители грибов, полный цикл развития которых происходит в водной среде, поскольку они, вероятно, и есть филогенетически и наиболее древние. Существует, однако, предположение, что водные гифомицеты, например, перешли в водную среду после длительного пребывания в условиях суши [Дудка, 1976].

Для своего роста и развития грибы нуждаются в готовом органическом веществе растительного или животного происхождения. Специализация современных, особенно паразитических грибов в смысле видовой и даже сортовой принадлежности хозяина зашла настолько далеко, что иногда облегчает классификацию последних, а экология и эволюция тех и других соответственно сопряжены самым тесным образом. Способы размножения грибов в любых экологических условиях требуют хотя бы кратковременного увлажнения, так что их жизнедеятельность в той или иной фазе онтогенеза связана с водой. Исключительно же в водной среде обитают немногочисленные представители классов Archimycetes, Phycomycetes, несовершенных грибов (Fungi imperfecti), а также специализированная группа водных гифомицетов [Дудка, 1974, 1976]. Особый интерес во многих отношениях представляет также относящаяся к низшим актиномицетам форма Mycobacterium citreochromogenum, выделенная из проб подземных вод в нефтегазоносных рай-

онах [Красильников, Коринелли, 1974]. Неклеточный многоядерный нитевидный мицелий фикомицетов, например, водной плесени (Saprolegnia parasitica) напоминает таллом неклеточных сифоновых водорослей типа вошерии (Vaucheria). Сближает их и характер полового (оогамия) и бесполого (зооспоры) размножения. Неклеточные водоросли считаются слепой ветвью эволюции [Жуковский, 1964], но поразительное сходство с ними водной плесени располагает к догадке, что эта ветвь, может быть, не такая уж и "слепая".

В специальных работах, посвященных микрофлоре ручьев и рек [Дудка, 1974; Дудка, Береговая, 1975], установлен ряд интересных закономерностей биогеоценологического порядка. Так, в верхних по течению участках водотоков (ритроне) многочисленные представители фикомицетов приурочены к илистым субстратам, содержащим органические вещества преимущественно животного происхождения, а гифомицеты — к донным отложениям органических остатков растений (гниющих листьев деревьев и кустарников), т.е. в целом активно участвуют в начальном цикле превращений первичной продукции. В бентических сообществах потамона (нижних по течению, богатых органикой участков водотоков) все перечисленные выше функции фикомицетов и гифомицетов сохраняются, но в планктоне потамона значительная часть представителей фикомицетов становится биофагами (облигатными паразитами) водорослей, беспозвоночных и их личинок, а также икры и мальков рыб, в некоторые периоды вызывая даже эпидемии среди отдельных представителей планктона. О высоком содержании конидий водных гифомицетов в пенистом детрите озер упоминалось в предыдущем разделе. Из этих, весьма немногочисленных сведений можно, однако, составить представление, что функции грибов в пресных водах и, вероятно, прибрежных богатых детритом участках морей высоко специализированы и разнообразны.

В книгах К. Даддингтона [Duddington, 1957; Даддингтон, 1972] описана очень интересная и довольно представительная группа хищных грибов (порядки Zoopagales и Moniliales), жертвами которых являются многочисленные представители простейших (Protozoa), нематоды, амебы и коловратки, т.е. организмы, чрезвычайно широко распространенные во всех средах, в том числе в морских и пресных водах. Представители этой группы грибов улавливают свою добычу весьма изощренными способами. Так, гифы Zoopagales выделяют специальную липкую слизь, к которой и прилипают случайно приблизившиеся амебы, а у Moniliales липкие гифы образуют петли и кольца, иногда сжимающиеся при захвате жертвы, да к тому же организованные в многоячеистые трехмерные сети. Предполагается даже наличие у этих грибов какого-то яда как дополнительного средства убийства жертвы. Характерно, что многие виды хищных грибов не могут вообще развиваться в культуре, когда в ней отсутствует их естественная добыча. Все эти замечательные открытия буквально последних 30 лет говорят о том, что в спектре разнообразных биоценотических функций грибов необходимо учитывать и хищничество, причем облигатное, т.е. их роль как консументов высшего порядка, поскольку среди жертв есть и паразиты, и хищники.

В книге В.Я. Частухина и М.А. Николаевской [1969] приводится серия из 33 карт, на которых показано размещение мицелия и плодовых тел грибов, а также древесного валежа на учетных площадках площадью от 50 до 625 м^2, заложенных в различных типах еловых, сосновых и дубовых лесов. На некоторых площадках съемка сделана дважды, с интервалом в 1—2 месяца. В составе микофлоры выделены экологические группы грибов: микоризные грибы, подстилочные сапрофиты, ксилофаги, гумусовые сапрофиты и т.д. Авторами проделана громадная работа по анализу этих комплексных данных и получены важные конкретные выводы о роли грибов в разложении продуктов жизнедеятельности фитоценозов. Нам же представилась возможность присмотреться к деталям структуры грибного населения фитоценозов; мы воспользовались упомянутыми, поистине уникальными фактическими материалами. Из всего спектра рассматриваемых в работе типов лесных фитоценозов мы остановились на четырех типах ельников: ельник-зеленомошник, ельник чернично-сфагновый, ельник сложный и участок временного березняка, возникшего после пожара на месте ельника-зеленомошника. Материал по ельникам собран авторами в 1939—1940 гг. на территории Центрального лесного госзаповедника (Калининская обл.). Классификация типов леса проведена по принципам, разработанным В.Н. Сукачевым [1931].

Из всех экологических групп грибов мы выбрали для анализа только микоризные грибы и подстилочные сапрофиты. Первые в своей жизнедеятельности связаны симбиотическими отношениями с древесными растениями, точнее, с их корневыми системами. Вторые живут за счет разложения опавших листьев и хвои. Разумеется, это подразделение в некоторой степени условно, поскольку способы питания тех и других известны далеко не во всех деталях. Во всяком случае, даже принимая в расчет то очевидное обстоятельство, что основная жизнедеятельность грибов происходит в скрытом от глаз многолетнем мицелии, а плодовые тела шляпочных грибов (исключая трутовики) являются более чем эфемерными образованиями, представлялось весьма заманчивым сугубо формально сравнить особенности размещения именно плодовых тел грибов данных экологических групп на рассматриваемых учетных площадках.

Хорошо известно явление, когда плодовые тела немикоризных почвенных сапрофитов в процессе разрастания мицелия образуют так называемые "ведьмины круги". Л.В. Гарибова [1976б] приводит сведения, что скорость радиального роста мицелия из точки у гриба-зонтика пестрого (Macrolepiota procera) составляет от 8 до 50, а в среднем около 10 см в год, причем возраст отдельных его "ведьминых кругов" достигает более 100 лет. Плодовые же тела шляпочных грибов живут обычно 10—15 дней, а иногда даже несколько часов. На планах В.Я. Частухина и М.А. Николаевской отдельные элементы "ведьминых кругов" выделяются более или менее отчетливо для многих видов грибов, в том числе и для некоторых микоризных. Что касается расположения плодовых тел во времени, то, судя по планам, не было случая, чтобы новое тело в изученной группе видов месяц или два спустя возникло

на месте старого. Это обстоятельство, в частности, позволило нам при обработке данных подходить к парам последовательных планов одних и тех же учетных площадок как к независимым и самостоятельным документам.

Если исходить из гипотезы, что плодовые тела микоризных грибов и подстилочных сапрофитов возникают и размещаются по территории ценоза случайно, то справедливо соотношение

$$L = \sqrt{\frac{S}{N}},$$

где L — среднее расстояние между плодовыми телами; S — площадь учетной площадки; N — число плодовых тел данного вида.

На основе этого соотношения нами прежде всего были вычислены теоретически ожидаемые средние расстояния между плодовыми телами отдельных видов грибов на учетных площадках. Затем по планам площадок были вычислены действительные средние расстояния между "особями". Следует заметить, что всего учтено расположение около 300 плодовых тел для 20 видов микоризных грибов и более 500 плодовых тел для 27 видов подстилочных сапрофитов. Далее, несмотря на все наши ухищрения, кроме очевидного факта, что размещение плодовых тел во всех случаях не случайное, а групповое, нам не удалось установить никаких особых различий в размещении плодовых тел между микоризными грибами и подстилочными сапрофитами ни в фенологическом, ни в типологическом аспектах. Иными словами, размещение плодовых тел грибов в лесу, по-видимому, настолько жестко детерминировано в случае микоризных грибов размещением древесных симбионтов, а в случае подстилочных сапрофитов — радиальным разрастанием мицелия и размещением случайных скоплений растительного опада, что искать в нем какие-либо инвариантные закономерности бесполезно: там, где для мицелия имеется достаточное количество доступных питательных веществ, он и образует плодовое тело. Негативный результат нашего опыта позволяет еще более укрепиться в убеждении, что каковы бы ни были функции грибов в биологических системах, в любом случае пространственная структура их группировок является вторичной (зависимой) по отношению либо к структуре популяций хозяина или жертвы, либо к структуре группировок автотрофных симбионтов, либо к распределению органического субстрата. Иными словами, по структурным особенностям своих группировок грибы стоят гораздо ближе к животным, чем к растениям.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

Лишайники являются во многих отношениях удивительными организмами, поскольку объединяют в себе в единое физиологическое, морфологическое и экологическое целое представителей двух, а иногда и трех царств органического мира (в современной трактовке последних филогенетической систематикой). Ведущим компонентом симбиотического организма лишайника считается гриб (аскомицет или базидиомицет). Фотосинтези-

рующий компонент лишайника представлен одноклеточными зелеными или синезелеными водорослями, кроме этого в слоевище лишайников иногда обнаруживается третий компонент — азотфиксирующая аэробная бактерия (Azotobacter). Весьма характерно, что "...при образовании слоевища лишайников не гриб выбирает себе подходящего партнера из числа водорослей. Все зависит от того, сможет ли водоросль существовать в тесном контакте с грибом и при этом нормально жить и развиваться" [Голубкова, 1977, с. 383]. Наличие у микобионта лишайников "ищущих", "охватывающих" и "двигающих" гиф, специализированных для захвата, удержания и транспортировки клеток водорослей, дает основания считать последние своего рода "пленницами" гриба. Здесь напрашивается определенная аналогия с хищными грибами, только на этот раз несколько более "милостивыми" по отношению к своим жертвам.

Существует много теорий, пытающихся объяснить происхождение лишайников и взаимодействие в них гриба и водоросли, но, по замечанию Х.Х. Трасса [1973], ни одна из них пока не может претендовать на окончательную доказанность и всеобщее признание. Во всяком случае, как подчеркивает Трасс [1973, 1977], лишайники "...могли возникнуть лишь тогда, когда большие группы водорослей и грибов были в эволюционном процессе выработаны, и при этом в виде крупных, экологически дифференцированных популяций" [1973, с. 11]. Характерно, что лишайники в природе часто растут в таких местах, где ни гриб и ни водоросль не смогли бы существовать раздельно. Оценки видового разнообразия лишайников противоречивы и колеблются от 10 до 30 тыс. видов. Исходя из биологических свойств грибов и водорослей, можно предполагать, что некоторые виды лишайников могли зародиться еще в водной среде. Как бы то ни было, а водные лишайники существуют.

По своей морфологии лишайники подразделяются на три группы: накипные (в виде округлых корочек, плотно приросших к субстрату), листоватые (многолопастное слоевище в отдельных точках прикреплено к субстрату пучками гиф) и кустистые, слоевище которых нитчатое или трубчатое и сильно ветвистое. Эти группы существенно различаются между собой по продолжительности жизни слоевища. Так, из обзора Ю.Л. Мартина [1970] можно составить представление, что листоватые и кустистые лишайники живут десятки и сотни лет, а накипные — до 4500 лет. Естественно, что столь высокие показатели относятся к жизни колоний гриба и водоросли, но никак не к жизни отдельных клеток. Годичный радиальный прирост слоевища накипных лишайников в среднем не превышает 2 мм, а листоватые и кустистые формы растут в два-три раза быстрее. Водоросли составляют обычно от 5 до 10% объема слоевища лишайников [Трасс, 1977].

В процессе своей жизнедеятельности лишайники вырабатывают более 300 биохимически активных веществ, из которых 75 специфичны только для этой группы организмов [Culberson, 1970]. В настоящее время эти так называемые лишайниковые вещества привлекают большой интерес специалистов и разносторонне изучаются [Равинская, Вайнштейн, 1975]. Метаболиты лишайников отличаются высокой геохимической активностью (способны растворять даже силикаты), благодаря которой они нема-

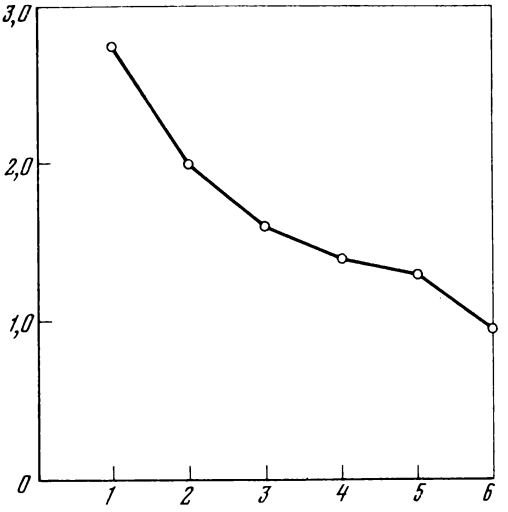
ло способствуют разрушению каменистого субстрата и подготовке его для заселения высшими формами растений. Кроме этого, лишайники накапливают в своих слоевищах в значительных концентрациях почти все известные микроэлементы [Локинская, 1970], что существенно повышает питательную ценность "лишайникового детрита".

Палеонтологические находки лишайников очень немногочисленны и датируются в лучшем случае мезозоем (70—225 млн. лет назад). Трасс [1973] не исключает, что лишайники могли существовать уже в начале палеозоя (480—570 млн. лет назад), поскольку упомянутые находки принадлежат уже к высокоорганизованным листоватым и кустистым формам. Если это так, то древние лишайники вполне могли быть в числе пионеров первичного заселения суши. Более того, столь совершенная форма сожительства организмов отдаленной таксономической принадлежности, вероятнее всего, могла выработаться именно в процессе этого заселения. Уместно напомнить облигатный мутуализм популяций водорослей и полипов на коралловых рифах, много способствовавший даже новообразованию отдельных участков суши. Ведь коралловый риф и лишайниковая синузия в структурно-функциональном отношении оказываются явлениями одного порядка, а именно группировками колониальных организмов (с взаимнодополняющими биоценотическими функциями), наилучшим образом отвечающими задачам освоения свежих субстратов, более или менне автономного существования и формирования элементарных экологических предпосылок для развития других групп растений и животных.

Прямые палеонтологические доказательства пионерной роли лишайниковых группировок в освоении некоторых первичных субстратов суши в конце концов могут быть и вообще не найдены, однако объективная оценка эволюционного прошлого лишайников, на наш взгляд, может быть вполне обоснована их замечательными биогеоценологическими свойствами. В отношении структуры своих группировок лишайники стоят много выше грибов, поскольку они образуют самостоятельные, независимые во всех отношениях ценозы, способные существовать на самых бедных минеральных субстратах.

"Изучение взаимоотношений между компонентами в лишайниковых синузиях показало, что внутри этих группировок существуют явления как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции... в борьбе представителей одного и того же вида обычно побеждает более молодой, а в борьбе разных видов одерживает верх лишайник, растущий более быстро" [Голубкова, 1977, с. 430]. Судя по этому высказыванию, в части представлений о конкуренции между лишайниковыми организмами все обстоит благополучно. Поэтому мы позволили себе заострить внимание на явлениях взаимодействий между морфологическими элементами лишайника внутри отдельного слоевища.

Известно, что плодовые тела у лишайников (апотеции) формируются в течение 4—10 лет, а затем на протяжении еще ряда лет ежегодно продуцируют споры. Накипные слоевища иногда бывают сплошь усеяны мелкими, диаметром 1—2 мм, апотециями, у которых обычно различим плоский центральный диск с плодущим (гимениальным) слоем и периферический выпуклый валик, у некоторых видов лишайников заполненный



Р и с. 16. Зависимость диаметра диска апотециев эпифитного лишайника Lecanora glabrata от фактора неоднородности их размещения в пределах слоевища

По оси ординат — средний диаметр диска апотеция (в мм), по оси абсцисс — класс плотности

клетками водорослей. Нас заинтересовала фотография слоевища эпифитного лишайника Lecanora glabrata (леканора оголенная), помещенная в книге "Жизнь растений" [т.3, 1977, табл. 53]. На этой фотографии четко выделяются несколько сот апотециев почти идеально круглой формы, случайным образом рассеянных по поверхности слоевища (точнее, фрагмента последнего). В левом верхнем углу отчетливо выделяется одиночный белесый сораль — орган вегетативного размножения лишайника. Масштаб фотографии нам неизвестен, поэтому все обсуждаемые ниже измерения сделаны в относительных величинах (в миллиметрах площади фотографии).

Прежде всего апотеции были нами пронумерованы, затем у каждого из них был измерен средний диаметр диска по двум взаимно перпендикулярным направлениям (фотоизображения валиков почти сливаются с фоном, диски же, напротив, резко выделяются). Наконец, для каждого апотеция был установлен показатель (класс) плотности в точке по методике, изложенной в предыдущей главе.

На рис. 16 показаны результаты этих измерений. График отчетливо и наглядно демонстрирует, что "при прочих равных условиях" размеры апотециев вполне однозначно зависят от их взаимного расположения в пределах слоевища: чем свободней ситуация вокруг апотеция, тем он крупнее. Аналогичные результаты мы привыкли получать, анализируя структуру древостоев или травостоев, в данном же случае они представляются несколько неожиданными. Получается, что апотеций ведет себя как отдельный организм в сообществе: он конкурирует со своими соседями за пространство, точнее за поверхность слоевища... Если же принять во внимание, что эта поверхность заполнена фотосинтезирующим слоем водорослей, а спороношение само по себе требует громадных материально-энергетических затрат, то все получает вполне разумное объяснение: для многолетнего апотеция небезразлично, какая доля общего ассимиляционного слоя "работает именно на него".

Нас, разумеется, очень смущало то обстоятельство, что рассматриваемые апотеции явно разновозрастные; более крупные апотеции, по-видимому, являются и более старыми. Результаты, таким образом, "засорены" различными побочными эффектами.

Таблица 3

Зависимость диаметра дисков апотеция у накипного лишайника Lecanora glabrata от плотности в точке и возраста (размеров) ближайшего апотеция в пределах одного слоевища

Класс плотности	Средний диаметр диска, мм			
	Категория особей, ближайший сосед которых моложе		Категория особей, ближайший сосед которых старше	
	Число особей	Диаметр диска	Число особей	Диаметр диска
1	70	3,4±0,12	52	1,9±0,11
2	72	2,3±0,11	59	1,7±0,09
3	32	1,9±0,11	30	1,3±0,11
4	9	1,6±0,06	13	1,2±0,11

Чтобы как-то выделить действие фактора разновозрастности апотециев, мы разбили всю их совокупность на две категории. К одной были отнесены те из них, ближайший сосед которых меньше по размерам, т.е., опять же "при прочих равных условиях", моложе. В другую категорию выделены те апотеции, ближайший сосед которых крупнее (старше). Смысл этой процедуры состоит в том, что в силу случайности размещения "особей" ближайшим соседом весьма старой из них может оказаться "особь", еще более старая, и, напротив, рядом с мелкой — еще более мелкая. Этим достигается такое положение, что возрастными различиями между двумя выделенными категориями особей можно практически пренебречь; они оказываются почти одинаково гетерогенны по возрастному составу, хотя между ними и имеется некоторый, так сказать, "возрастной сдвиг". Разумеется, апотеции, расположенные вблизи границы слоевища (или фотографии), из обработки исключены во избежание "краевого эффекта".

В табл. 3 показаны результаты такой обработки данных. Единичные "особи" 5 и 6-го классов плотности в таблицу не включены. Данные этой таблицы, на наш взгляд, весьма красноречивы и не нуждаются в особых комментариях. Кривая, показанная на рис. 16, здесь разложена на две составляющие, каждая из которых по-своему подчиняется общей закономерности. Особенно чувствительны к повышенной плотности апотеции, возникшие вблизи существующих; им явно не хватает ресурсов, доставшихся на их долю участков слоевища. Для окончательного суждения все эти явления желательно исследовать в динамике. В целом установленные нами факты можно понимать как один из дополнительных аргументов в пользу иногда высказываемого эволюционистами убеждения, что "...лишайники представляют собой не систематическую группу, а один из видов симбиоза гетеротрофных организмов с автотрофными, так широко распространенного в растительном мире" [Зеров, 1972, с. 232].

Действительно, слоевища, по крайней мере накипных лишайников, в свете наших данных логичней рассматривать как системы надоргани-

менного уровня (симбиотические колонии). Доказав фитоценотическую индивидуальность апотециев накипного лишайника, мы не уверены, уместно ли даже к апотецию применять безоговорочно организменные концепции, ведь и здесь напрашивается определенная аналогия его с парцеллой или даже с консорцией. Безусловно организмом в лишайнике является лишь отдельная клетка водоросли (и бактерии). Что касается микобионта лишайника, то и в случае настоящих грибов далеко не всегда ясно, что считать индивидом: отдельное плодовое тело (как это делают с полным основанием грибники), отдельную спору, заросток или обрывок гифа, случайно занесенный в новую среду и способный к последующему развитию, весь мицелий (например, "ведьмин круг") вместе с плодовыми телами, либо, наконец, систему мицелиев, представляющую собой единый клон. Ответ зависит отнюдь не от общей абстрактной точки зрения, а от подхода, от цели и задач каждого конкретного исследования.

Рассмотрение структурно-функциональной организации слоевищ накипных лишайников как систем надорганизменного уровня, на наш взгляд, сулит определенные перспективы в развитии представлений о законах жизнедеятельности не только их, но и аналогичных систем вообще. Что касается кустистых лишайников, то их индивидуализация зашла достаточно далеко, чтобы оправдать в большинстве случаев правомерность традиционного подхода.

БИОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ДЛЯ ПРОНИКНОВЕНИЯ РАСТЕНИЙ НА СУШУ

Жизнь в океане насчитывает возраст свыше 3 млрд. лет, несмотря на то, что его конфигурация в близких к современным географических очертаниях установилась не раньше чем 100—120 млн. лет назад [Кроми, 1968; Вейль, 1977]. Новейшие исследования, основанные на изотопном составе серы и представлениях о ее геохимическом круговороте, дают некоторые основания считать, что кислород в атмосфере Земли появился более 3,5 млрд. лет назад и что на протяжении последних 3 млрд. лет химический состав солей в океанской воде, элементарный состав атмосферы (не путать с процентным соотношением газов) и объем биомассы живых существ остаются на уровнях, близких к современным [Виноградов В.И., 1975]. Казалось бы, начинает подтверждаться одно из "эмпирических обобщений В.И. Вернадского, что "...количество живого вещества... является планетной константой со времени архейской эпохи" [1954, с. 190, см. также 1975, с. 72]. На этом фоне структурно-функциональная организация "живого вещества" за три истекшие миллиарда лет претерпела грандиозные преобразования.

Беглый анализ структуры группировок примитивных и по своему филогенезу преимущественно водных организмов, проделанный нами в предыдущих разделах, располагает к убеждению, что формы многих, если не всех основных приспособлений организмов и видов популяций к сообитанию в экстремальных условиях суши зародились и достигли

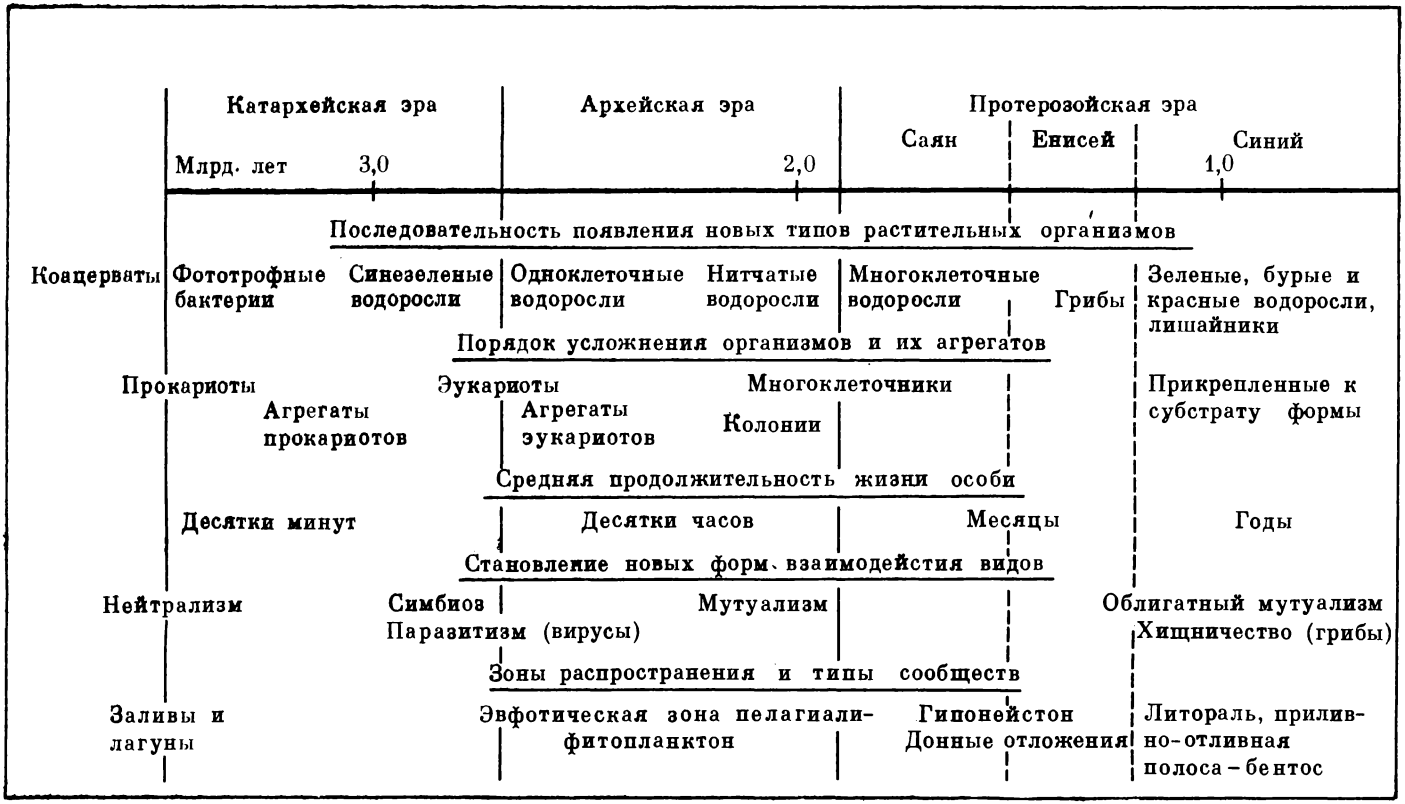


Рис. 17. Основные моменты усложнения организации жизни в докембрии

высокого совершенства еще в водной среде. Здесь прежде всего следует отметить развитие способности прокариотных организмов к формированию многоклеточных агрегатов из независимых во всех отношениях клеток. На уровне именно агрегатов из одноклеточных прокариотных организмов, вероятно, и могли выработаться такие фундаментальные предпосылки для развития жизни вообще, как подлинная многоклеточность, дифференциация и специализация тканей, половой процесс и условия для зарождения симбиогенетических отношений между группами организмов разных видов. Далее следует выделить появление прикрепленных к субстрату форм автотрофных организмов, что означало, подлинную революцию в структурном совершенствовании биоценозов. Появление прикрепленных к субстрату форм означало, что этап исключительно пассивного приспособления биоценозов к разнообразным условиям среды в целом закончился и наступил этап сначала пассивного удержания их в однажды заселенных местообитаниях, а затем и активного освоения ими новых жизненных пространств. Этому способствовали и развитие способов полового размножения и развитие облигатных мутуалистических отношений между филогенетически отдаленными группами организмов. Чтобы не было путаницы, поясним, что в данном контексте мы предпочитаем понятием "симбиоз" обозначать взаимовыгодные отношения на уровне организмов, а понятием "мутуализм" — аналогичные отношения на уровне популяций. Наконец, в экстремальных условиях прибрежных мелководных зон океана, в заливах и лагунах сформировались биоценозы, жизнедеятельность которых зависела уже не столько от "капризов" океанских стихий, сколько от их внутренней природы, от их структурно-функциональной организации. Таким образом, первые и весьма успешные "шаги на сушу" были сделаны, несомненно, уже в водной среде и не каким-нибудь фантастическим "супервидом", а определенными типами водорослево-бактериальных ценозов.

На рис. 17 мы попытались в схематической форме резюмировать основные представления, которые напрашиваются из предыдущих разделов. Хронологические датировки, как и во всех последующих главах, приняты по А.Г. Вологдину [1963]. Разумеется, эту грубую схему нужно еще основательно уточнять и конкретизировать, поскольку она построена исходя из представлений о современных организмах, что, как убедительно показал С.В. Мейен [1971б], далеко не всегда правомерно. Более того, рассматриваемый спектр составляет лишь искусственную половину полного спектра структурно-функционального совершенствования жизни, поскольку не учитывает одновременного развития ее протозойных форм и к тому же сам по себе может быть дополнен такими важными характеристиками, как стратификация, а также горизонтальная и географическая неоднородность в распределении жизни в Мировом океане, типы взаимодействия с зоокомпонентами и т.д. Синтез всех этих моментов является серьезной и, несомненно, благодарной задачей будущего.

Основные выводы по данной главе могут быть сформулированы следующим образом.

1. Эволюция всех известных науке примитивных типов живых организмов протекала в направлении все большей биохимической и функ-

циональной специализации. Благодаря этой специализации до сих пор, наряду с высокоорганизованными формами жизни, не только существуют, но и процветают формы, которые можно считать живыми свидетелями отдаленных этапов эволюционного процесса. К таким формам с полным основанием относятся бактерии, вирусы, водоросли, некоторые грибы и лишайники. Специализация упомянутых групп организмов проходила по трем магистральным направлениям: во-первых, в сторону автотрофности питания, т.е. прямой ассимиляции энергии и вещества из окружающей среды; во-вторых, в направлении совершенствования способов ассимиляции готового высококалорийного органического вещества; в-третьих, в сторону пространственно-временно́го совмещения автотрофного и гетеротрофного циклов метаболизма в агрегатах разновидовых организмов. По первому пути шло развитие фототрофных бактерий, синезеленых, а затем и высших водорослей. По второму пути специализировались основные группы бактерий, вирусы и грибы. Потенциальные возможности размножения организмов той и другой групп невероятно велики. Громадные запасы диатомового ила в Мировом океане свидетельствуют, что на протяжении многих миллионов лет часть этих возможностей успешно реализовалась и, вероятно, лишь бурное развитие царства животных установило предел "заполнению" океана диатомеями. Специализированные группы бактерий, вирусов и грибов не смогли бы справиться с этой функцией "сдерживания" по той простой причине, что охота за одноклеточными организмами в автохтонных (дисперсных, рассеянных) популяциях последних требует весьма больших энергетических затрат, совершенно немыслимых для таких же одноклеточных гетеротрофов.

2. Решительный прогресс в развитии жизни был достигнут, на наш взгляд, благодаря способности одноклеточных организмов в процессе своего размножения группироваться в компактные структурные агрегаты. Эта способность до сих пор как-то не привлекала особого внимания, хотя она, несомненно, является первым шагом к подлинной колониальности, которую, по замечанию М.М. Камшилова, "подавляющее большинство авторов... считают необходимым этапом на пути к многоклеточности" [1974, с. 48]. Дистанция между агрегатами и колониями, даже при известных переходных состояниях, все-таки огромна. Агрегат состоит из большого, но часто даже определенного числа генотипически идентичных и одновозрастных одноклеточных организмов — потомков одной единственной клетки, как правило, плотно упакованных в небольшом объеме и зачастую покрытых общей слизистой оболочкой. Колония в принципе состоит из множества генотипически разнородных и разновозрастных организмов, если даже последние одноклеточны (исключая культуры), ведь в этом и состоит залог ее устойчивого существования. Агрегат эфемерен, колония жизненна. В агрегате разделение функций между отдельными группами клеток можно только предполагать. В колонии оно вполне устойчиво. Колония — это тип сообщества, агрегат — это симбиогенетические отношения между отдельными группами организмов (когда агрегаты оказывались многовидовыми), первичная дифференциация и специализация отдельных клеток, и наконец, истинная много-

клеточность и половой процесс. Вирусы как высокоспециализированные облигатные паразиты могли появиться еще в первичном, "доклеточном бульоне", но начало их подлинного расцвета, вероятно, также уместно соотносить с появлением агрегатов. В конце концов некоторые из высказанных здесь предположений при соответствующей заинтересованности, по-видимому, не так уж сложно подтвердить или опровергнуть экспериментально.

3. Специализация и разделение функций между группами простейших водных организмов усугублялись вертикальной и горизонтальной неоднородностью океанической среды, подверженной к тому же суточной, сезонной и прочей временно́й изменчивости. Эта неоднородность в целом способствовала более высокой плотности и видовому разнообразию населения мелководных и прибрежных зон океана. Здесь и появились многоклеточные формы прикрепленных к субстрату растительных организмов с их громадными поверхностями активного контакта со средой, развитыми способами размножения, высокой дифференциацией и специализацией тканей, а также устойчивой вертикальной и горизонтальной структурой их сообществ. Здесь возникли предпосылки не только для упрочения симбиотических отношений между организмами, издавна и широко распространенных в живой природе, но и для развития облигатного мутуализма, т.е. взаимовыгодных отношений между популяциями видов. С появлением в морской среде прикрепленных к субстрату высших растительных форм начался этап эволюции сообществ литорали, завершившийся "растеканием" жизни на сушу. Мощные геологические революции первой половины палеозоя могли дать решительный толчок этому процессу, но и жизнь в форме высокоорганизованных сообществ, по составу и структуре не уступающих современным тропическим лесам, была готова к экспансии в новые, чрезвычайно экстремальные экологические условия.

4. В оригинальной части данной главы наши интересы были сосредоточены вокруг попыток исследовать взаимодействия между структурными элементами низших организмов или их группировок (между вирусными и бактериальными колониями в культурах, между плодовыми телами грибов и лишайников в природе) на фоне неоднородности их размещения в горизонтальной плоскости. Эти результаты, полученные на единичном и случайном материале, располагают ко многим догадкам, но приведены главным образом для того, чтобы продемонстрировать возможности довольно простого и, как выяснилось, достаточно эффективного метода.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПЕРВОБЫТНОГО РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СУШИ

В развитие общих представлений, изложенных в предыдущей главе, здесь мы рассмотрим отрезок эволюции растительного покрова Земли на протяжении палеозойской эры от кембрия (480—570 млн. лет назад) до девона (320—400 млн. лет назад).

Граница океан — суша оказалась своего рода мембраной биосферного порядка и как всякая биологическая мембрана для некоторых форм жизни она явилась совершенно непреодолимой преградой, другие формы, напротив, могли более или менее свободно перемещаться в том или ином направлении.

Жизнь поделилась на два потока. По образному выражению Ф.Д. Оммани, "забытые и отставшие в этом соревновании, более низкие и скромные формы остаются живыми свидетелями зарождения жизни, без зависти взирающими на своих более высокопоставленных родичей и потомков. Как бы ни были скромны эти существа, они превосходно приспособлены к своему окружению и не развиваются дальше по той простой причине, что находят здесь (в океане. — *В.П.*) все необходимое для жизни" [1963, с. 36]. Второй, первоначально слабый поток биологических форм пошел навстречу всем превратностям жизни на суше, что потребовало от них новых кардинальных приспособлений и неуклонного развития. Экспансия на сушу, на наш взгляд, осуществлялась главным образом второстепенными, подчиненными компонентами морских сообществ.

Палеонтологическая летопись дает сравнительно богатый материал для суждения об анатомии, морфологии и физиологии первобытных растительных организмов суши, но она скупа в части фактических данных и представлений о структуре первобытных растительных сообществ. Здесь неизбежно остается обширная область догадок, предположений, гипотез и логических построений, но на то и существует аппарат теоретического мышления.

Существенным подспорьем в этих увлекательных и небесполезных реконструкциях могут быть аналогии древних зарослей с группировками современных споровых растений. К сожалению, в большинстве аспектов последние до сих пор изучены крайне слабо.

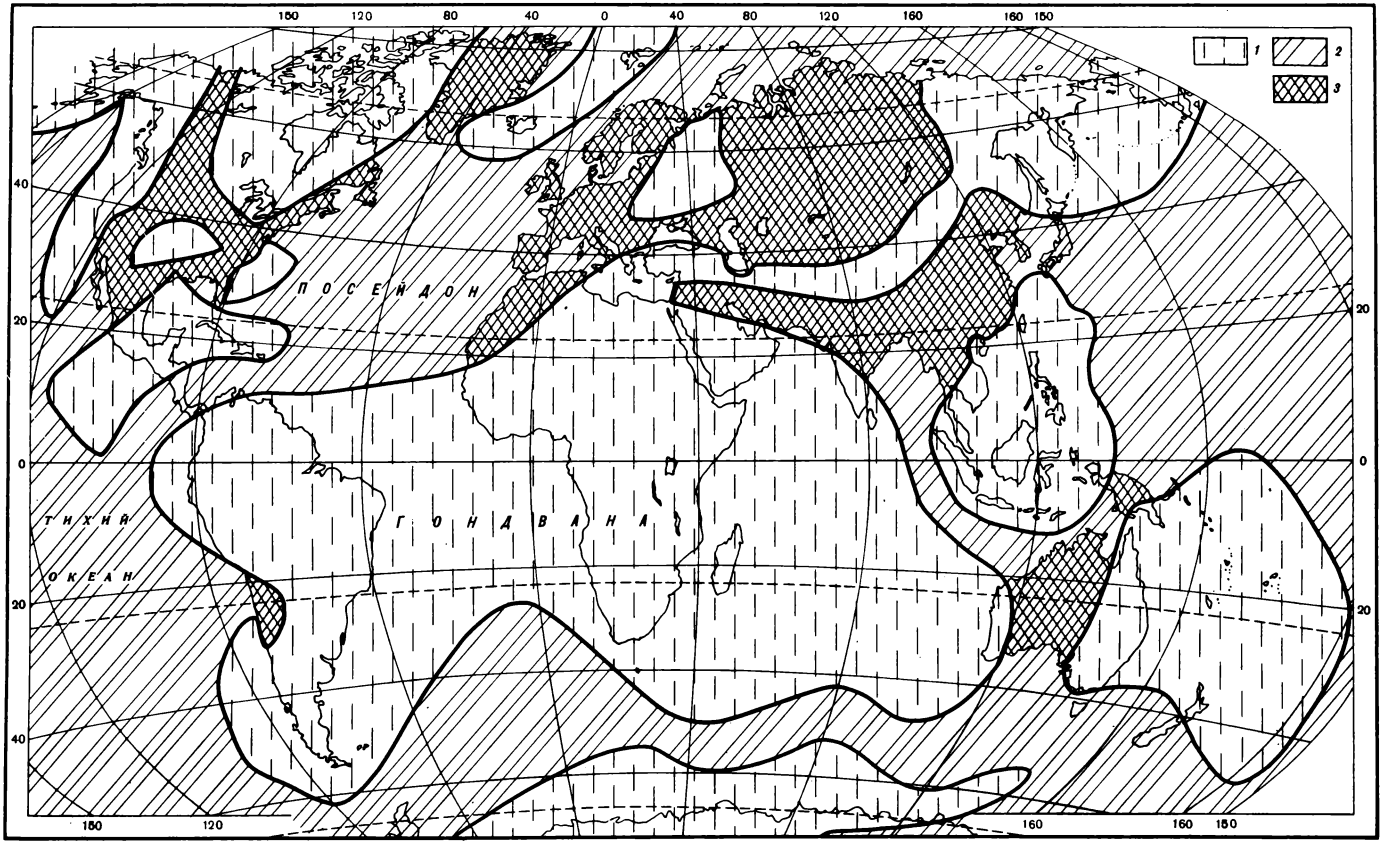
СООБЩЕСТВА МАТЕРИКОВОЙ ОТМЕЛИ И ПРИЛИВНО-ОТЛИВНОЙ ПОЛОСЫ

На рис. 18, по материалам Р. Кэррингтона [1966], на современную карту Земли наложены очертания кембрийских морей и материков. Штриховкой выделены территории, которые в кембрийский период были под водой, а позднее стали сушей. Эта схема дает достаточно наглядное представление о том, какими громадными геологическими преобразованиями земной поверхности управлялись и корректировались процессы эволюции биосферы на протяжении последних 500 млн. лет истории Земли. Площадь материковой отмели (континентального шельфа), т.е. участков моря глубиной до 200 м, в современную эпоху составляет около 26 млн. км^2 — 5% поверхности земного шара, а протяженность береговой линии (приливно-отливной полосы) в десятки раз превышает длину экватора. Глядя на рис. 18, можно полагать, что и 500 млн. лет назад площадь материковой отмели и протяженность береговой линии мало отличались от современных. Все эти цифры определяют порядки величин, которыми характеризовались размеры той "арены", где протекали основные события, связанные с выходом растений на сушу.

Материковая отмель отличается от пелагических зон океана повышенным содержанием в воде кислорода, минеральных солей и растворенного органического вещества, проникновением дневного света на всю глубину водной толщи, широкими колебаниями солености, температуры и плотности воды при постоянном ее перемешивании, разнообразием типов донного субстрата. Благодаря всем этим особенностям биоценозы материковой отмели во всех географических зонах отличаются сложной структурой, богатым видовым составом и высокой продуктивностью.

Ниже всех по профилю материковой отмели, куда проникает лишь около 1% солнечного света, распространяются красные водоросли (багрянки). Кустистые талломы багрянок образуют пышные заросли высотой не более 2 м. Выше зоны багрянок вплоть до приливно-отливной полосы господствуют бурые водоросли, отдельные представители которых, такие, как Nereocystis и Macrocystis, могут достигать в длину более 100 м. Многие из бурых водорослей (ламинарии, фукусы, саргассы) имеют на своем слоевище специальные плавательные пузыри, благодаря которым они удерживаются во взвешенном состоянии, а оторвавшись от субстрата, сохраняют плавучесть и, как правило, в конце концов грудами выбрасываются на берег. Характерная особенность материковой отмели в том и состоит, что громадные массы водорослей не только обеспечивают питанием многочисленные группы животных, но и непрерывно удобряют своими остатками донный субстрат. Близ уровня отлива сосредоточены сравнительно немногочисленные представители морских зеленых прикрепленных к субстрату водорослей (Ulva, Cladophora).

Приливно-отливная полоса, т.е. зона, дважды в сутки затопляемая и обнажаемая регулярным чередованием приливов и отливов, часто рассматривается как "колыбель жизни", и особенно ее наземных форм. Экологическим особенностям приливно-отливной полосы могут быть посвящены десятки томов, но в данном контексте важно лишь подчеркнуть, что


160 120 80 40 0 40 80 120 160 160 150
1
2
3
40
20
0
20
40
П О С Е Й Д О Н
Г О Н Д В А Н А
Т И Х И Й
О К Е А Н
180 120 160 160 150

в этой среде, чрезвычайно контрастной и неустойчивой по многим параметрам, появляются три обстоятельства, с которыми сугубо морские, пелагические формы живых существ не сталкиваются: широкие колебания влажности, резкие колебания температур и действие прямых солнечных лучей.

Первое обстоятельство требовало развития у растений приспособлений для удержания и сохранения в тканях воды. И действительно, у сифонокладиевых (Siphonocladiales), сифоновых и харовых водорослей, а также у каулерпы неклеточный или многоклеточный таллом имеет обширную внутреннюю полость, снабженную перекладинами или перегородками, способную удерживать в себе воду. У такой водоросли, как ботридий (Botrydium), проявляется простейшая полярность: верхний конец талома испаряет воду, а нижний всасывает [Жуковский, 1964]. Широкие колебания температуры и солнечная инсоляция в приливно-отливной полосе требовали развития у растений защитных и механических тканей. Так, М.А. Пешковым [1966] описаны клетки зачаточного слоя коры на стеблях харовых водорослей. Такие водоросли, как Pelvetia canaliculata, а также Enteromorpha intestinales и Ulva lactura, способны расти выше отметки полой воды,, довольствуясь лишь кратковременной водной фазой в моменты захлестывания их нагонной приливной волной. Это, по существу, уже полуводные растения.

Все эти примеры, заимствованные исключительно из жизни современных водорослей, тем не менее показывают, какие формы могли иметь преимущества при первичном неустойчивом заселении суши, какой могла быть одна из генеральных линий усовершенствования организмов при выживании в новых экологических нишах. Здесь важно подчеркнуть одну мысль, прекрасно выраженную С.В. Мейеном: "В ходе эволюции, все полнее приспосабливаясь к среде, растения становятся одновременно и более н е з а в и с и м ы м и от нее (выделено нами. *—В.П.*). И кто знает, может быть, единство и геометрическая правильность высокоразвитых форм, издавна поражающие исследователей, развиваются не только благодаря внешней среде, но и, если можно так выразиться, вопреки ей" [1971б, с. 54]. Эту же мысль, основываясь на данных популяционной экологии животных, проводит и С.С. Шварц, отмечая, что "... отбор поддерживает не только способность избегать неблагоприятного сочетания внешних условий, но и активно противостоять экстремальным воздействиям среды" [1973, с. 214].

На симпозиуме по главным эволюционным событиям и геологической летописи растений [см. "Biological review of the Cambridge Philosophical Society", 1970, а также информацию С.В. Мейена "Эволюция растений в документах", 1971] ведущими палеоботаниками обсуждался, в частности, и вопрос о происхождении наземных растений. Участник симпозиума У.Г. Чалонер убедительно показал, что раньше силура типичных, т.е. сосудистых, наземных растений не было, а развитие их в силуре — начале дево-

Р и с. 18. География кембрийского периода, по Р. Кэррингтону [1966]

1 — **суша,** *2* — море; *3* — участки современных материков, которые стали сушей в послекембрийское время

на происходило без резких скачков, хотя и ускоренными темпами, путем постепенного усовершенствования их морфо-анатомической организации. Достоверными палеонтологическими находками наземных кембрийских форм растений являются одноклеточные водоросли, которые раньше ошибочно принимали за споры высших растений. По мнению Т. Арльда [Arldt, 1907, цит. по В.Л. Комарову, 1961], далеко за пределами приливов на кембрийской суше могли развиваться синезеленые водоросли, плесневые грибы и простейшие печеночные мхи.

Возвращаясь к рис. 18, следует обратить внимание на то, что последующая перестройка кембрийских морей и материков, происходившая во всех географических зонах, помимо существования обширной приливно-отливной полосы, способствовала образованию на громадных площадях мелководных и часто опресненных внутренних водоемов: лагун, озер и проливов. Все эти элементы ландшафта намного увеличивали активную поверхность контакта между морской и наземной средами, создавая типично дизъюнктивную (прерывистую и сильно расчлененную) зону перехода между морем и сушей и усугубляя тем самым принципиальное сходство границы двух рассматриваемых сред с мембраной. Первичная биологическая продукция сообществ этой переходной зоны могла быть весьма высокой, а резкие колебания температуры и влажности должны были способствовать созданию значительных запасов мертвого гниющего органического материала, который служил благоприятным субстратом для бурного развития гетеротрофных форм (бактерий и грибов).

Весьма соблазнительно предполагать, что именно в этой обстановке, в наиболее экстремальных условиях, некоторые хищные грибы, несколько изменив специализацию, приспособились сперва к "охоте за водорослями", а затем и к "эксплуатации" скоплений этих автотрофных организмов, положив начало развитию накипных лишайниковых форм.

Структура наземных группировок растений этой переходной полосы и этого переходного периода, по-видимому, характеризовалась отсутствием ярусности, переуплотненностью, господством стелющихся, подушковидных и накипных колониальных форм. "Третье измерение" наземного пространства еще только предстояло освоить.

МОХОВЫЕ СООБЩЕСТВА

Представления о положении мхов (Bryophyta) в геологической истории Земли до недавнего времени были весьма противоречивы. С одной стороны, они, несомненно, произошли от прикрепленных к субстрату водорослей, так что в принципе могли бы быть пионерами освоения суши. С другой стороны, в палеонтологической летописи издавна обращало на себя внимание поразительное отсутствие листостебельных мхов (Musci frondosi) в палеозое и на значительном протяжении мезозоя и лишь представители более примитивных печеночных мхов (Hepaticae) были достоверно известны уже с карбона (270–320 млн. лет назад). Обстановка в значительной степени прояснилась, благодаря фундаментальному исследованию М.Ф. Нейбург. На основании не каких-то единичных нахо-

док, которые были известны и раньше из юрских отложений ГДР и ФРГ и верхнего карбона Франции, а и массового материала в виде более 400 препаратов с побегами и листьями мхов из пермских отложений Кузнецкого, Печорского и Тунгусского бассейнов (на территории древнего евраазиатского материка Ангариды) она показала, что "...листостебельные мхи пользовались широким распространением во времени и пространстве и являлись существенным, еще не достаточно выявленным элементом растительного покрова в течение по крайней мере части нижней перми (кунгур) и верхней перми. Пермские мхи по общей организации их стерильных органов принципиально не только не отличаются, но очень сходны с современными мхами, и среди ископаемых находятся аналоги даже такой специализированной группы, как сфагновые мхи" [1960, с. 85]. Все эти данные существенно сдвигают в прошлое геохронологическое положение мхов и позволяют без особых натяжек считать особенно печеночные мхи одними из пионеров освоения суши Земли в отдаленные геологические эпохи.

В свое время К.И. Мейер [1929] считал простейшим и наиболее близким к водорослям организмом полуводный печеночный мох сферокарп (Sphaerocarpus). А вообще среди печеночников известно довольно много и типично водных организмов, прекрасно описанных еще И.Н. Горожанкиным [1897?] и С.И. Ростовцевым [1913]. Чисто водные формы имеются и среди листостебельных мхов (Fontinalis, Brachythecium plumosum, Amblystegium irriguum). В современных классификациях из печеночников в особый класс выделяются наиболее простые антоцеротовые мхи (Antocerotae). Флора антоцеротовых мхов насчитывает около 300 видов, печеночных — около 9 тыс. и листостебельных — более 15 тыс. видов.

Среди современных высших растений мхи резко выделяются абсолютным доминированием в жизненном цикле гаметофита (полового поколения); отсутствием сосудистых пучков, т.е. крайне примитивной проводящей системой, а также отсутствием корней (имеются только ризоиды, причем у печеночников одноклеточные). Антоцеротовые и большинство печеночников являются слоевищными растениями. Дорсовентральное стелющееся слоевище дихотомически ветвится и прикрепляется к субстрату ризоидами. Листостебельные мхи и небольшая часть печеночников имеют выраженный прямостоячий (ортотропный) стебель. Некоторые крупные мхи (Polytrichum, Mnium, Climatium, Thamnium) развивают мощные подземные побеги, напоминающие корневища и простирающиеся на большие расстояния. Не имеют ризоидов только сфагновые и водные мхи.

Жизненный цикл мхов начинается с прорастания споры в предросток (протонему). Предросток представляет собой вегетативную стадию развития гаметофита. У листостебельных мхов предросток морфологически и функционально резко отграничен от гаметофора (собственно половой стадии), а у печеночников, и тем более у антоцеротовых, он недоразвит. У некоторых листостебельных мхов предросток, сильно напоминающий некоторые нитчатые водоросли, достигает весьма внушительных размеров, тонким кружевом растекаясь по площади до 1,0 м^2 в течение одного сезона, а иногда и зимует. Как заметил еще И.Н. Горожанкин [1897],

степень развития предростков находится в прямой зависимости от густоты посева спор, т.е. фактор плотности играет определенную роль уже в стадии развития протонемы мхов. Иногда уже на предростке мхов образуются специальные органы вегетативного размножения — выводковые почки. Строение протонемы у разных видов чрезвычайно разнообразно, но лишь у сфагновых мхов предросток бывает пластинчатым.

У печеночников из предростка разрастается слоевище — таллом, а на протонеме листостебельных мхов из специальных почек вырастают вертикальные побеги, покрытые спирально расположенными листьями (филлоидами). На верхушках стеблей в особых почках либо на вырастающих из слоевища ножках закладываются половые органы мхов: архегонии, антеридии либо те и другие вместе (у однодомных мхов). Сперматозоиды, снабженные двумя жгутиками, могут распространяться только в воде, таким образом, вероятность оплодотворения у однодомных мхов неизмеримо выше, чем у двудомных.

После совершения акта оплодотворения из зиготы вырастает спорофит. У большинства печеночников спорофит лишен хлорофилла и живет, как паразит гаметофита, прикрепляясь к нему специальными присосками. Жизнь спорофита коротка, обычно она заканчивается в то же лето, когда произошло оплодотворение, однако у отдельных видов он может существовать до двух лет. Споры образуются в специальных коробочках (спорангиях) редукционным делением клеток спорогенной ткани. Количество спор в коробочке у разных видов колеблется от 200 до 1,0 млн. экз., а размеры спор — от 0,008 до 0,2 мм. Если в спорах имеется хлорофилл, то они быстро разрушаются, а лишенные хлорофилла споры сохраняют способность к прорастанию годами. Распространению спор у некоторых видов способствуют специальные пружинистые длинные клетки — элатеры, образующиеся в спорангиях одновременно со спорами. Споры у отдельных видов печеночников порядка юнгерманиевых (Jungermaniales) еще до высеивания из спорангия становятся многоклеточными. Мы довольно подробно останавливаемся на деталях жизнедеятельности мхов, поскольку речь идет в большинстве случаев о достаточно универсальных морфогенетических и физиологических приспособлениях, которые могли и должны были выработаться именно в процессе освоения суши.

Как было сказано, двудомность многих видов мхов существенно ограничивает вероятность оплодотворения. Серьезные ограничения накладывает и наземный образ жизни, поскольку для распространения сперматозоидов нужна вода. Так, Ростовцев [1913] отмечает, что печеночник Lunularia в Европе размножается исключительно вегетативным путем, поскольку в популяциях имеются только женские экземпляры; никогда не спороносят в Европе и такие виды, как Dicranum flagellare, D. flagile, D. viride, Orthotrichum Lyellii, Leucodon sciuroides, Thidium abietinum, Neckera complanata, Plagiothecium elegans, Hypnum rugosum, H. Lindbergii. Все это придает особое значение развитию способов вегетативного размножения, разнообразие которых у мхов действительно потрясающее.

Прежде всего следует вновь напомнить, что каким бы путем ни размножался мох или печеночник, сначала образуется протонема. Далее мож-

но заметить, что у листостебельных мхов, и тем более у печеночников, практически любая клетка гаметофита и спорофита способна породить новую особь. Исключение составляют, пожалуй, лишь высокоспециализированные клетки стенок спорангиев, а также элатеры, поскольку даже ножки спорофита, если в них содержится хлорофилл, способны в определенных условиях производить новые предростки. Ризоиды, случайно приблизившись к дневной поверхности, зеленеют и дают начало вторичным предросткам. Само собой разумеется, что стебли и слоевища способны неограниченно долго ветвиться и самостоятельно "укореняться" своими отдельными отрезками, постепенно отмирая в базальной части. У некоторых видов листостебельных мхов листья при малейшем прикосновении отпадают и дают начало новым предросткам. У других видов легко отваливаются и самостоятельно прорастают лишь кончики листьев. Наконец, иногда предростки пучками развиваются прямо на листьях, сидящих на стебле. И все-таки даже на всем этом фоне поражает невероятная способность мхов к образованию специальных органов вегетативного размножения: выводковых почек и зерен, звездчатых чешуек и специальных клубеньков.

Во многих гипотетических построениях антоцеротовые мхи являются исходным типом для мхов и псилофитов [Жуковский, 1964; Зеров, 1972]. Характерная особенность антоцеротовых, сближающая последние с водорослями, — их способность к образованию выводковых почек по типу зооспор, т.е. возникающих внутри клеток — эндогенных. Наиболее простым типом экзогенных выводковых почек являются так называемые выводковые зерна [Горожанкин, 1897]. При этом, например у печеночника Aneura, клетки краев и верхней поверхности слоевища сначала округляются, затем отделяются от окружающей ткани, делятся пополам и опадают, давая начало новым предросткам. Настоящие выводковые почки чрезвычайно обильно образуются одиночно, четками (цепочками) и гроздьями, экзогенно или эндогенно, т.е. в специальных вместилищах (сумках и корзинках), где угодно и когда угодно (разумеется, при определенных экологических условиях). У печеночника Blasia pusilla, распространенного в Европе, Северной Америке и Австралии, образуются так называемые звездчатые чешуйки [Ростовцев, 1913]. Последние появляются на верхней поверхности таллома и представляют собой неправильной формы звездочки, состоящие из двух слоев клеток. Наконец, у некоторых печеночников образуются клубеньки, как локальные утолщения слоевища. Клубеньки способны не только к самостоятельному развитию, но и приспособлены к переживанию в неблагоприятных экологических условиях.

Этот краткий обзор способов вегетативного размножения мхов показывает основной механизм, который позволяет столь примитивной группе организмов и до сих пор удерживать свои позиции в растительном покрове.

Перечень действительно замечательных приспособлений мхов к условиям их существования был бы далеко не полным, если бы мы забыли упомянуть о симбиотических отношениях. Как было сказано в предыдущей главе, последние являются непременным атрибутом и результатом жизни организмов в устойчивых многовидовых сообществах и сообщества мхов

не являются в этом смысле исключением. По сообщению Ростовцева [1913], в ризоидах самого распространенного печеночника — маршанции (Marchantia) часто встречаются гифы грибов (очень наблюдательны были натуралисты прошлого!). Еще Горожанкин [1897] сообщал о том, что у антоцеротовых мхов через устьица в специальные слизистые полости "всенепременно" проникает нитчатая синезеленая водоросль Nostoc, образуя там колонии, после чего устьица замыкаются. Внедрение водорослей происходит посредством гормогониев, т.е. отрезков живых нитей. Упоминавшийся уже печеночник Blasia pusilla образует на своем талломе расположенные регулярно двумя рядами так называемые листовые ушки. Последние представляют собой полости с отверстиями, через которые внедряются и затем разрастаются гормогонии Nostoc. Неясно, какую выгоду получает от этого гаметофит мха, но вполне очевидно, что здесь имеет место явление симбиоза, и выработалось оно в результате длительной сопряженной эволюции мха и водоросли.

У некоторых ксерофитных и эпифитных листостебельных печеночников одна из лопастей сложного листа образует кармашек или мешок, который служит для скопления и сохранения воды. В полости этого кармашка — лобулуса — часто поселяются водоросли и мелкие животные (нематоды, коловратки, личинки насекомых, мелкие ракообразные). Но вот у тропического печеночника Pleurozia gigantea лобулус снабжен специальной пластинкой-клапаном, открывающейся только внутрь. Не является ли это "ловчим приспособлением", как у некоторых насекомоядных цветковых растений?

Экологические особенности мхов очень метко охарактеризовал В.Л. Комаров: "Предросток мха соответствует жизни в воде, сам мох — амфибия, то мокнущая, то сохнущая, а спорогон — растение засухоустойчивое. Можно сказать, что и самое строение мхов соответствует переходному моменту выхода растений на сушу. Превращение водорослевидного предростка в засухоустойчивый спорогон как бы является эмблемой того процесса, который из водорослей выработал растения суши" [1961, с. 147]. Новейшие исследования экологии лесных мхов [Тархова, 1970; Тархова, Ипатов, 1975] показывают разнообразие путей их приспособления к фитоценотическим условиям современных таежных лесов. В болотистых и тундровых ландшафтах мхи в силу своих физиологических особенностей и до сих пор остаются безраздельными доминантами растительного покрова.

Отсутствие сосудов и корней, а также преобладание в жизненном цикле гаплоидной фазы оставляют в распоряжении мхов более чем скромные возможности для расширенного воспроизводства биомассы. Тем более поразительным является обстоятельство, что торфяное болото, по меткому замечанию С.В. Мейена [1971б], является прототипом угольного пласта. Последний же, как известно, является символом биологического изобилия. Все эти противоречия вполне объясняет обзор способов вегетативного размножения мхов.

Совершенно ясно, что даже при самой высокой плотности популяций слоевищные мхи неспособны к накоплению сколько-нибудь существенных запасов фитомассы. Их роль в освоении суши, вероятно, можно упо-

добить деятельности накипных и листоватых лишайников — это освоение новых и свежих субстратов, подготовка их для более развернутого наступления растительности. Листостебельные мхи по своим фитоценологическим функциям стоят гораздо ближе к псилофитам и плаунам. На заре возникновения жизни на суше они, возможно, нисколько не уступали первым псилофитам по размерам своих "взрослых", т.е. спороносных особей, но вероятней всего, значительно превосходили последних по плотности своих популяций.

Мхи — единственные из современных растений (исключая микроскопические), которые способны формировать фитоценотические группировки столь высокой плотности — до нескольких тысяч ортотропных побегов на 1 дм^2. Взаимодействие "особей" в пределах моховых синузий никем не изучалось, и можно лишь предполагать, что эволюция мхов протекала в направлении все большей способности растений одного вида к условиям сосуществования на ограниченном пространстве, когда трансформация факторов внешней среды внутри ценоза достигает максимального значения. Именно эта способность, возможно, обеспечит мхам процветание при новых геофизических катаклизмах и в тех условиях, где более высокоорганизованные формы растений не смогут существовать. Все это, разумеется, всего лишь предположения. Объективные данные по жизнедеятельности (онтогенезу и морфогенезу) индивидов мха в условиях моховых группировок надо накапливать, поскольку они помогут осветить один из самых таинственных моментов в истории жизни на Земле — момент выхода и закрепления растений на суше. Весьма полезным пособием при организации таких исследований может быть книга Н.А. Миняева [1963], где приводится громадный материал по размещению моховых синузий в лесных и тундровых фитоценозах.

Для палеоботаники громадное значение имеют условия захоронения растительности. Все прекрасно понимают, что лишь в отложениях, геоморфологически связанных с водными пространствами и потоками, могли сохраниться "достоверные" остатки растений. Но на суше всегда существовали и горы, и плоскогорья, и равнины. То, что происходило на этих грандиозных пространствах, благодаря элементарным процессам физико-химического выветривания навсегда "стерто" со страниц палеонтологической летописи. Лишь современная геоботаника путем аналогий может пролить "слабый свет" на многие события отдаленного геологического прошлого.

ГРУППИРОВКИ СОВРЕМЕННЫХ ПЛАУНОВ КАК АНАЛОГИ ПСИЛОФИТОВЫХ ЗАРОСЛЕЙ

Развитие "земноводных" форм растений в кембрии, ордовике и начале силура сопровождалось постепенным накоплением на суше органического детрита, упрочением фитоценотического взаимодействия между фототрофами и гетеротрофами, неуклонным совершенствованием защитных и проводящих тканей, а также способов и органов размножения у растений. В середине и конце силура произошли крупные регрессии моря, что резко увеличило активную поверхность суши, т.е. территорий с благопри-

ятным для развития наземных растений первичным субстратом. Как свидетельствует палеонтологическая летопись, во второй половине силура — начале девона растения уже прочно обосновались на суше, растекаясь из прибрежных областей к водораздельным пространствам.

Вероятно, в этот богатый событиями период как побочный результат "проб и ошибок эволюции" на Земле "промелькнуло" множество видов растений, по тем или иным причинам не выдержавших испытания временем и отбором, но первыми достоверными сосудистыми растениями суши были псилофиты (Psylophytales). Многочисленные палеонтологические находки псилофитов (Rhynia, Hornea, Asteroxylon) в разных частях земного шара доказывают не только широкое географическое распространение, но и высокую плотность их популяций. От псилофитов в различных филогенетических построениях без особых натяжек выводятся практически почти все типы более поздних как вымерших, так и современных наземных растений.

В современной флоре наибольшим морфологическим сходством с вымершими псилофитами отличаются представители отделов псилотовых (Psilotophita) и плаунообразных (Lycopodiophita). Псилоты (Psilotum и Tmesipteris) широко распространены во влажных лесах тропического и субтропического поясов, где они ведут эпифитный образ жизни, прикрепляясь к стволам деревьев ризомоидами (прототип корней) и достигая в длину нескольких метров. Плаунообразные насчитывают более 1200 видов ["Флора европейской части СССР", 1974] и распространены по всему земному шару. Они-то и представляют наибольший интерес как фитоценотические аналоги первобытных наземных сосудистых растительных форм. Доминантами в растительном покрове могут быть, пожалуй, лишь представители семейства плауновых (Selaginellaceae), например в некоторых типах степных сообществ [Калинина, 1974].

Краткий критический анализ современных представлений о сравнительной морфологии плаунов сделан С.В. Мейеном [1971б]. На нескольких конкретных примерах им убедительно показано, как часто суждения о "примитивности" и "продвинутости" тех или иных отдельных морфологических признаков растений и основанные на этом филогенетические построения приходят в противоречие не только с данными палеоботаники, но и с фактическим положением дел в современном растительном покрове. К счастью, структуру растительных сообществ, безотносительно к их видовому составу, можно считать явлением неизмеримо более консервативным и устойчивым, чем любой биологический вид. Собственно говоря, обоснованию этого тезиса в значительной степени и посвящена вся наша работа. В данном контексте важно подчеркнуть, что группировки современных плаунов, при всей их "продвинутости" по сравнению с подлинными псилофитами, по своим структурным особенностям к первобытным псилофитовым зарослям стоят, по-видимому, ближе всего. Объекты палеоботаники замечательны и незаменимы при морфоанатомических реконструкциях; они много дают для развития представлений о строении и жизнедеятельности отдельных организмов, но воссоздать непосредственно только с их помощью облик первобытных сообществ очень трудно, если даже в принципе и возможно. Превосходные сами по себе художествен-

ные реконструкции древних зарослей, опубликованные во многих научных и популярных изданиях [см., например, Аугуста, Буриан, 1966], являются в большинстве случаев не более чем искусственными конгломератами, так сказать "ландшафтными натюрмортами" растений разных типов. Количественный анализ структуры современных группировок примитивных растений как фитоценологических аналогов сообществ прошлого представляется в рассматриваемом аспекте более перспективным.

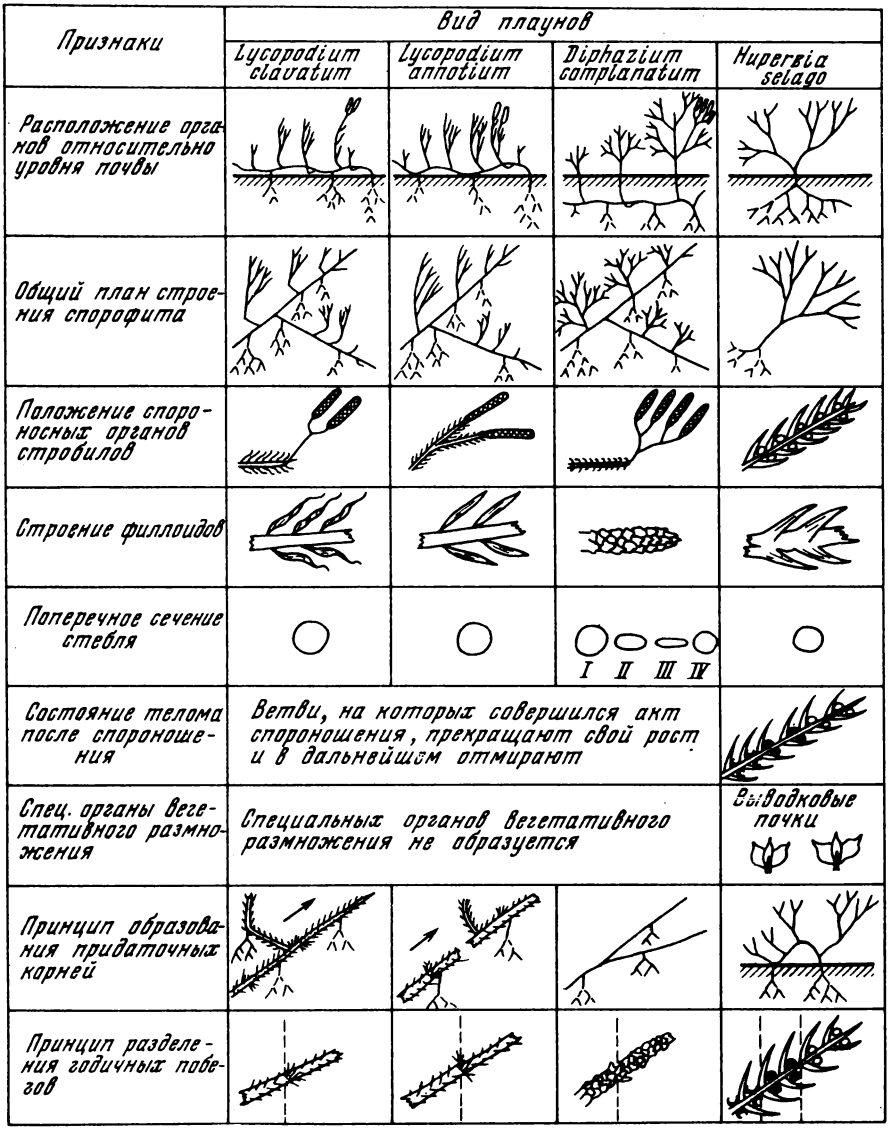
Исходя из высказанных выше соображений, мы предприняли анализ развития спорофита и структуры группировок четырех видов плаунообразных растений, широко распространенных в травянистом ярусе лесов умеренного пояса: плауна булавовидного (Lycopodium clavatum L.), плауна годичного (L. annotinum L.), дифазиума уплощенного [Diphazium complanatum (L.) Rothm.] и баранца обыкновенного [Huperzia selago (L.) Bernh. et Schrank et Mart.]. Первые три вида относятся к семейству плауновых (Lycopodiaceae), а четвертый — к семейству баранцовых (Huperziaceae). Материал собран в условиях Южного Урала и среднего Зауралья. Результаты частично опубликованы [Плотников, 1977а,б]. Биологии H. selago в сравнительном плане с L. annotinum посвящена специальная статья Е.А. Селивановой-Городковой [1968а], а вообще сведений о плаунах в отечественной литературе чрезвычайно мало, поэтому придется характеризовать их несколько подробней. Прежде, однако, уместно напомнить некоторые общие и довольно банальные моменты.

Еще у высших водорослей, т.е. в морской среде, в процессе эволюции способов полового размножения в жизненном цикле растений установилось чередование гаплоидного (полового) и диплоидного (бесполого) физиологически обособленных поколений. Не вдаваясь в детали процесса, заметим, что гаплоидное поколение характеризуется редуцированным (одинарным) числом хромосом (n), а диплоидное, образующееся после слияния гамет, — двойным или полным набором (2n). Соответственно гаплоидная форма называется гаметофитом (зарослком), а диплоидная — спорофитом. У некоторых водорослей гаметофит и спорофит изоморфны, т.е. внешне неразличимы. У других — более крупный и дифференцированный гаметофит доминирует в жизненном цикле, а спорофит морфологически "недоразвит" (поколения гетероморфны). Наконец, у третьей группы водорослей доминирует спорофит, а гаметофит редуцирован. Основной функцией гаметофита, прорастающего из споры, является образование женских и мужских органов полового размножения, сперматозоидов и яйцеклеток. В результате оплодотворения из зиготы вырастает спорофит. Функцией спорофита является бесполое размножение спорами. Споры образуются путем редукционного деления, т.е. они гаплоидны. Эволюционное значение чередования поколений громадно, поскольку оно обеспечивает одновременно и обилие и разнокачественность потомства. При всем этом спорофит, с его двойным комплектом ядерного вещества, обладает по сравнению с гаметофитом рядом вполне очевидных преимуществ: быстрым ростом, мощным развитием, высокой дифференциацией и специализацией органов и тканей, высокой агрессивностью вегетативного (в силу всех перечисленных преимуществ) и бесполого (в силу обилия спор) потомства. Все это чрезвычайно ценные качества, особенно

полезные при первичном заселении свежих субстратов, и вполне естественно, что у псилофитов как пионеров широкого освоения суши спорофит в жизненном цикле безусловно доминировал. Доминирует он и у современных плаунообразных растений. Вопрос сложный и спорный, применимо ли понятие "онтогенез" к спорофиту плаунообразного растения. При строгом подходе, несомненно, следует употреблять это понятие с учетом гаметофазы. На практике же, особенно в геоботанических исследованиях, когда о роли гаметофитов в структурно-функциональной организации ничего не известно, можно, вероятно, ограничить размеры понятия "онтогенез" пределами спорофита, чему мы и следуем.

На рис. 19 дана краткая сравнительная морфологическая характеристика четырех рассматриваемых видов плаунообразных растений. Как видно из этой характеристики, особенно при сопоставлении ее с реконструкциями псилофитов, опубликованными в различных научных и популярных изданиях, отдельные признаки у разных видов плаунов оказываются настолько независимыми друг от друга и разбросанными в смысле их "примитивности" и "продвинутости", что если и можно делать какие-либо выводы о филогенетической близости или древности видов, то с предельной осторожностью и множеством неизбежных допущений и оговорок. Этот рисунок может быть дополнительной и наглядной иллюстрацией к положению о недопустимости филогенетических построений на основе единичных и второстепенных по своему эволюционному (приспособительному) значению признаков, высказанному Мейеном [1971а]. При всем этом общая характеристика рассматриваемых плаунов, когда отдельные их признаки независимо от их видовой принадлежности "консолидируются" вокруг оценки всего порядка Lycopodiales, потрясает своей близостью к характеристике псилофитов, сделанной палеоботаниками, например А.Н. Криштофовичем [1957].

На рис. 19 показаны только крупные, как правило, сами по себе комплексные детали строения спорофита плаунов, но и они дают обильную пищу для размышлений. Следует подчеркнуть, что здесь совершенно не учтена полиморфность каждого из упомянутых видов, прекрасно продемонстрированная А.И. Толмачевым [1960] на примере H. selago. Прежде всего уместно отметить, что образ жизни D. complanatum, закономерности ветвления и строения филлоидов L. elavatum и L. annotium и способ спороношения H. selago сближают их с наиболее высокоорганизованным представителем псилофитов – астероксилоном (Asteroxylon Maekiei K. et L.). Лишенные филлоидов, голые и дихотомически ветвящиеся ножки стробилов (спороносных колосков) L. clavatum и D. complanatum в принципе напоминают строение надземных органов ринии (Rhynia major K. et L.). Таким образом, сравнительная морфология рассматриваемых нами видов плаунов не дает (да и принципиально не может дать) прямых указаний на то, какой из современных видов плаунов можно считать близким аналогом псилофитов "во всех отношениях". Тем не менее (или тем более) все изложенное внушает уверенность, что абстрагированная от видовых особенностей характеристика структуры группировок плаунов может вполне удовлетворить интересы реконструкции структуры сообществ псилофитов.



Р и с. 19. Сравнительная морфологическая характеристика четырех изученных видов плаунов

Прежде чем перейти к деталям развития и строения группировок плаунов, рассмотрим различия в особенностях роста и развития между спорофитом и гаметофитом на примере L. annotinum (табл. 4 и 5). Сопоставление этих данных достаточно наглядно показывает всю глубину различий между самостоятельно укореняющимся зарослком плауна и спорофитом вегетативного происхождения.

Таблица 4

Ход роста спорофита Lycopodium annotinum, образовавшегося из споры

Год образования ортотропной ветви	Прирост побегов по годам, см							Итого
	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	
	Плагиотропная ветвь*							
	0,8	1,6	2,2	1,0	2,0	1,7	2,0	11,3
	1	–	1	–	–	–	–	2
	Ортотропные ветви**							
1968	–	–	–	–	–	–	–	–
1969	–	–	–	–	–	–	–	–
1970	–	–	1,3	0,8	–	–	–	2,1
			2	1				3
1971	–	–	–	0,2	0,8	–	–	1,0
				1	1			2
1972	–	–	–	–	0,2	1,2	3,1	4,5
					1	1	3	5
1973	–	–	–	–	–	0,7	2,3	3,0
						1	2	3
1974	–	–	–	–	–	–	1,6	1,6
							3	3
Итого	–	–	1,3	1,0	1,0	1,9	7,0	12,2
			2	2	2	2	8	16
Всего	0,8	1,6	3,5	2,0	3,0	3,6	9,0	23,5

* В знаменателе — число корней

** В знаменателе — число ветвей.

Стебли плаунов, как и псилофитов, лишены камбия, они не растут в толщину, поэтому их рост представляет собой действительно элементарный линейный процесс. Он осуществляется лишь в верхушечных точках роста, а точнее — в апикальных меристемах [Тахтаджян, 1954], а стало быть, все линейные показатели роста плаунов дают вполне удовлетворительное представление об их биомассе. Для этого достаточно лишь помножить линейные параметры на среднюю площадь сечения стеблей и ветвей.

Весьма принципиальное значение имеет тип ветвления телома у рассматриваемых видов плаунов. Как известно, изотомная (равновильчатая) ди-

Таблица 5

Ход роста спорофита Lycopodium annotinum вегетативного происхождения

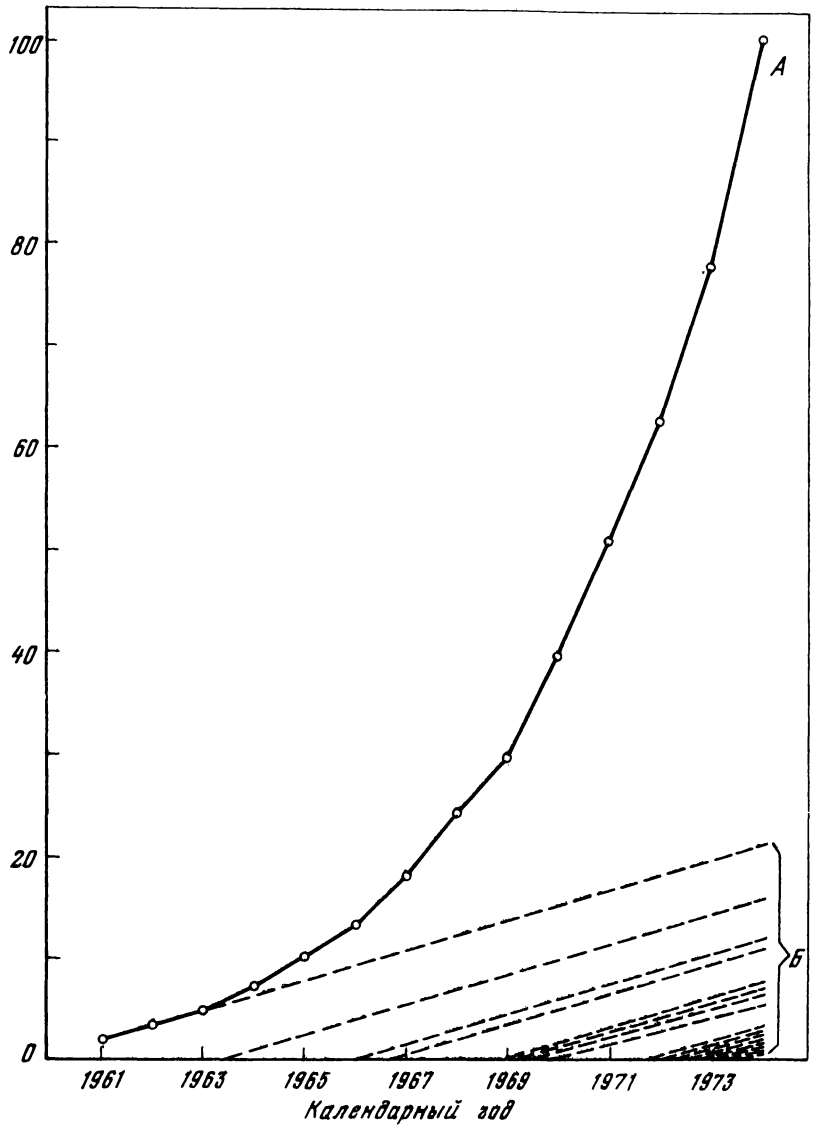
Год образования ортотропной ветви	Приросты побегов по годам, см							Итого
	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	
	"Главная" плагиотропная ветвь*							
	24,0 / 1	20,2 / 1	22,4 / 4	25,3 / 1	25,0 / 1	20,8 / 1	24,7 / 1	162,4 / 10
	Боковые плагиотропные ветви							
Ветвь 1	–	–	2,5 / –	10,2 / 1	10,6 / –	8,8 / 1	24,7 / 1	56,8 / 3
Ветвь 2	–	–	1,0 / –	11,9 / –	14,0 / –	7,4 / –	18,8 / –	53,1 / –
Итого	24,0 / 1	20,2 / 1	25,9 / 4	47,4 / 2	49,6 / 1	37,0 / 2	68,2 / 2	272,3 / 13
	Ортотропные ветви**							
1968	28,5 / 12	74,5 / 23	110,0 / 31	98,0 / 31	89,5 / 29	35,0 / 22	29,0 / 11	464,5 / 159
1969	–	4,0 / 5	23,0 / 10	43,0 / 13	48,5 / 14	23,0 / 8	25,0 / 8	166,5 / 64
1970	–	–	7,5 / 7	71,5 / 21	150,0 / 50	125,5 / 62	225,5 / 89	610,0 / 229
1971	–	–	–	8,5 / 8	47,0 / 18	33,0 / 20	36,3 / 18	124,8 / 64
1972	–	–	–	–	12,6 / 9	25,0 / 13	46,0 / 19	83,6 / 41
1973	–	–	–	–	–	8,0 / 7	40,5 / 17	48,5 / 24
1974	–	–	–	–	–	–	17,5 / 9	17,5 / 9
Итого	28,5 / 12	78,5 / 28	140,5 / 48	221,0 / 73	347,6 / 120	249,5 / 138	449,8 / 171	1515,4 / 590
Всего	52,5	98,7	166,4	268,4	297,2	286,5	518,0	1787,7

* В знаменателе — число корней.
** В знаменателе — число ветвей.

хотомия считается наиболее примитивным типом ветвления [Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1962]. В своем классическом виде она выражена у H. selago. Принято говорить, что при изотомном дихотомическом ветвлении отсутствует главный побег. В некотором смысле столь же справедливо утверждать, что все побеги при данном типе ветвления главные.

На рис. 20 показан ход роста по годам одной из модельных ветвей баранца, имеющей 16 верхушечных окончаний телома, т.е. ветвившейся с 1961 по 1974 г. 15 раз. Общая параболическая кривая роста данного растения разложена здесь на элементарные составляющие, каждая из которых соответствует ходу роста отдельного телома с момента его ответвления от побега предыдущего порядка. Такого рода разложение показывает следующее: во-первых, что рост собственно побегов баранца происходит с постоянной скоростью, а экспоненциально возрастает лишь общая частота ветвлений стебля; во-вторых, что точки роста текущего года (сколько бы их ни было) расположены примерно на одинаковом расстоянии от исходной точки роста; в-третьих, что ветвление побегов происходит с некоторой периодичностью (не каждый год), но в любой момент вегетационного периода. Создается впечатление, что линейный рост спорофита баранца происходит автономно, а внешние факторы (осадки, температура и др.) воздействуют главным образом на частоту ветвления телома. Наши попытки установить геометрическую "систему", по которой происходит ветвление телома баранца (как растение "узнает", где и когда ему следует ветвиться), не увенчались успехом, однако не исключено, что в основе ветвления спорофита H. selago лежит простая и изящная схема, построенная, например, по типу архимедовой спирали, как это обнаружено у ряда биоморфологических структур [Синнот, 1963; Касинов, 1971].

Строение спорофита у трех остальных видов плаунов более сложно, поскольку они имеют четко выраженный стелющийся "главный" стебель, от которого очередно отходят ортотропные ветви. Последние у L. clavatum и L. annotinum ветвятся неравновильчато дихотомически, так что обычно выделяется один заметно доминирующий побег, а у D. complanatum четко выражен осевой побег ортотропной ветви, от которого поочередно или, лучше сказать, ложномутовчато отходят плоские теломные, ветвящиеся дихотомически веточки. На рис. 21 показан трехлетний верхушечный фрагмент восьмилетней ортотропной ветви D. complanatum с теломными веточками и стробилами. Следует особо отметить, что главный плагиотропный стебель у трех последних видов плаунов сам по себе один раз в несколько лет делится вильчато, образуя, так сказать, субосевые плагиотропные побеги, которые в общих чертах повторяют строение и развитие главного. Мы довольно подробно останавливаемся на деталях ветвления плаунов, поскольку дихотомия считается исходным типом ветвления, а древнейшие плауновидные и даже настоящие псилофиты, как известно, характеризовались наличием развитого главного стебля, т.е. подлинным моноподием, и в этом состоит один из многочисленных парадоксов сравнительной и эволюционной морфологии растений. Не вдаваясь в анализ указанного обстоятельства, отметим его следствие, что при реконструкции облика псилофитовых зарослей можно основываться на

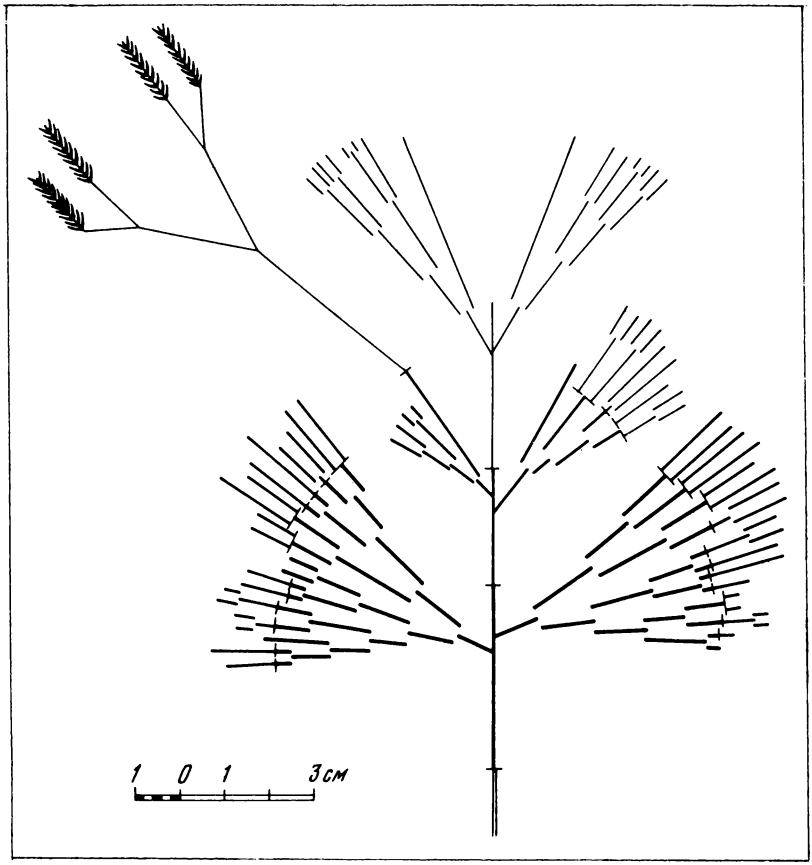


Р и с. 20. Ход роста по годам модельной ветви баранца Huperzia selago

А — общая кривая роста; *Б* — ход роста отдельных теломов; по оси ординат — общий прирост телома (в см)

представлениях о строении спорофита трех первых видов плаунов, но никак не H. selago.

Как видно из рис. 20 и 21, дихотомическое ветвление характеризуется экспоненциальным приращением биомассы теломов. У баранца в принципе именно так и происходит до тех пор, пока отдельные побеги под действием силы тяжести не коснутся земли и не укоренятся самостоятельно



Р и с. 21. Строение фрагмента скелетной ветви Diphazium complanatum с теломными веточками и стробилами.
Штрихами разделен прирост разных лет

как вегетативные отпрыски главного парциального куста. Связано это с тем, что спороносные теломы баранца не отличаются от стерильных и после осыпания спор в последующие годы продолжают расти, ветвиться и самостоятельно укореняться и лишь базальная часть телома постепенно отмирает. У остальных рассматриваемых видов плаунов рост спорофита строго подчинен функции и ритму спороношения. Происходит это следующим образом: достигнув совершенно определенного возраста, лидирующие побеги ортотропных ветвей образуют на своих концах стробилы, в последующие 2—3 года эти ветви еще осуществляют функцию фотосинтеза, но больше уже не растут, не ветвятся и постепенно отмирают; соответственно отмирает и прилегающий отрезок плагиотропного стебля, новые боковые ветви повторяют в своем развитии описанный цикл. Таким образом, вегетативно разрастающийся из точки спорофит плаунов практически "не стареет", сохраняя относительно постоянным соотношение

вегетирующей массы, спороносных частей и подземных органов. Судя по всему, главный стебель у псилофитов и первобытных плаунов был подземным, как у современного D. complanatum. Однако по типу ветвления, которое у последнего чрезвычайно сложное, более близки к псилофитам L. clavatum и L. annotinum.

В табл. 6 сведены основные характеристики роста и развития рассматриваемых видов плаунов. Эти данные, разумеется, следует рассматривать как сугубо усредненные и обладающие определенной региональной спецификой. При этом нужно учитывать, что здесь не отражен многолетний процесс развития первоначального заростка из споры, т.е. речь идет лишь о стабильном процессе вегетативного разрастания спорофита. По данным П.М. Жуковского [1964], период от образования споры до прорастания заростка для L. clavatum исчисляется в 12—20 лет. По нашим расчетам, период "от споры до споры" может достигать 35—40 лет.

Вегетативное развитие группировок плауна в пространстве сообщества определяется в основном тремя из перечисленных в табл.6 признаков. Эти признаки: скорость роста главного плагиотропного стебля, частота его ветвления в горизонтальной плоскости, т.е. скорость образования субосевых побегов, которые в дальнейшем, в свою очередь, вильчато ветвятся и ведут себя как вегетативные отпрыски главного, и, наконец, продолжительность жизни главного плагиотропного и субосевых стеблей или возраст спороношения для теломной системы. Действительно, достаточно измениться какому-то одному из этих параметров, как и структура группировок плауна существеннно изменится. От этой схемы несколько уклоняется лишь развитие спорофита H. selago (в табл. 6 показана средняя частота ветвлений его телома по всем осям одновременно), поскольку он не имеет доминирующего побега и рост ветвей продолжается и после спороношения. Наряду с этим наличие у баранца выводковых почек является серьезным основанием для предположения, что его филогенетические предки, вероятней всего, вели эпифитный образ жизни, т.е. были лиановидными растениями.

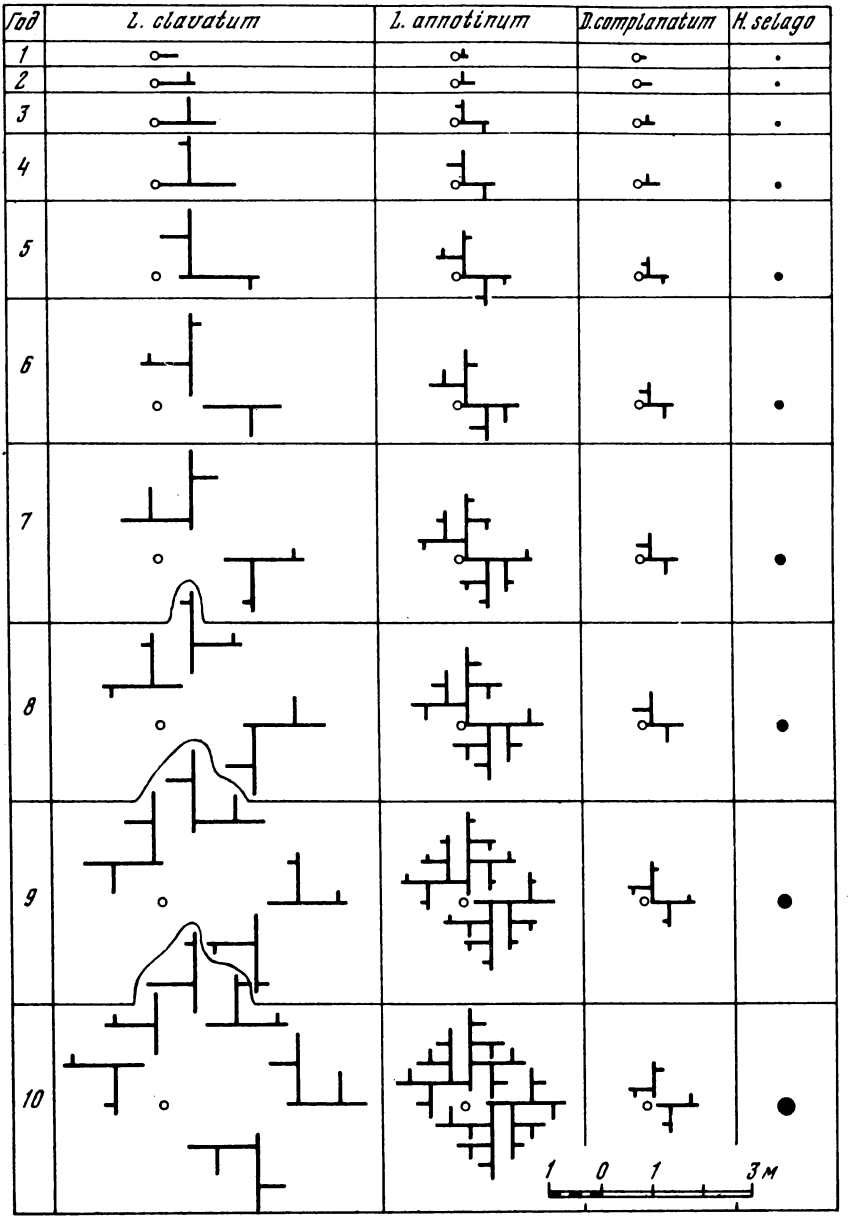
На основании соответствующих данных табл. 6 развитие группировок плаунов в его основных чертах нетрудно промоделировать графически, что и сделано на рис. 22. Чтобы не загромождать чертежи, здесь показано развитие только "грубого скелета", т.е. плагиотропных стеблей (для H. selago в масштабе показан рост ортотропной системы в проекции на горизонтальную плоскость). Единственной существенной условностью этого графического "мультфильма" является то, что субосевые побеги построены под углом 90° по отношению к главному стеблю, тогда как на практике они располагаются обычно под более острым углом. Вообще следует заметить, что в природе плагиотропные стебли плаунов растут очень прямолинейно; у D. complanatum, например, можно нередко наблюдать, как его плагиотропный стебель (корневище), погребенный на глубине 5—15 см в почве, прорастает сквозь преграды из полуразложившейся древесины.

Рисунок в несколько стилизованной форме дает наглядное представление о том, как развивается скелетная часть группировок плаунов в горизонтальной плоскости. Бросается в глаза принципиальное различие меж-

Таблица 6

Основные показатели роста и развития плаунов

Признаки и единицы измерения	L. clavatum	L. annotinum	D. complanatum	H. selago
Средняя скорость роста главного стебля, см в год	40	20	10	1,3
Средняя частота ветвления главного стебля, ветвление в год	0,2—0,3	0,5—0,7	0,3—0,4	2
Среднее число ортотропных ветвей, в год	4—5	4—5	3—4	—
Средний возраст ортотропной ветви, при котором наступает спороношение, в год	3—4	7—8	8	10
Среднее число придаточных корней, в год	1—4	1—4	2—3	—
Средняя скорость роста ортотропных ветвей, см в год	3,5	2,5	1,5	—
Средняя продолжительность роста теломных веточек, лет	3—4	7—8	3	—
Среднее число спороносных теломных ветвей в год на "зрелом" отрезке спорофита	3—4	8—10	3—4	—
Среднее число стробилов на одной спороносной ветви	2	1	4	—
Среднее число спор в одном стробиле, млн. экз.	—	0,4	—	—
Средний диаметр споры, мм·10^{-3}	1,8	2,4	2,2	2,1
Среднее число выводковых почек на один побег	—	—	—	4



Р и с. 22. Ход развития в пространстве осевых побегов плаунов

ду спорофитом L. clavatum и D. complanatum, с одной стороны, и L. annotinum и H. selago — с другой. Последние, развиваясь из точки, образуют чрезвычайно плотные и компактные группировки, тогда как отдельные отрезки спорофита L. clavatum и D. complanatum буквально "разбегаются в разные стороны. Этот 10-летний ряд нетрудно мысленно сколь угод-

но продолжить, постоянно имея в виду, что над всем этим "каркасом" на высоту 15—25 см возвышается система ортотропных ветвей, а в глубину почвы уходят многочисленные дихотомически ветвящиеся корни (ризомоиды). Следует также учитывать, что тончайшие теломные веточки у спорофита D. complanatum растут не более 4 лет. Глядя на рис. 22, трудно решить, какой из рассматриваемых типов развития спорофита наиболее отвечает природе вымерших форм растений. С достаточной уверенностью можно лишь утверждать, что спорофит L. annotinum и H. selago весьма "агрессивен"; вегетативно разрастаясь, он покрывает почву сплошным ковром и тем самым исключает возможность нормального сосуществования с ним растений большинства других видов. Мощность слоя только усохших и слаборазложившихся переплетенных побегов в группировках L. annotinum и H. selago иногда превышает 10 см. В такой среде становится невозможным нормальное развитие самого плауна и в структуре его колоний образуются постепенно сливающиеся между собой "мертвопокровные окна". В группировках H. selago все эти обстоятельства усугубляются высокой жизнеспособностью вегетативного потомства из выводковых почек, прорастающих, как правило, в пределах исходной колонии.

L. clavatum и D. complanatum, в силу "рыхлости", т.е. разреженности и подвижности их группировок, являются несомненно более приспособленными к современным фитоценотическим условиям, к сосуществованию с растениями других видов. Они же представляются и более устойчивыми к неблагоприятным экологическим факторам. Последнее особенно справедливо для спорофита D. complanatum, главный стебель которого, лишенный хлорофилла, и основные точки роста скрыты в толще почвы. Он ведет, по существу, полусапрофитный образ жизни, т.е. сравнительно высоко специализирован. И опять неясно, какие из всех этих фитоценотических особенностей более примитивны, а какие более "продвинуты". Вновь и вновь приходится осознавать, какая бездна времени разъединяет заросли псилофитов и современные группировки плаунов, ведь предки H. selago явно "успели побывать" лианами, а предшественники D. complanatum, возможно, когда-то процветали как сапрофиты в мощном слое органики. Общую аналогию, однако, следует продолжить.

По утверждению В.Л. Комарова [1961], высота псилофитовых зарослей достигала всего 20—25 см и продукция органического вещества в них была незначительной. Порядки величин, которыми характеризовалась эта продукция, можно проследить хотя бы на примере группировок L. annotinum.

Летом 1974 г. на территории Ильменского государственного заповедника (Южный Урал) нами была детально обследована изолированная популяция L. annotinum, возникшая на торфянике после его осушения и эксплуатации в 1941—1945 гг. Таким образом, возраст этой популяции можно принять равным 30 годам. В смежных экотопах L. annotinum отсутствует. Данная популяция представлена несколькими изолированными группировками или колониями. Эти колонии общей площадью 985 м^2 разбросаны на территории около 5300 м^2, под пологом 30-летнего сосново-березового древостоя.

Таблица 7

Расчет показателей продуктивности ильменской популяции Lycopodium annotinum

Признак	Величина	Способ вычисления
Площадь популяции (сумма площадей колоний), $м^2$	1000	–
Средняя плотность ортотропных побегов, экз/$дм^2$	52±2	Выборочным методом
В том числе средняя плотность спороносных побегов, экз /$дм^2$	4,7±0,7	То же
Общая численность ортотропных побегов, млн. экз.	5	п.1 · п.2
Средняя длина отрезка плагиотропного стебля, приходящаяся на один ортотропный побег, см	0,85	По модельным образцам
Общая протяженность живых плагиотропных стеблей, км	42,5	п.4 · п.5
Средняя протяженность ортотропных побегов на 1 м протяженности плагиотропного стебля, м	5,5	По модельным образцам
Общая протяженность ортотропных побегов, км	234	п.6 · п.7
Общий объем плагиотропных стеблей при их среднем диаметре 2,0 мм, $м^3$	0,13	
Общий объем ортотропных побегов при их среднем диаметре 1,0 мм, $м^3$	0,18	
Среднее число придаточных корней на 1 м плагиотропного стебля, экз.	8	По модельным образцам
Общая численность придаточных корней, млн. экз.	0,34	п.6 · п.11
Среднее число спор в одном стробиле, млн. экз.	0,4	По модельным образцам
Средний годовой урожай спор, млрд. экз.	18	п.1 · п.3 · п.13

В табл. 7 показаны некоторые количественные характеристики данной популяции. Рассматривая таблицу, следует постоянно помнить, что все перечисленные в ней показатели, за исключением текущего урожая спор, характеризуют продукцию популяции за последние 8 лет (более старые участки спорофита отмирают и здесь не учтены). Удельный вес скелетной массы спорофита в сыром весе близок к 1,0 г/$см^3$. С учетом всех этих обстоятельств годичный прирост стеблей и ветвей в данной популяции плауна можно оценить примерно в 4 ц/га. Биомассой спор при всем их обилии практически можно пренебречь. Годичная продукция филлоидов, корней и спороносных колосков в сумме составляет не более 2 ц/га. Таким образом, общую годичную продукцию спорофита плауна в данной популяции можно считать равной 6 ц/га. И это, пожалуй, максимально возможная в данных условиях продукция. Судя по рис. 22 и табл. 6, про-

дукция трех остальных видов плаунов много меньше, да и у псилофитов она не могла далеко отклоняться от рассматриваемой величины. В сухом весе урожай псилофитов, таким образом, мог составлять порядка 2–3 ц/га в год, так что, если бы даже вся суша конца силура – начала девона была покрыта псилофитовыми зарослями, то и тогда общий прирост фитомассы в них составил бы не более 3–4 млрд. т сухого органического вещества в год. Напомним, что первичная продукция современных наземных экосистем оценивается приблизительно в 53 млрд. т органического вещества [Дювиньо, Танг, 1973]. Таким образом, если следовать предположению В.И. Вернадского о константном характере количества живого вещества в биосфере, то надо принимать и допущение, что годичная продукция Мирового океана в конце силура должна была превышать современную по крайней мере в 20 раз.

Подводя краткий итог разделу в целом, следует еще раз подчеркнуть несколько структурных особенностей группировок плаунообразных растений, а также, по-видимому, и псилофитовых зарослей. Прежде всего все они характеризуются расширяющимся в многолетнем цикле вегетативным воспроизводством органического вещества. Происходит это главным образом за счет дихотомического ветвления спорофита в горизонтальной плоскости. Так, описанная здесь популяция L. annotinum за 30 лет экспоненциально разрослась из нескольких геометрических точек до сплошного ковра площадью около 1000 м^2. Заростки из спор имеют очень мало шансов выжить в такой обстановке, но в силу их обилия, легкости переноса и длительного сохранения жизнеспособности (несколько лет) споры имеют решающее значение при освоении новых отдаленных субстратов. Таким образом, для жизнедеятельности плаунов (и псилофитов) характерно растекание группировок в двух "масштабах": в масштабе конкретного ценоза, путем вегетативного разрастания спорофита, с накоплением значительных запасов органического вещества; и в более широком масштабе, на обширных территориях, распространением спор. Группировкам плаунов и псилофитов, хотя и в небольшом слое, свойственна устойчивая стратификация фотосинтезирующего полога, т.е. наличие внутренней микроэкологической среды. Благодаря этим фитоценотическим особенностям псилофиты некогда успешно завоевали сушу, а их отдаленные потомки и аналоги – плауны и сейчас процветают под пологом группировок более совершенных типов растений.

ГРУППИРОВКИ ХВОЩЕЙ

Только 52 вида сохранилось в современной флоре от некогда мощной побочной ветви в эволюции сосудистых растений, объединяемой понятием членистые (Sphenophyta) или хвощеобразные (Equisetophyta). В девонской системе членистые были представлены мелкими травянистыми растениями типа Calamophyton primaevum и Hyenia elegans, а также псевдоборниями и сфенофиллами, называемыми часто клинолистами [Криштофович, 1957]. Из этих растений формировались заросли в мелководных сырых и заболоченных местах. На границе верхнего девона и нижнего

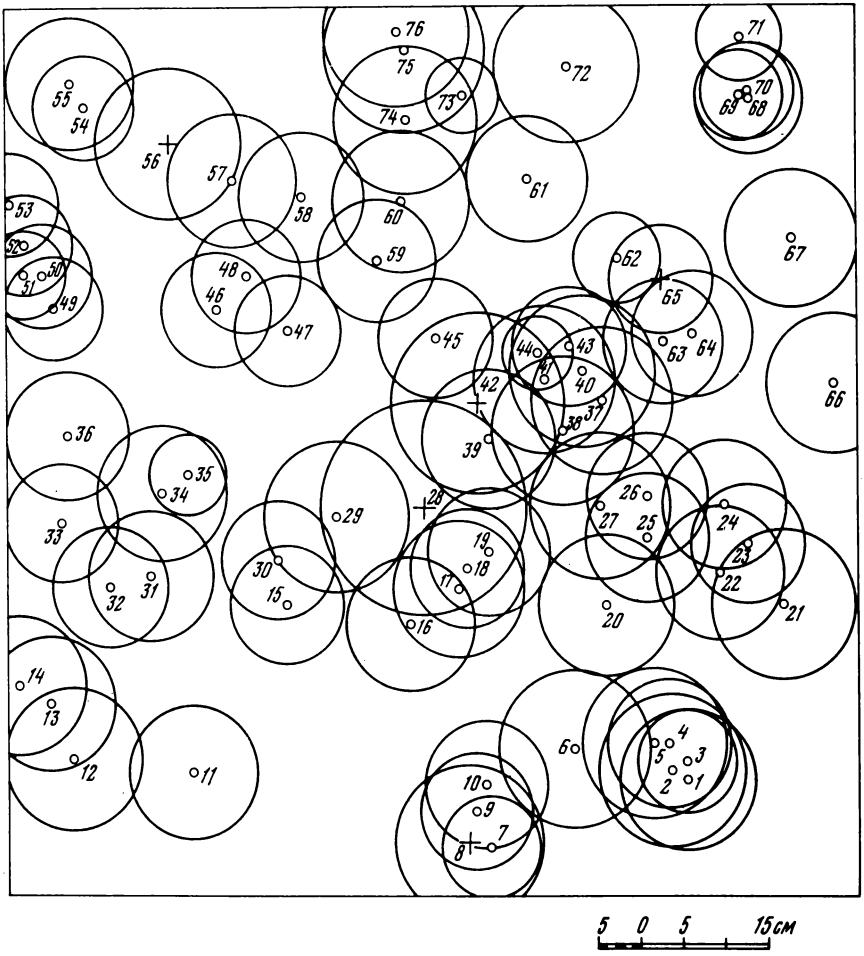
карбона в палеонтологической летописи появляются астерокаламиты и каламиты. Последние достигали весьма внушительных размеров и в каменноугольный период в сырых понижениях были доминантами пышных высокопродуктивных лесов.

Филогенетическое происхождение членистых неясно. Обычно его связывают с псилофитами, а также с бурыми водорослями [Комаров, 1961]. А вообще членистое строение тела определилось еще у водорослей типа харовых, но у них весь жизненный цикл протекает в стадии гаметофита, диплоидной является лишь зигота (ооспора), которая после определенного периода покоя делится мейотически, образуя гаплоидные растения. Если бы не это решающее обстоятельство, то членистые можно было бы без особых натяжек выводить непосредственно от зеленых водорослей, типа харовых. Во всяком случае членистое строение тела мы и далее находим у самых разнообразных групп высших растений. Здесь достаточно напомнить эфедру (Ephedra) и, наконец, многие виды злаков.

И.Я. Гурвич [1960] обращал особое внимание на перспективы использования при анализе палеоботанических объектов современных лесотаксационных методов, а Б.П. Колесников [1935] отмечал возможность палеоботанических реконструкций "с определенным цифровым материалом в руках", полученным для современных реликтовых элементов растительности. Хвощи в этом смысле представляют собой классический объект. Достаточно напомнить следующие высказывания А.Л. Тахтаджяна: "Форма роста каламитов, вероятно, очень напоминала современные виды Equisetum, и каламиты выглядели поэтому как гигантские хвощи. Если представить себе заросли хвоща, в которых отдельные растения увеличены до размеров небольших деревьев, то можно получить правильное представление о каламитовых лесах" [1956, с. 138] и далее "...хвощи являются карликовыми каламитами" [там же, с. 142]. К сожалению, до сих пор никто не пытался реализовать столь реальные возможности реконструкций. Ведь при этом даже не надо делать каких-либо серьезных допущений, поскольку первобытные хвощи, как и теперь, были мелкими травянистыми растениями. Значит, надо просто присмотреться к хвощам...

Нами детально исследована структура нескольких микрогруппировок хвощей (Equisetum sylvaticum L. и E. pratense Ehrh.) на территории Ильменского государственного заповедника. Для этого под пологом сосново-березового леса были заложены три пробные площадки, которые располагались по дну неглубокой межгрядовой водосборной ложбины. Первая (верхняя по профилю) площадка была заложена в чистой группировке E. sylvaticum. На второй (средней) площадке однолетние побеги E. sylvaticum в отношении примерно один к двум сочетались с побегами E. pratense. Третья площадка (в "устье" ложбины) была занята исключительно побегами E.pratense. Таким образом, все три площадки четко скоординированы между собой по всем экологическим и фитоценотическим параметрам.

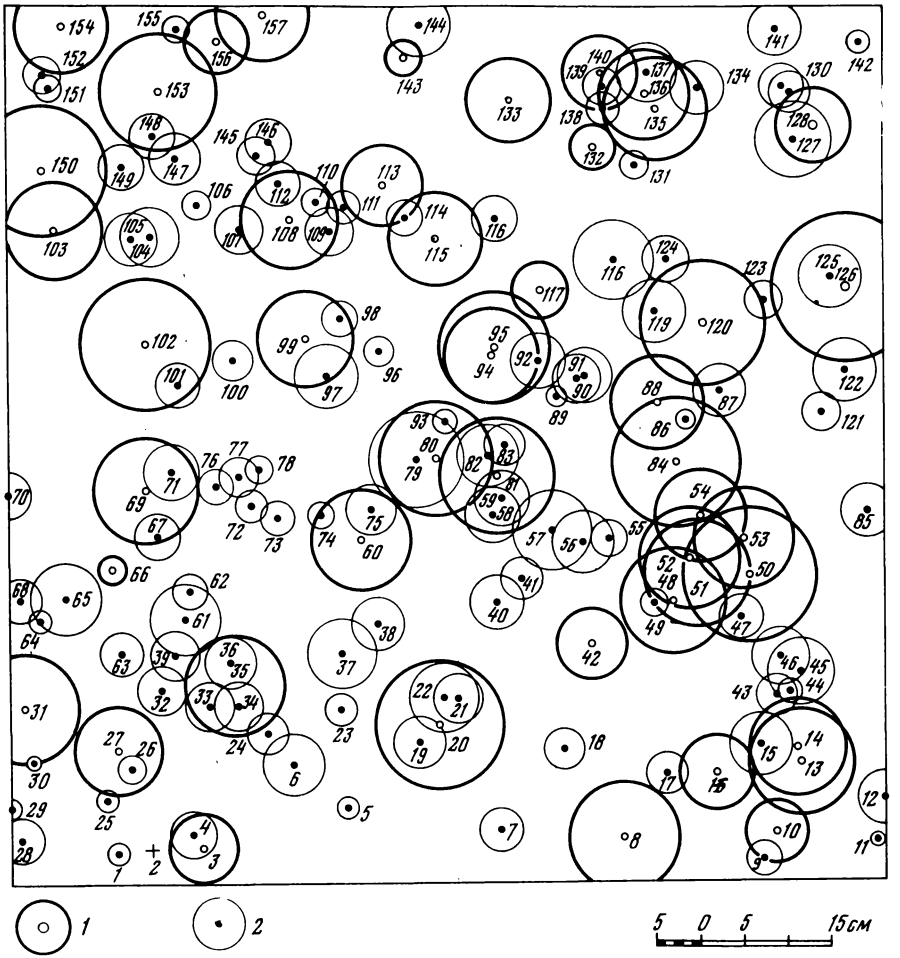
На каждой площадке было проведено картирование размещения однолетних (надземных) побегов хвоща. Все они были пронумерованы и "выщипнуты" на уровне их прикрепления к многолетнему подземному корневищу. Каждая из таких "особей" получила индивидуальную морфометрическую характеристику. Вся эта процедура на одних и тех же прощадках



Р и с. 23. Размещение побегов хвоща Equisetum sylvaticum на площадке № 1.
Крестиками обозначены спороносные побеги, окружностями — горизонтальные проекции боковых ветвей

была проделана дважды: в 1974 и 1975 гг. Всего в первый год было закартировано 348 побегов хвоща. Для каждого побега определялись высота, число междоузлий, максимальная длина ветвей, высота прикрепления нижней ветви, порядковый номер первого междоузлия с ветвями и ряд других специальных характеристик. На рис. 23—25 показаны планы размещения на площадках побегов хвоща с горизонтальными проекциями их ветвей.

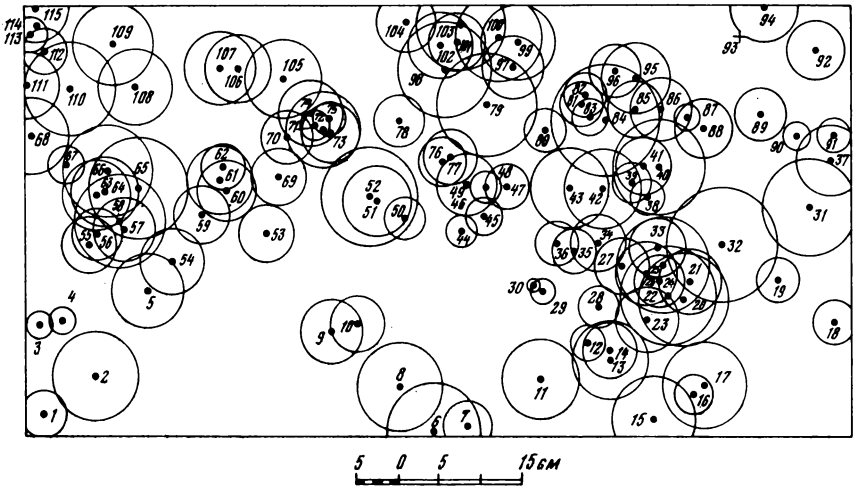
Сначала проанализируем планы пробных площадок, поскольку они сами по себе весьма информативны. Прежде всего бросается в глаза неодинаковая численность побегов на площадках. На площадке № 1 она составляет 76 экз/м^2. На площадке № 2 численность побегов E. sylvaticum — 47 экз/м^2 и E. pratense — 110 экз/м^2. Наконец, на площадке № 3 находится 115 побегов E. pratense, что в переводе на 1 м^2 составляет 230 экз. Если бы это



Р и с. 24. Размещение годичных побегов хвощей на площадке № 2
1 — Equisetum sylvaticum; *2* — E. pratense

были растения одного вида, то можно было бы сразу говорить о некотором экологическом градиенте изменения численности. Далее можно заметить, что рост побегов E. sylvaticum и E. pratense, по крайней мере в части развития их боковых ветвей, при их совместном произрастании ухудшается по сравнению с одновидовыми их группировками. И наконец, размещение побегов на всех трех площадках представляется групповым (напрашивается аналогия с парцеллами), поскольку большинство побегов, не сомненно, расположено вдоль отрезков подземных корневищ.

Особый интерес представляет оценка типа сочетания в пространстве (сегрегации) побегов E. sylvaticum и E. pratense на площадке № 2. Визуально здесь ориентироваться довольно затруднительно, поэтому воспользуемся простым аналитическим способом Пьелу [Pielou, цит. по Грейг-Сми-



Р и с. 25. Размещение годичных побегов хвоща Equisetum pratense на площадке № 3

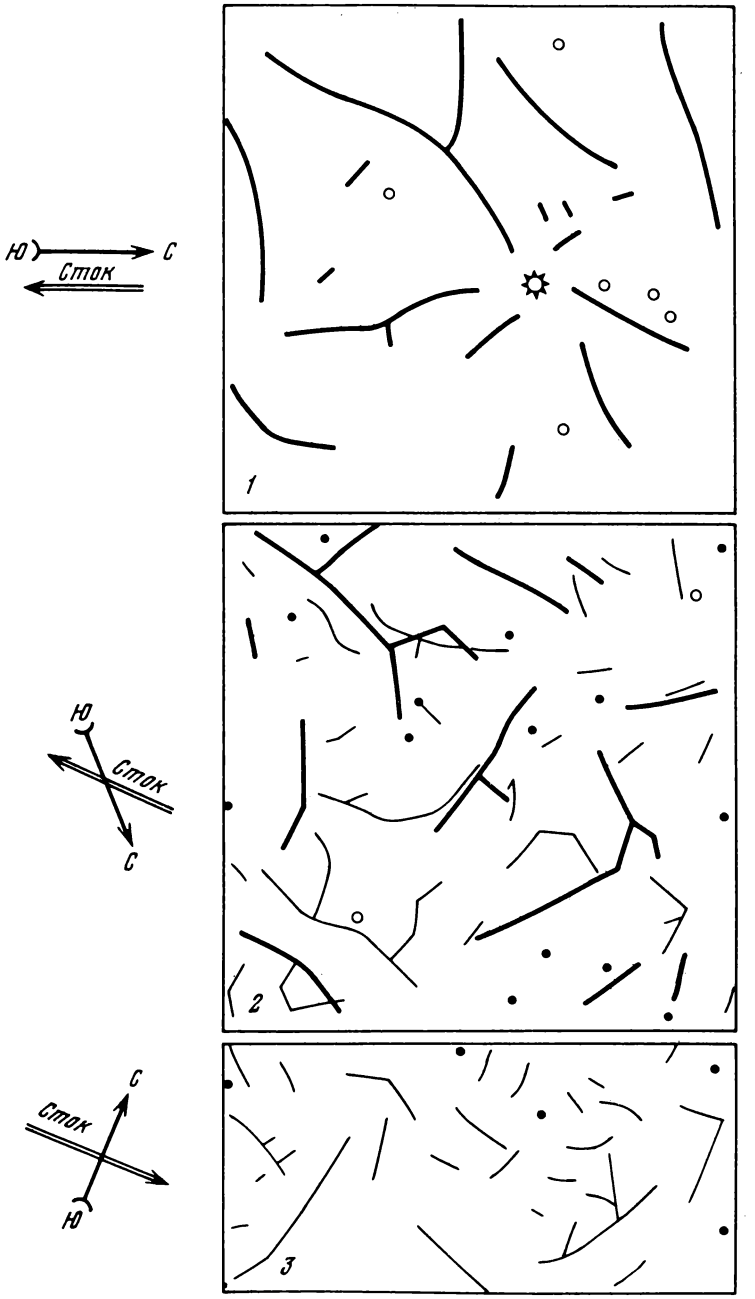
ту, 1967]. В табл. 8 показаны фактические и теоретически ожидаемые частоты сопряженности между побегами E. sylvaticum и E. pratense на площадке № 2, вычисленные по принципу "ближайшего соседа". Полное совпадение ожидаемых и наблюдаемых частот указывает на случайный характер (несегрегированность) сочетания побегов разных видов хвоща, поскольку именно такова была гипотеза при расчете ожидаемых частот.

О структуре подземной многолетней, так сказать "коммуникационной части" спорофита хвощей известно вообще очень мало. Рис. 23–25 дают некоторые возможности заглянуть в ризосферу микрогруппировок хвоща. Прежде всего можно попытаться выделить основные направления роста корневищ по расположению надземных побегов, что и сделано на рис. 26. Далее можно исходить из соображения, что величина nL, где n — число побегов, а L — среднее расстояние между побегами, имеет совершенно реальный физический смысл, поскольку отражает общую протяженность "подземных коммуникаций" в группировках хвощей (ни один из побегов не растет сам по себе, он соединен корневищем с другими побегами). Величину L можно вычислить по уже упоминавшейся формуле:

$$L = \sqrt{\frac{S}{n}},$$

где S — площадь пробы, и таким образом определить общую протяженность корневищ на площадке аналитическим способом. Разумеется, здесь можно придумать массу оговорок, корректирующих расчеты в ту или иную сторону, однако сама по себе логика рассуждений и порядок расчетных величин вряд ли от этого пострадают. В табл. 9 показаны результаты всех этих расчетов.

Данные табл. 9 являются как бы контрольными по отношению к рис. 26, поэтому интересно их сопоставить. Для этого в последней колонке табл. 9 показаны величины протяженности корневищ на пробных площадках,



Р и с. 26. Предполагаемое размещение корневищ хвощей на площадках № 1—3

Таблица 8

Сопряженность между побегами разных видов хвоща на площадке № 2

Исходная особь	Ближайший сосед			
	Фактическое число отношений		Ожидаемое число отношений	
	E. sylvaticum	E. pratense	E. sylvaticum	E. pratense
E. sylvaticum	0,093	0,206	0,090	0,210
E. pratense	0,205	496	0,210	0,490

Таблица 9

Аналитические показатели для оценки структуры подземных систем в микрогруппировках хвоща

Номер пробной площадки	Вид хвоща	Число побегов на 1 м^2	Среднее расстояние между побегами, см	Общая протяженность корневищ на 1 м^2, м	Учтена протяженность корневищ на рис. 26, м
1	E. sylvaticum	76	11,5	8,7	3,7
2	E. sylvaticum	47	14,6	6,9	3,2
	E. pratense	110	9,5	10,4	3,2
	Итого	157	—	17,3	6,4
3	E. pratense	230	6,6	15,2	5,9

Таблица 10

Морфометрические показатели побегов хвощей на разных площадках

Номер площадки, дата наблюдения	Вид хвоща	Средняя высота побега, см	Среднее число междоузлий	Средняя максимальная длина боковой ветви, см	Средний вес одного побега в воздушно-сухом состоянии, г
1. 6.VI	E. sylvaticum	47,7±0,8	18,2±0,3	7,2±0,16	0,824
	t	3,8	2,1	6,4	—
2. 31.V	E. sylvaticum	42,7±1,0	17,3±0,3	5,4±0,23	0,501
	E. pratense	34,9±0,5	24,4±0,3	2,6±0,10	0,327
	t	0,6	5,1	6,2	—
3. 4.VI	E. pratense	34,5±0,5	22,2±0,3	3,6±0,12	0,392

вычисленные по рис. 26. Как видно из таблицы, визуальная оценка протяженности корневищ составляет в среднем около 40% от аналитической оценки. Вполне очевидно, что истинная величина протяженности коммуникационных систем хвощей на рассматриваемых площадках лежит где-то между этими двумя пределами.

Может возникнуть вопрос, зачем "колдовать" со всеми этими измерениями, когда можно просто разрыть площадку или площадь рядом с ней и все точно измерить. Увы, слишком часто еще мы валим 500-летние кедры только для того, чтобы посчитать их возраст "на пне" и измерить объемы их стволов "по двухметровым отрезкам". Иногда, вероятно, для понимания вещей полезно "притвориться", что мы не можем "разрыть" или "срубить", поскольку для объектов палеоботаники (и палеолесоведения) это действительно невозможно и надо искать и искать аналитические способы тонкого исследования.

По данным Ал.А. Федорова, М.Э. Кирпичникова и З.Т. Артюшенко [1962], прирост корневищ у E. arvense L. составляет 10—15 см в год. Таким образом, однолетние побеги хвощей на рассматриваемых площадках образовались на заведомо разновозрастных отрезках корневищ. К сожалению, каких-либо морфометрических признаков однолетних побегов хвощей, коррелирующих с возрастной неоднородностью корневища, нами не обнаружено. Это не удивительно, поскольку, как показали раскопки, ортотропные побеги хвоща, как правило, "сидят" на укороченных многолетних ортотропных отростках плагиотропного корневища.

В табл. 10 показаны некоторые средние морфометрические характеристики побегов хвоща на разных площадках и дана оценка существенности наблюдаемых различий (критерий t). Как видно из этой таблицы, рост побегов E. sylvaticum и E. pratense в целом существенно ухудшается именно при их совместном произрастании. Иными словами, в последнем случае можно подозревать действие какого-то чисто фитоценотического фактора. Однако против такого объяснения имеются два серьезных возражения. Во-первых, за неделю, которая отделяет даты закладки площадок N 1 и 2, побеги на площадке № 1 могли заметно подрасти (фактор времени). Во-вторых, вполне вероятно, что на площадке № 2 растения одного и другого видов находятся на границе их экологического оптимума, отчего и хуже растут (экологический фактор). Таким образом, однозначное толкование данных табл. 10 возможно лишь в том смысле, что наблюдаемые различия в росте побегов обусловлены совместным и однонаправленным действием всех трех перечисленных факторов. Следует заметить, что в чрезвычайно сухом и жарком 1975 г. на всех трех площадках взошло вдвое меньше побегов, чем в предыдущем году, причем на площадке № 1 большинство, а на площадке № 2 абсолютно все взошедшие побеги E. sylvaticum погибли в первые же дни, достигнув высоты 4—6 см. Проросшие побеги E. pratense почти не пострадали, но площадка № 3 была загублена при рубке близстоящего дерева (в заповеднике не нашлось 0,5 м^2 площади для постановки многолетнего биологического наблюдения).

Анализ роста побегов хвоща в зависимости от фактора плотности в точке, а также от видовой принадлежности ближайшего соседа (имеется в виду размещение побегов на площадке № 2) не показал каких-либо различий

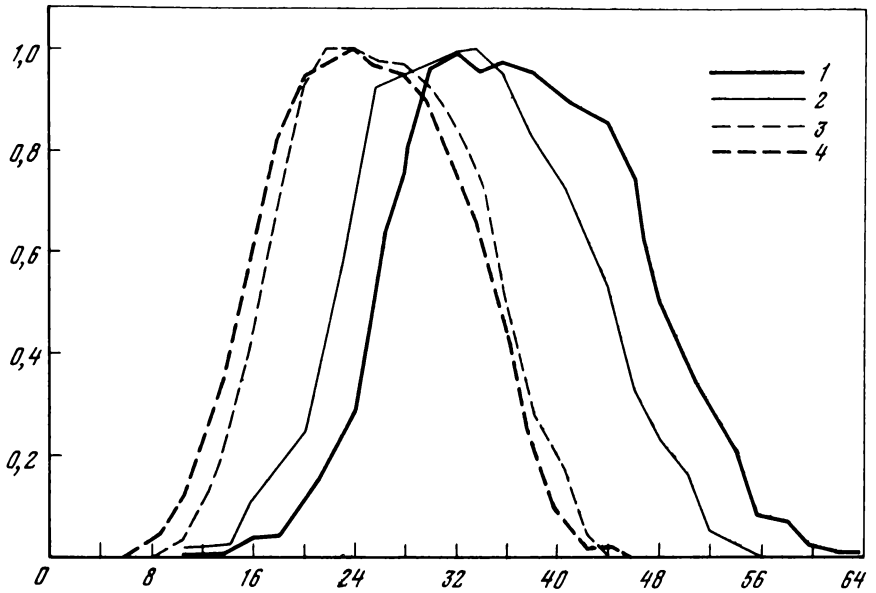
между отдельными категориями побегов. Иными словами, доказано отсутствие достоверного влияния неоднородности густоты группировок на рост побегов хвоща. Такого результата и следовало ожидать, поскольку побеги хвоща растут очень короткий период, и главным образом за счет питательных веществ, запасенных в корневище в предыдущем году, так что элемент конкурентного взаимодействия между побегами в период их роста, по-видимому, весьма невелик.

Наглядное и полезное в дальнейшем представление о вертикальной структуре микрогруппировок хвоща дает рис. 27. Строение надземного полога, образуемого побегами, выражено здесь в форме распределения коэффициентов заполнения пространства "кронами" (см. 3-й раздел I главы). Коэффициент заполнения в данном случае представляет собой численность побегов, лишь покрытые ветвями отрезки которых попадают в тот или иной разряд высоты над уровнем почвы. Все кривые по нашей классификации (см. рис. 7) соответствуют типу симметричной вертикальной структуры.

Об индивидуальности однолетних побегов хвоща можно говорить лишь с такой же мерой условности, как об индивидуальности вайи папоротника или отдельной ветви одного и того же древесного растения. Во всех этих случаях рост и развитие побега или ветви строго детерминированы онтогенезом всего растительного организма, единой схемой строения его многолетнего спорофита. Достаточно очевидно, что подземное корневище спорофита хвоща гомологично стволу дерева или плагиотропному стеблю плауна. Корневище хвоща ежегодно прирастает в длину, и на нем закладываются новые точки роста, только меристемы (интеркалярные) сосредоточены у хвощей в узлах, а точнее — у основания междоузлий. Корневище хвоща, как и надземные побеги, членисто. Ортотропные однолетние побеги хвоща образуются как на новых, так и на старых отрезках корневища, причем в последнем случае они появляются не "где попало" и не на самом корневище, а на подземных укороченных отрезках "отмерших" побегов предыдущего года. Таким образом, побеги хвоща являются однолетними лишь в их надземной части и, лишь достигнув определенного онтогенетического возраста, становятся спороносными. В корневище запасаются питательные вещества в количестве, достаточном для бурной вегетации в последующий год. Спороношение одного побега обеспечивается "работой" десятков стерильных побегов.

В спорангиях хвощей, организованных в стробилы, одновременно со спорами образуются элатеры, как у мхов, но в отличие от последних элатеры у хвощей прочно прирастают к спорам. Несмотря на столь изощренное приспособление, жизнеспособность спор хвоща очень низка, поскольку в них содержится хлорофилл. По сообщению А.Л. Тахтаджяна [1956], через 15 дней после созревания сохраняют жизнеспособность менее 1% спор хвоща. Высокая плотность популяций в освоенных местообитаниях поддерживается главным образом за счет вегетативного разрастания спорофитов.

По данным табл. 9 и 10 можно определить годичную продукцию по надземной фитомассе в рассматриваемых группировках хвощей. В группировках E. sylvaticum она составляет 6,3 ц/га, в смешанных группировках E. sylvaticum и E. pratense — 6,0 ц/га и в чистых синузиях



Р и с. 27. Распределение коэффициентов заполнения пространства пологом однолетних побегов хвоща по разрядам высоты над уровнем почвы (вертикальная структура микрогруппировок)

1 — Equisetum sylvaticum на площадке № 1; *2* — E. sylvaticum на площадке № 2; *3* — E. pratense на площадке № 2; *4* — E. pratense на площадке № 3. По оси ординат — относительный коэффициент заполнения, по оси абсцисс — высота над уровнем почвы (в см).

E. pratense — 9,0 ц/га фитомассы в воздушно-сухом состоянии. Все это значительно выше аналогичных показателей плаунов, но гораздо ниже продукции папоротниковых синузий.

Стебли растущего в Южной Америке E. giganteum достигают 12 м в высоту, но это эпифитное растение. У мексиканского вида E. schaffneri стебли достигают 10 см в толщину при высоте до 2 м. Ископаемые древовидные хвощи — каламиты, по реконструкции М. Гирмера [по Мейену, 1971а], имели высоту до 8 м и диаметр полого ствола — до 70 см, так что слой собственно древесины (стенки ствола) достигал в толщину 12 см. Как видно из этих данных, общие пропорции каламитов удивительным образом совпадают с пропорциями побегов E. schaffneri и наших хвощей. Это обстоятельство лишний раз показывает, что геометрические пропорции растений в значительной степени детерминируются общими законами механики, на что всегда особое внимание обращал один из классиков отечественного лесоведения — Н.С. Нестеров [1933].

По мнению А.Л. Тахтаджяна, в эволюции таких видов растений, как хвощи, имели место явления неотении, т.е. постепенной утраты некоторых существенных деталей онтогенеза: "Процесс эволюционного превращения древесных форм в травянистые можно представить себе

как постепенную редукцию, связанную с ослаблением и, наконец, полным прекращением активности камбия... Травы возникли из деревьев путем неотении" [1954, с. 184]. Однако присутствие в девонской и более поздних системах травянистых членистых растений типа псевдоборний и сфенофилл дает достаточные основания выводить современные хвощи от изначально травянистых форм, т.е. без гипотетической неотении. Аналогия между зарослями однолетних побегов хвоща и каламитовыми лесами чисто внешняя и, по существу, неверная, хотя и очень популярна. Она будет гораздо естественней, если весь спорофит современного хвоща мысленно "вознести в третье измерение", т.е. развернуть по вертикали его корневище, да к тому же наделить его соответствующей толщиной. Столь же справедливой будет аналогия, если представить каламитовый лес "поваленным" и погребенным в почве так, чтобы на поверхность выступали только побеги прироста текущего года.

Очень неясно, какие преимущества имеет членистое строение спорофита, зачем эволюция вновь и вновь "подвергает испытанию" такую конструкцию. Может быть, все дело здесь в экономии строительного материала при сохранении механической прочности всей конструкции, но она очень легко разрушается в узлах. Слишком легко и, как известно, особенно у каламитов. Локализация в узлах интеркалярных меристем делает любую секцию членистого растения относительно независимой, т.е. способной к самостоятельному укоренению и вторичному развитию. Если учесть, что первые членистые растения суши, а затем и каламиты произрастали на заливных местах, что они буквально стояли в воде, утопая к тому же еще и в органике, то становится более понятной вся целесообразность членистого строения как весьма удачного приспособления спорофита к вегетативному размножению в столь своеобразных экологических условиях.

К сожалению, в геоботанике до сих пор не привлекают достаточного внимания так называемые второстепенные компоненты фитоценозов. Лишь в тех все более многочисленных случаях, когда выясняется, что какой-то вид пора уже брать под особую защиту, как это произошло с Huperzia selago [Селиванова-Городкова, 1968б], или когда только отдельные части (!) растений самого тривиального вида вдруг начинают поставляться на международный рынок ежегодно сотнями тонн, как это случилось с папоротником-орляком, становится особенно очевидной вся примитивность подразделения ботанических объектов на "главные", и "второстепенные".

ГРУППИРОВКИ ПАПОРОТНИКОВ

Первые достоверные палеонтологические находки папоротников относятся к девону (320—400 млн. лет назад). В последующие геологические периоды папоротникообразные растения достигли пышного расцвета и нет никаких оснований считать, что этот расцвет закончился. Современная флора папоротникообразных растений насчитывает более 9 тыс. видов, но процесс так называемой адаптивной радиации [Osborn, 1910],

т.е. формообразования в новых экологических условиях, у папоротников продолжается [Камшилов, 1974], как, впрочем, вероятно, и у всех других видов растений и животных.

Папоротники, т.е. девонские папоротники, были относительно невелики [Комаров, 1961]. В этом смысле они, вероятно, стоят гораздо ближе к современным папоротникам умеренного пояса, чем к мощным древовидным формам карбона и современных тропиков. Все это позволяет на основании детального исследования структуры группировок современных папоротников составить довольно ясное представление о том, какими были их первобытные заросли.

Нами были исследованы группировки двух, пожалуй, наиболее распространенных на земном шаре видов папоротников: орляка обыкновенного — Pteridium aquilinum (L.) Kuhn ex Decken и щитовника мужского — Dryopteris filix-mas (L.) Schott. Первый вид, согласно "Флоре европейской части СССР" (1974), относится к семейству гиполеписовых (Hypolepidaceae), а второй — к семейству щитовниковых, или аспидиевых (Aspidiaceae) порядка многоножек (Polipodiales). Экологии папоротника-орляка посвящен ряд специальных работ Э.А. Ершовой [1975]. Оба вида привлекают своей широкой географической и экологической распространенностью, высокой эдификаторной мощностью синузий, простотой строения спорофита, относительно высокой индивидуализацией отдельных своих листьев — вайи, которые недаром на практике зачастую рассматриваются как отдельные особи, геометрически строгой конструкцией листа и его внушительными размерами. Материал нами собран на территории Ильменского государственного заповедника в 1974 и 1975 гг.

Как у плаунов и хвощей, в жизненном цикле папоротников абсолютно доминирует спорофит. Физиологически независимый гаметофит у рассматриваемых видов представляет собой пластинку диаметром до 1,0 см, плотно прирастающую к почве многочисленными ризоидами, на нижней поверхности которой и образуются половые органы. Л. Каппеном [Kappen, 1965], исследовавшим устойчивость гаметофита орляка против мороза, высоких температур и засухи, установлены положительные корреляции между гаметофитам и спорофитом орляка в части их экологических потребностей. Роль гаметофитов папоротника в структуре его группировок настолько ничтожна, что находку гаметофита в природе вообще следует считать крупной удачей. Мощные синузии папоротников под пологом леса обязаны своим существованием вегетативному разрастанию спорофита. По-видимому, не следует удивляться, когда абсолютный возраст папоротниковой синузии под пологом древостоя может оказаться значительно выше возраста самых старых деревьев в этом лесу.

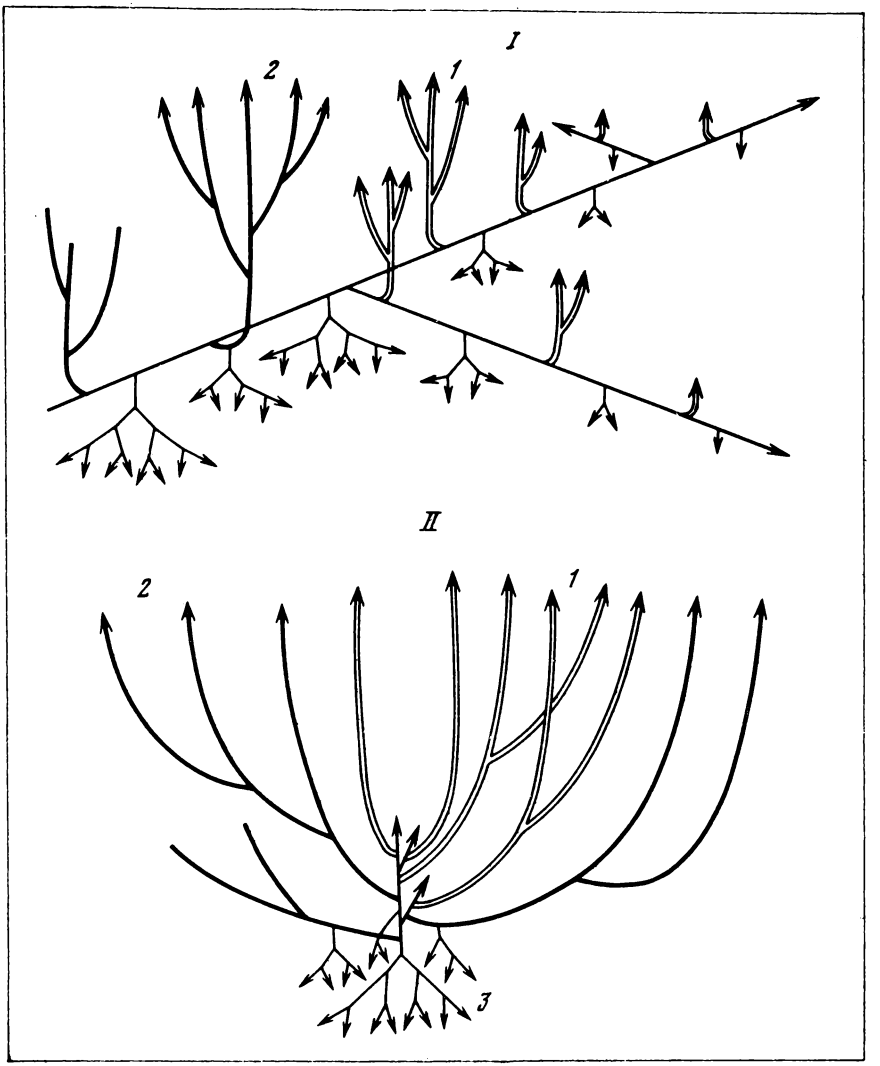
Как показал А.Л. Тахтаджян [1956], по своей морфогенетической природе лист папоротника является "плосковеткой", т.е. в процессе длительной эволюции произошел из теломных ветвей в результате их постепенного разворачивания в одной плоскости, уплощения и образования между ними перепонок. Как "атавизм" этих превращений листья папоротников до сих пор сохранили способность роста верхушками.

Таким образом, лист папоротника гомологичен системе теломных ветвей плауна, побегу хвоща, а также ветви дерева или кустарника. Благодаря в целом более совершенной, чем у плаунов и хвощей, проводящей системе и своему происхождению из ветвей листья у отдельных видов папортников даже в умеренном поясе нередко превышают в длину 2,0 м, а в тропических лесах имеются виды, у которых листья достигают длины 30 м [Тахтаджян, 1956].

Листья у рассматриваемых видов папоротников живут по 2—3 года. Они закладываются в специальных почках еще в почве, но лишь на второй-третий год появляются на дневной поверхности, бурно вегетируют и фотосинтезируют, отдельные их них образуют споры, и все они в этот же год отмирают. Сам спорофит, как уже было сказано, чрезвычайно долговечен. Его долговечность обеспечивается развитием мощного подземного стебля — корневища. У орляка корневище длинное и тонкое, ветвящееся в горизонтальной плоскости, у щитовника — укороченное, толстое, чаще всего вертикальное. В плане общего строения и развития спорофита папоротников нетрудно усмотреть те же принципы, что и у плаунов (см. рис. 19).

Действительно, после оплодотворения образуется проросток с первыми листьями и корешками. Массовое производство спор, как мы постоянно подчеркиваем, требует больших энергетических затрат, поэтому первые несколько лет "листоветки" папоротника работают только на запасание питательных веществ в растущем корневище либо в форме крахмала, как у орляка, либо в форме сахаров, как у Polypodium vulgare L., который соответственно и называют "сладким корнем". Собственно говоря, спорофиту папоротника всегда необходим определенный энергетический запас в корневище, поскольку фотосинтез у него ежегодно начинается "с нуля". Как и у плаунов, спороношение у папоротников начинается, по-видимому, лишь на отрезках спорофита, достигших определенного возраста. В некоторых условиях на Урале, как и в Сибири [Ершова, 1975], спорофит орляка так и не набирает мощности, достаточной для спороношения, и на протяжении многих лет остается в вегетативной фазе. Как и у плаунов, рост подземного стебля у орляка совершается лишь в апикальных меристемах, на нем также закладываются субосевые побеги и многочисленные придаточные корни, а в базальной части он постепенно отмирает. У щитовника весь этот процесс развертывается не в горизонтальной плоскости, а по вертикали, как это показано на рис. 28, II. Единую принципиальную схему строения многолетнего спорофита, несмотря на ее разнообразные видовые модификации, можно проследить начиная от некоторых типов водорослей и кончая высшими цветковыми растениями. Эта универсальная схема (рис. 28), постепенно совершенствуемая в деталях, является по существу столь же значительным и удачным достижением эволюции, как многоклеточное строение организмов или половой процесс.

Исследуя экологию орляка, Э.А. Ершова [1975] отмечает, что последний весьма светолюбив, причем на условия освещения наиболее чутко реагирует листовая пластинка: ее размеры и форма зависят от



Р и с. 28. Единый принцип строения спорофита

I — с горизонтальным, *II* — с вертикальным расположением главной оси; *1* — стерильные побеги; *2* — спороносные побеги; *3* — ризоиды

сомкнутости крон в господствующем древесном пологе. Мы развитие спорофита орляка исследовали более детально. Если Ершова проводила наблюдения на множестве площадок, то нами были заложены всего две площадки размером 3 х 5 м, но на этих площадках все вайи орляка, которые в дальнейшем для простоты будем именовать особями, были закартированы способом треугольных засечек [Плотников, 1968], пронумерованы и срезаны на уровне почвы. У каждой особи были измерены длина черешка, длина осевой (центральной) лопасти листа и

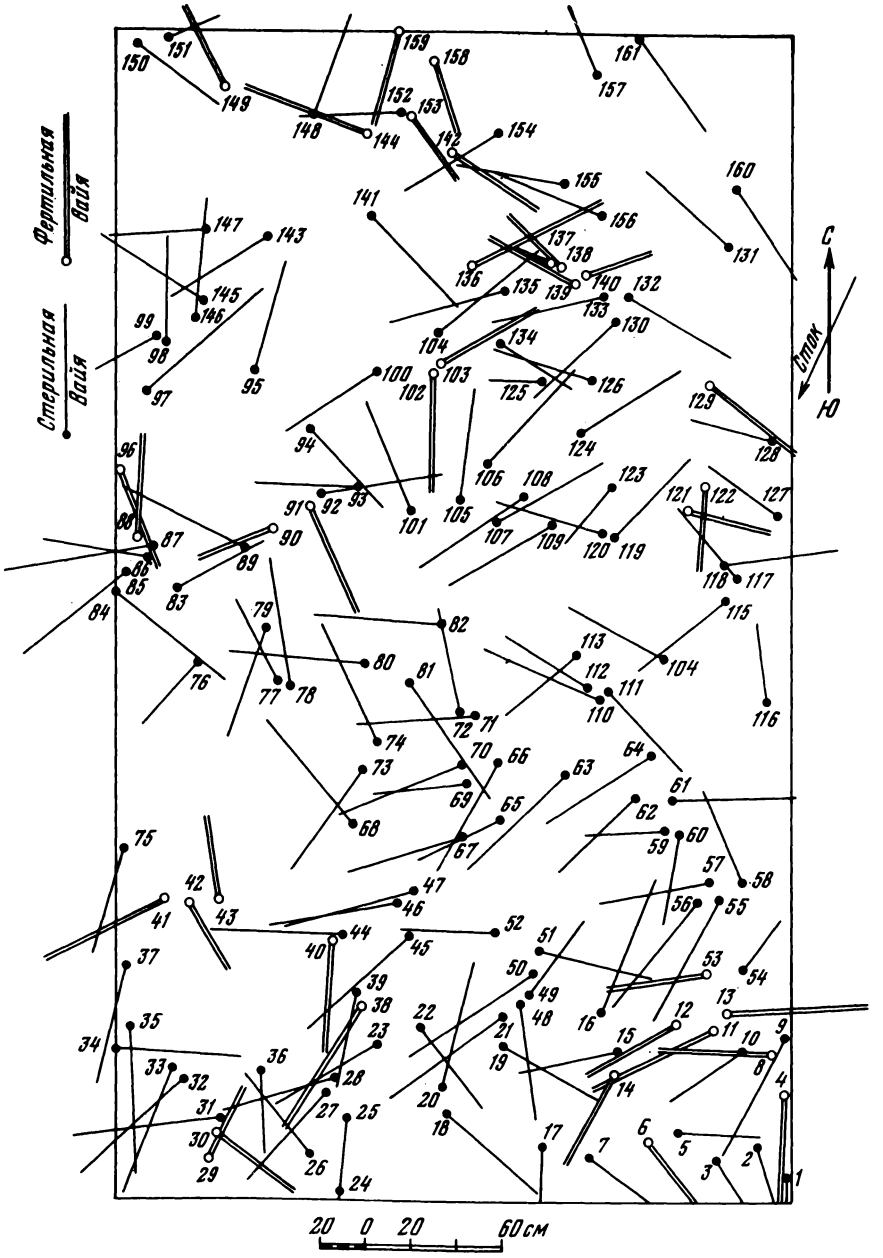
средняя длина двух главных боковых лопастей. Всего таким образом на площадке № 1 было в 1974 г. закартировано и обмерено 132, а на площадке № 2 — 161 особь орляка (фактически закартировано несколько больше особей, что позволяет в необходимых случаях судить о ситуации за пределами пробы, т.е. исключить так называемый краевой эффект). Прежде чем срезать растение, на плане отмечалось направление роста его осевой лопасти. Особо отмечались спороносные (фертильные) экземпляры. Площадки располагались под пологом спелых сосново-березовых древостоев. Поскольку затеняющее действие крон деревьев простирается на расстояния, в несколько раз превышающие их высоты, фиксировать размещение ближайших деревьев мы считаем бессмысленным. В 1975 г. съемка тех же самых площадок была продублирована.

На рис. 29 показан план площадки № 2 по состоянию на август 1974 г. Подобные планы, как мы всегда подчеркиваем, чрезвычайно информативны, поскольку при индивидуальных морфометрических характеристиках особей позволяют количественно оценить различные аспекты их взаимодействия или интерференции [Харпер, 1964]. Разумеется, в случае спорофита папоротника, мы не должны забывать, что речь идет о размещении органов, гомологичных ветвям, а точнее — побегам текущего года древесных растений.

В табл. 11 даны некоторые характеристики пробных площадок, в том числе и общая протяженность корневищ папоротника, вычисленная аналитическим способом через среднее расстояние между особями, как это проделано ранее для хвощей. То обстоятельство, что отдельные отрезки корневищ, несомненно, принадлежат даже разным спорофитам (особям в истинном смысле), в данном случае особого значения не имеет.

В пояснение к табл. 11 следует заметить, что обе площадки располагались на восточном макросклоне Ильменского хребта: первая из них у подножия, в типе леса "сосняк разнотравный", вторая на середине склона, в типе "сосняк папоротниковый" (соответственно на высоте примерно 300 и 500 м над уровнем моря). Из таблицы видны, по крайней мере, два обстоятельства: во-первых, что развитие спорофита определенным образом детерминируется экологическими условиями (спороношение) и, во-вторых, что соотношение надземных и подземных органов спорофита в синузиях орляка относительно устойчиво и не зависит даже от таких экстремальных условий, какими сопровождался на Урале особенно засушливый 1975 г. Из таблицы также видно, что спороношение одного листа папоротника на площадке № 2 обеспечивается в среднем "работой" четырех-пяти стерильных вай (маловероятно, что спорофиты папоротника на пробных площадках просто еще не достигли возраста спороношения).

Анализ роста листьев орляка с учетом фактора плотности в точке, т.е. степени неоднородности густоты группировки, не выявил каких-либо особых тенденций, что и не могло быть иначе, поскольку речь идет, по существу, о взаимодействии отдельных органов одного и того же растения. Гораздо интересней оказалась зависимость морфометрических признаков особей от характеристики их ближайшего соседа (табл. 12). Как видно из таблицы, учитывались ориентация осевой ло-



Р и с. 29. План пробной площадки № 2 в синузии орляка обыкновенного

Линиями обозначены ориентация и длина осевой лопасти каждой вайи, двойными линиями выделены спороносные вайи. Цифры — учетные номера отдельных вай

Таблица 11

Характеристика пробных площадок в микрогруппировках орляка

Номер пробной площадки	Год закладки	Число особей	В том числе фертильных	Среднее расстояние между особями, см	Суммарная протяженность корневищ, м	
					на площадке	на 1 м²
1	1974	132	—	34	44,9	3,0
	1975	137	—	33	45,2	3,0
2	1974	161	35	30	48,3	3,2
	1975	159	29	31	49,3	3,4

Таблица 12

Зависимость морфометрических признаков листьев орляка от характеристики их ближайшего соседа

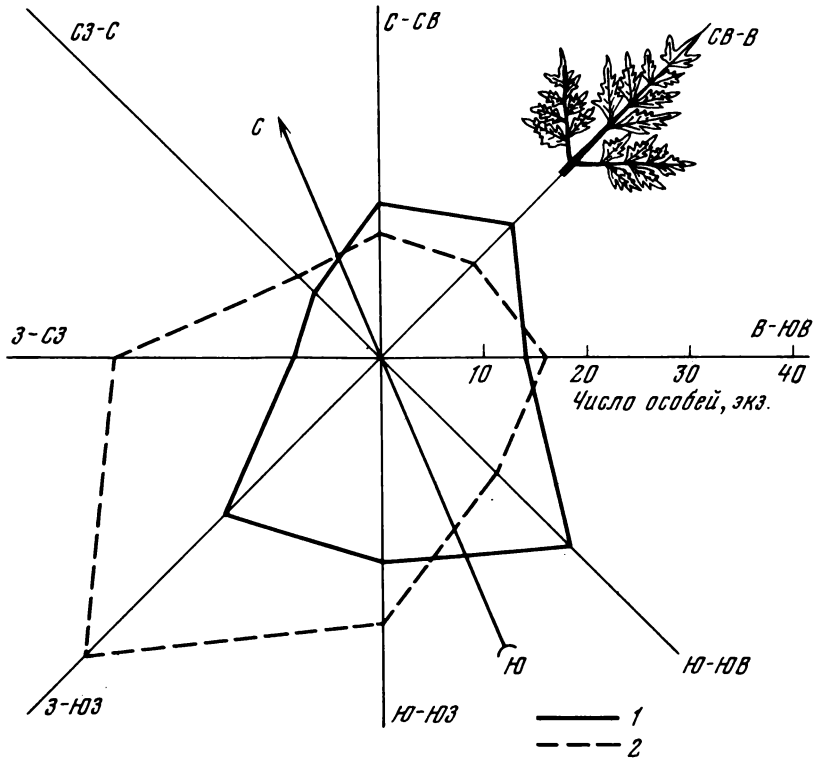
Категория особей	Средняя длина черешка, см	Средняя длина осевой лопасти, см	Средняя длина боковой лопасти, см
Пробная площадка № 1			
Особи, ближайший сосед которых направлен осевой лопастью от них	50,5	49,2	37,9
Особи, ближайший сосед которых направлен осевой лопастью к ним	49,1	47,4	37,0
Пробная площадка № 2			
Стерильные особи, ближайший сосед которых направлен осевой лопастью от них	52,2	51,0	40,6
Стерильные особи, ближайший сосед которых осевой лопастью направлен к ним	51,9	50,5	40,0
В среднем для стерильных особей	52,1	50,8	40,3
Фертильные особи, ближайший сосед которых направлен осевой лопастью от них	50,8	46,9	35,1
Фертильные особи, ближайший сосед которых направлен осевой лопастью к ним	50,1	45,1	33,5
В среднем для фертильных особей	50,4	46,0	34,3
Пробная площадка № 2			
Стерильные особи, ближайший сосед которых стерилен	52,1	50,8	40,4
Стерильные особи, ближайший сосед которых фертилен	51,9	50,6	39,8
Фертильные особи, ближайший сосед которых стерилен	50,8	47,8	36,2
Фертильные особи, ближайший сосед которых фертилен	50,1	44,1	32,4

пасти ближайшего соседа, а также его отношение к функции спороношения (стерильность или фертильность). Несмотря на то, что почти все видимые в таблице различия между отдельными категориями особей статистически недостоверны, вполне отчетливо прослеживаются две основные тенденции: во-первых, во всех случаях и по всем признакам особи, ближайший сосед которых направлен лопастями к ним, растут несколько хуже особей противоположной категории; во-вторых, как стерильные, так и фертильные листья растут несколько хуже, когда их ближайший сосед фертилен. Может возникнуть возражение, что вайя папоротника "поворачивается", как соцветие подсолнуха, следуя за положением солнца, но этого не происходит, потому что черешок вайи в поперечном сечении асимметричный и, стало быть, весьма жесткий. Не вдаваясь в обсуждение отмеченных обстоятельств, заметим лишь, что фертильные вайи (см. рис. 29) в большинстве группируются между собой неслучайным образом, обнаруживая заметную приуроченность к каким-то определенным отрезкам корневища, как это и должно быть исходя из общей схемы строения спорофита (см. рис. 28).

По планам размещения особей все листья орляка можно было распределить по нескольким категориям, в зависимости от направления, в котором ориентированы их осевые лопасти. На рис. 30 показано это распределение (по секторам: С – СВ, СВ – В, В – ЮВ, ЮВ – Ю, Ю – ЮЗ, ЮЗ – З, З – СЗ, и СЗ – С). Из рисунка видно, что полигоны распределения заметно сдвинуты по направлению к юго-восточным, южным и юго-западным румбам.

Для каждой из выделенных категорий особей вычислены средние морфометрические показатели, которые и показаны на лучевых диаграммах (рис. 31–33). На всех этих диаграммах прослеживается одна характерная тенденция: полигоны существенно сплюснуты, приближенно по направлению "север – юг", и вытянуты по направлению "восток – запад". Иными словами, вайи, центральная лопасть которых ориентирована на восток или на запад и юго-запад, растут существенно лучше, чем вайи с другой ориентацией лопастей. Обращает на себя внимание асимметрия полигонов для пробной площадки № 2 на рис. 32 и 33, но достаточно напомнить, что эта площадка расположена на восточном склоне хребта, т.е. почти закрыта от вечерних солнечных лучей, как отмеченная асимметрия получает вполне разумное объяснение.

Можно заметить, что оси симметрии на всех диаграммах несколько сдвинуты от направления "север – юг", но если учесть, что это направление указано по магнитному меридиану, то становится очевидным, что полигоны распределения в отношении их симметрии, "ориентированы по истинному меридиану", т.е. с учетом магнитного склонения. Экологическое истолкование обнаруженных фактов не представляет особых затруднений. Вполне понятно, что лист именно орляка, с его строгой геометрической конструкцией, в данном случае вполне однозначно и четко реагирует на такой мощный геофизический фактор, как солнечная радиация. Определенные коррективы в эту реакцию вносятся орографическими факторами, в частности уклоном и экспозицией склона. Совокупность листьев папоротника, таким образом, может быть

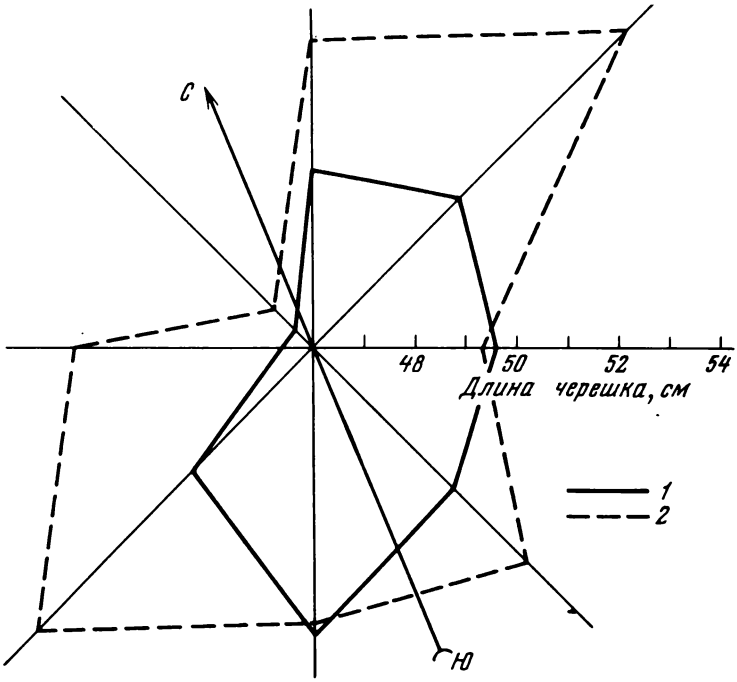


Р и с. 30. Распределение численности листьев орляка по румбам, в направлении которых ориентированы их осевые лопасти

1 — площадка № 1; *2* — площадка № 2

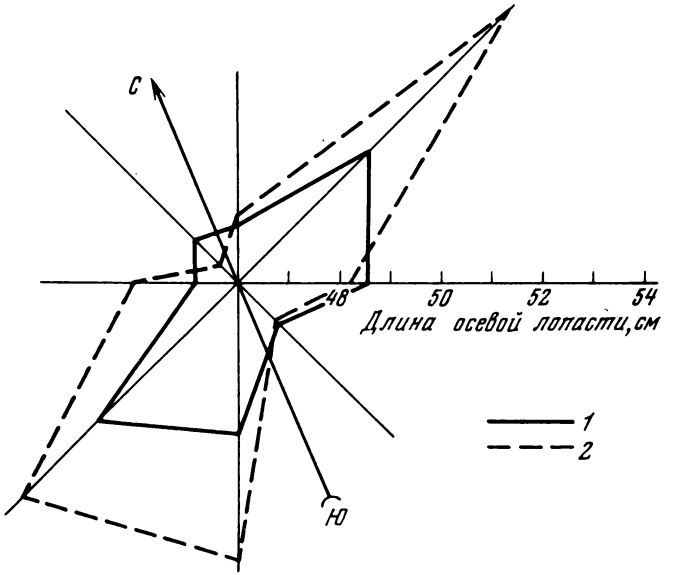
своего рода экологическим индикатором. В работе Э.А. Ершовой [1975] отмечается зависимость угла наклона лопастей и конфигурации листьев орляка от сомкнутости древесного полога, что также вполне закономерно.

Щитовник, в силу морфогенетических особенностей своего спорофита, образует в тенистых логах мощные заросли, в которых вайи располагаются плотными пучками или парциальными кустами. Фрагмент таких зарослей на территории Ильменского заповедника в приручьевом березняке был нами закартирован, и около 800 экз. листьев обмерено. Всего на площади 20 м^2 оказалось 32 изолированных друг от друга парциальных куста. Число листьев в отдельных кустах варьировало от 1 до 100, составляя в среднем 24 экз. на куст. В крупных кустах вайи распределялись пучки по 2—10 экз. в пучке. Каждый куст практически соответствует отдельному спорофиту, хотя далеко не исключена возможность, что некоторые из них связаны общностью вегетативного происхождения от единого предка. Пучки в кустах, по всей видимости, соответствуют ответвлениям укороченного главного корневища. Очевидно, без особых натяжек можно считать, что чем крупнее куст, тем он старше.



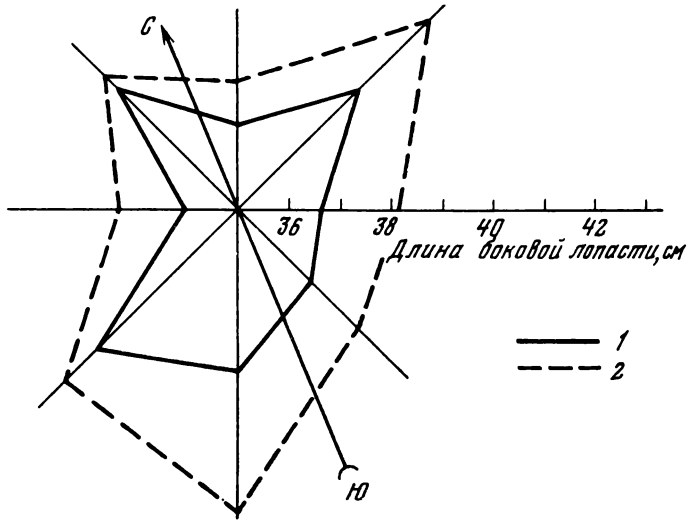
Р и с. 31. Зависимость длины черешка от ориентации вайи папоротника относительно частей света

1 — площадка № 1; *2* — площадка № 2



Р и с. 32. Зависимость длины осевой лопасти вайи папоротника от ее ориентации относительно частей света

1 — площадка № 1; *2* — площадка № 2



Р и.с. 33. Зависимость средней длины боковой лопасти вайи папоротника от ее ориентации относительно частей света

1 — площадка № 1; *2* — площадка № 2

В табл. 13 средние характеристики листьев щитовника расположены в порядке возрастания их числа в кусте. Данные по кустам с одинаковым числом листьев усреднены. В табл. 14 показаны аналогичные сведения в разрезе отдельных пучков из двух довольно крупных парциальных кустов.

Из табл. 13 видно, во-первых, что спороносные листья щитовника в целом всегда крупнее стерильных; во-вторых, что общие размеры листьев, а также относительная доля спороносных листьев положительным образом коррелируют с размерами кустов. Несколько удивляет, что до 2/3 всех листьев в рассматриваемой группировке спороносны. По-видимому, интенсивность метаболизма у спорофита данного вида папоротника чрезвычайно высока. В пользу этого предположения говорит и очень высокая регенерационная способность листовых пластинок, которую можно было наблюдать при съемке примерно у 5% всех листьев.

Как видно их табл. 14, пучки листьев щитовника в крупных кустах не являются аналогами мелких изолированных кустов, показанных в табл. 13. Последние довольствуются ресурсами собственных еще молодых и слаборазвитых корневых систем, пучки же гомологичны отдельным многолетним побегам на старом спорофите с его мощной корневой системой и большим запасом питательных веществ в корневище. К сожалению, мы пока не можем ввести во все эти построения координату времени, хотя несомненно, что в табл. 13 и 14 речь идет о характеристике растений, полный возраст которых исчисляется десятками лет.

Продуктивность папоротниковых синузий весьма высока. Ориентировочный расчет показывает, что в условиях Южного Урала в синузиях орляка только биомассы листьев ежегодно производится до 5 т/га в сыром весе, в синузиях щитовника эта величина достигает 20 т/га.

Таблица 13

Характеристика листьев щитовника мужского в кустах разной плотности

Число листьев в кусте		Спороносные вайи		Вайи без спор	
Всего	В том числе без спор	Средняя длина вайи, см	Средняя длина черешка, см	Средняя длина вайи, см	Средняя длина черешка, см
1	1	—	—	26,0	9,0
2	2	—	—	32,4	10,9
3	3	—	—	48,1	19,0
4	4	—	—	28,8	7,2
5	3	94,5	41,2	58,0	24,2
6	6	—	—	65,1	25,4
7	6	84,0	29,0	40,6	13,2
8	7	85,0	29,0	64,7	21,2
11	3	88,6	27,3	72,5	24,2
13	—	101,8	37,5	—	—
18	4	95,1	30,5	75,9	26,9
31	2	113,0	39,1	59,0	22,5
36	7	108,6	38,9	55,6	20,9
40	10	78,7	29,2	62,1	20,1
42	9	96,6	36,7	81,7	28,4
43	10	97,8	34,1	59,1	18,2
56	11	122,8	38,8	95,7	34,3
59	13	117,4	43,9	73,6	27,7
63	21	109,4	35,3	91,0	29,6
81	34	118,9	40,3	98,5	31,5
86	14	118,8	40,0	100,4	34,1
106	54	118,6	46,0	94,0	35,6

Таблица 14

Характеристика листьев щитовника мужского в пучках разной плотности

Число листьев в пучке		Спороносные вайи		Вайи без спор	
Всего	В том числе без спор	Средняя длина вайи, см	Средняя длина черешка, см	Средняя длина вайи, см	Средняя длина черешка, см
2	1	97,5	35,5	49,5	18,0
3	2	103,0	39,7	74,9	27,9
4	—	115,6	34,8	—	—
5	1	119,0	38,6	103,0	28,0
6	2	95,9	32,2	73,0	24,9
7	1	119,2	38,8	102,5	33,5
8	2	115,0	41,0	82,0	31,5
9	—	124,9	37,0	—	—

Все эти данные вполне сопоставимы с продуктивностью по стволовой биомассе самых лучших лесов умеренного пояса.

Подводя итог разделу в целом и возвращаясь к основной задаче данной работы, следует заметить, что у папоротников по сравнению с плаунами и тем более с мхами появились новые прогрессивные приспособления к жизни на суше в условиях растительных сообществ. Мы не будем упоминать здесь о многочисленных моментах морфоанатомического прогресса у папоротников, поскольку они подробно изложены в книгах А.Л. Тахтаджяна [1954, 1956] и вошли во все учебники по ботанике. Подчеркнем лишь основную мысль, что, если эволюция мхов, плаунов и хвощей протекала в основном по пути частных приспособлений к условиям среды, то папоротники, напротив, оказались одним из существенных звеньев, так сказать, на магистральном направлении эволюционного процесса. Наибольшее значение, с нашей точки зрения, имел факт ежегодного распускания и опадания колоссальной массы листьев. Это потребовало от спорофита неуклонного развития проводящих и корневых систем, а также запасающих тканей, что в итоге привело к появлению древовидных форм растений. Необходимость запасания и резкого высвобождения богатых энергией питательных веществ в период начальной вегетации требовала совершенствования всего метаболизма отдельных растений. Столь же резкие и обильные поступления органического вещества в форме ежегодного опада требовали совершенствования метаболизма на уровне всего многовидового сообщества, требовали развития гетеротрофного населения ценоза.

Эдификаторная (средообразующая) мощность папоротников поразительна. Их заросли под пологом леса являются практически "мертвой зоной" для древесных всходов, а видовое разнообразие трав, способных мириться с господством папоротников, очень невелико. Поверхность почвы, однажды занятая спорофитом папоротника, остается за ним на многие десятки лет, и сама почва под ним приобретает характер, совершенно отличный от смежных микроучастков. В мощных синузиях папоротников почти не встречаются шляпочные грибы, а для животных многие виды папоротников ядовиты. Вообще, по-видимому, у них очень мало вредителей, хотя аномалии роста, типа "ведьминых метел" (Hexenbesen), вызываемых различными вирусами, бактериями и насекомыми, у папоротников чрезвычайно распространены. Легко представить изумление палеоботаника, которому попадется в ископаемом состоянии такая "ведьмина метла", и вполне возможно, что подобные образования на совершенно банальных растениях прошлых геологических эпох могли быть описаны как новые самостоятельные виды.

Мощные синузии папоротников под пологом современных лесов, образуя неблагоприятную фитоценотическую среду для древесных всходов, оказывают негативное влияние на ход начальных этапов лесовозобновления и заслуживают в этом практическом аспекте всестороннего изучения. Но, может быть, гораздо важнее, что папоротниковые синузии — чрезвычайно удобная модель для выяснения общих закономерностей структурно-функциональной организации как современных форм растительности, так и растительного покрова отдаленных геологических эпох. Геоботаникой в этих направлениях сделано еще очень мало.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА СУШЕ В ПЕРИОД ОТ КЕМБРИЯ ДО ДЕВОНА

Две тенденции в современном естествознании обращают на себя внимание даже человека, не посвященного в профессиональные аспекты явлений: с одной стороны, геология неуклонно "омолаживает" очень многие геологические формации, а с другой стороны, биология столь же неуклонно "старит" начало становления основных структурных и функциональных особенностей в организации жизни на Земле. В совокупности же обе эти тенденции укрепляют общее диалектическое представление, что литосфера не есть символ незыблемости; она гораздо более динамична, чем принято думать, а биосфера отнюдь не эфемерна; в ней есть элементы, чрезвычайно устойчивые на протяжении многих геологических эпох.

К числу наиболее устойчивых элементов характеристики материальных носителей жизни относятся структурные особенности слагающих ее дискретных единиц: клеточное и многоклеточное строение организмов, дифференциация и специализация клеток и тканей в организмах, популяционная структура видов, половая и возрастная структура популяций, организация автотрофных и гетеротрофных форм в сообщества. Все эти и многие другие приспособления выработались еще в условиях водной среды, но освоение суши сопровождалось дальнейшим прогрессом структурно-функциональной организации организмов, популяций и сообществ (экосистем).

Развитие жизни на суше связано прежде всего с появлением прикрепленных к субстрату многоклеточных и многолетних форм растений в приливно-отливной полосе кембрийских морей и лагун. "Земноводное" существование способствовало отбору среди этих форм организмов с развитыми защитными, проводящими и запасающими тканями. Определенные преимущества получили формы, в жизненном цикле которых преобладало диплоидное поколение — спорофит. Редукции гаметофита как физиологически независимого поколения у первобытных растений суши, вероятно, немало способствовало даже просто конкурентное вытеснение гаплоидов в условиях сообществ более жизнеспособными и мощными спорофитами того же самого вида.

Доминирование спорофита определилось в генеральную линию развития высших форм растений суши. При этом выработалась и единая принципиальная схема строения и онтогенеза спорофита, без особых изменений дошедшая до настоящих дней. Сначала земноводные, а затем и наземные формы растений унаследовали от своих водных предков устойчивые симбиотические отношения с другими группами организмов. Громадное значение приобрели разнообразные способы вегетативного размножения растений. Чрезвычайно прогрессивное значение имела совершившаяся в рассматриваемый период перестройка стелющихся и первоначально, вероятно, даже погруженных в субстрат главных или осевых стеблей спорофита у некоторых видов в укороченные и ориентированные вертикально корневища. В дальнейшем это послужило предпосылкой для развития древовидных форм растений.

При первичном заселении свежих субстратов видовое разнообразие растений обычно бывает невелико, поскольку оно сильно лимитируется физическими факторами. В структуре и динамике группировок современных видов мхов, плаунов, хвощей и папоротников обращает на себя внимание одна общая деталь: если даже они произрастают в условиях экологического оптимума для многих видов растений, то и тогда находится очень мало "желающих" мириться с их окружением. Гетеротрофное население группировок этих примитивных типов растений также сильно обеднено. У них, по всей видимости, нет сколько-нибудь опасных естественных вредителей. Все это вместе с повышенной регенерационной способностью органов и тканей, изощренными способами вегетативного размножения и обилием спор сообщает группировкам рассматриваемых типов растений черты подлинных "землепроходцев" древних геологических эпох. Самым уязвимым моментом для всех этих растений является необходимость водной фазы для полового процесса, но они успешно обходят его путем вегетативного размножения. Разумеется, в современную эпоху роль пионеров в освоении новых субстратов способны выполнять в благоприятных условиях очень многие филогенетически молодые виды, например ползучекорневищные злаки, а также различные апомикты, но в глобальных масштабах целых континентов споровые растения в этом смысле по-прежнему не имеют себе равных, и многие из них являются подлинными космополитами.

Согласно общим представлениям экологии, отставание гетеротрофной утилизации продуктов автотрофного метаболизма является одной из фундаментальных предпосылок устойчивой жизнедеятельности сообществ. Даже на этом фоне сообщества споровых растений, особенно листостебельных мхов, характеризуются расширяющимся воспроизводством органического вещества. "Растекание" их фитомассы ограничивается лишь наличием пригодного субстрата, иногда занятого более конкурентоспособными формами. Естественно, что уже в девонскую эпоху в анаэробных условиях начали формироваться отложения каменного угля. Бактериальная флора и флора грибов должны были, в свою очередь, приспосабливаться к условиям суши; для них в силу высокой скорости смены поколений все было гораздо проще, но они обречены следовать в своем размножении и превращениях за эволюцией автотрофных форм. Важно подчеркнуть, что некоторые бактерии, по-видимому, именно в эту эпоху выработали способность к фиксации атмосферного азота. Лишайники, как и теперь, вероятнее всего, были пионерами освоения суходольных, плакорных и каменистых местообитаний.

Отбор, как известно, действует наиболее эффективно на генетически неоднородный материал. Половой процесс у споровых растений открывает чрезвычайно широкие возможности для генетических рекомбинаций, поскольку в их кариотипе диплоидный набор достигает нескольких сотен очень мелких хромосом (у плаунов от 68 до 272, у хвощей обычно 216, у папоротников от 26 до 480 и более). В природе у споровых очень часто наблюдаются явления полиплоидии. Мхи обычно даже приводятся в качестве примера, когда нужно проиллюстрировать явление увеличения размеров клеток и целых организмов,

пропорционального числу геномов [Мюнтцинг, 1963; Лобашев, 1967]. Для папоротников характерны также явления, аналогичные апомиксису, когда в процессе онтогенеза "от споры до споры" акт оплодотворения выпадает, т.е. спорофит развивается партеногенетическим путем.

В рассматриваемый период растения не только освоили сушу, но и далеко ушли в своем развитии от первобытных слоевцовых и накипных форм, сделав первые шаги в освоении надземного слоя атмосферы толщиной 0,2—1,0 м, а иногда и до нескольких метров, если ориентироваться по размерам некоторых современных папоротников. Освоение пространства на суше по вертикали знаменовало собой начало решительного прогресса всех систем жизнеобеспечения растений, и в первую очередь проводящих, механических и защитных тканей. Одновременно в процессе отбора вырабатывались детали устойчивой структуры сообществ: ярусность, насыщение видового состава формами с различными и взаимодополняющими жизненными потребностями, оптимальные плотность популяций и размещение особей, оптимальные количественные соотношения между возрастными поколениями и половыми модификациями у растений отдельных видов и т.д. Каждая из этих деталей и все они в совокупности подвергались проверке временем в разнообразных экологических условиях исходя из функциональной природы сообщества и принципа их максимальной устойчивости.

В настоящее время человек во все больших масштабах конструирует и реконструирует растительные сообщества, руководствуясь своими собственными интересами. Эта тенденция неизбежна, и тем более важно отдавать себе ясный отчет, что эволюция на протяжении сотен миллионов лет шлифовала структуры сообществ, основной функцией которых было заполнение доступного физического пространства путем размножения особей и их выживания в соответствии с материально-энергетическими ресурсами среды, но никак не максимальная продукция биомассы и тем более каких-то отдельных ее слагающих (семян, плодов, стволовой фитомассы, фитонцидов и т.п.). По замечанию С.С. Шварца,"... природа стремится создавать стабильные системы, их продуктивность ее (природу) не интересует" [1973, с. 227]. Почему именно заполнение, почему "природа не терпит пустоты" — это другой вопрос, на который можно ответить лишь одновременно с объяснением каузальной стороны происхождения и эволюции жизни вообще, а пока же приходится довольствоваться поисками ответов на многочисленные имеющие отношение к этой проблеме вопросы "как" и "каким образом".

Выдающимся результатом жизнедеятельности растительных сообществ на суше явилось формирование первых примитивных типов почв. В этом новом для природы веществе эффективнейшим образом объединились физические свойства илов и водных пленок, биохимическая активность бактериальных, грибных и водорослевых ценозов, а также геохимическое взаимодействие газов, жидкостей и твердых минеральных тел. Наука о жизни знает очень мало столь же сложных и динамичных образований, как почва. В отложениях девонского периода встречаются уже скорпионы, клещи и насекомые. Растительность в целом приблизилась к эпохе своего исключительно пышного расцвета.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КАРБОНА И ПЕРМИ

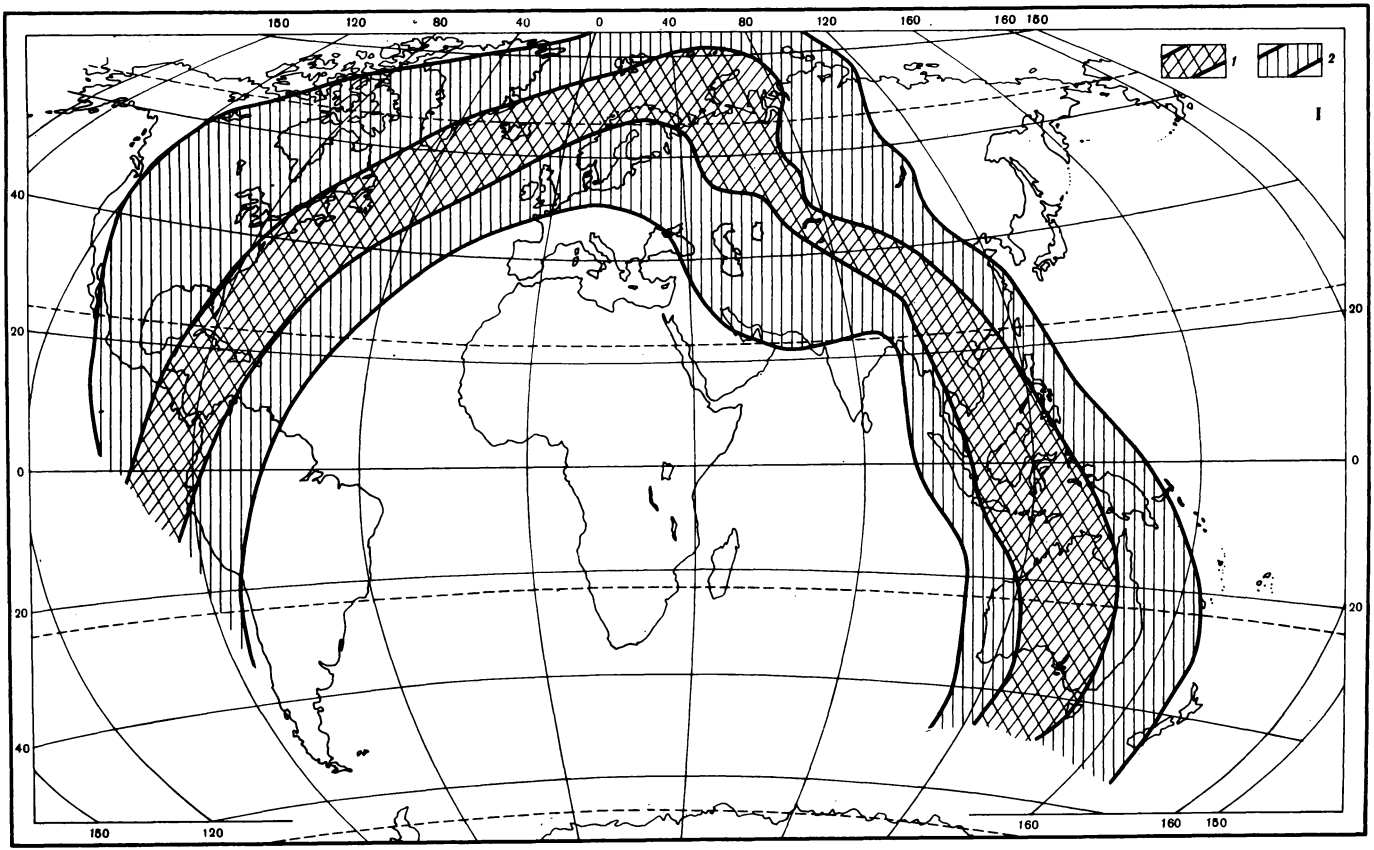
В настоящей главе мы рассмотрим, насколько это возможно, развитие структурных особенностей растительных сообществ на суше во второй половине палеозойской эры, в системах карбона (270—320 млн. лет назад) и перми (225—270 млн. лет назад). Помимо глубокого теоретического интереса, затрагиваемые здесь вопросы имеют и громадное прикладное значение, поскольку неизбежно соприкасаются с проблемами истории формирования, поисков, разведки, оценки и эксплуатации ископаемых энергетических ресурсов планеты — каменных углей, горючих сланцев, нефти и газа. К рассматриваемой эпохе приковано внимание десятков тысяч разнообразных научных специалистов и многих научно-исследовательских, проектно-изыскательских и производственных коллективов. Разумеется, мы никоим образом не можем ставить перед собой задачу даже самого поверхностного анализа всех представлений о столь содержательном периоде в истории Земли, каким является карбон. В нашу задачу входит лишь рассмотрение отдельных деталей характеристики лесов карбона и перми, попытка теоретического осмысления их специфики на фоне общей картины развития растительной жизни на Земле.

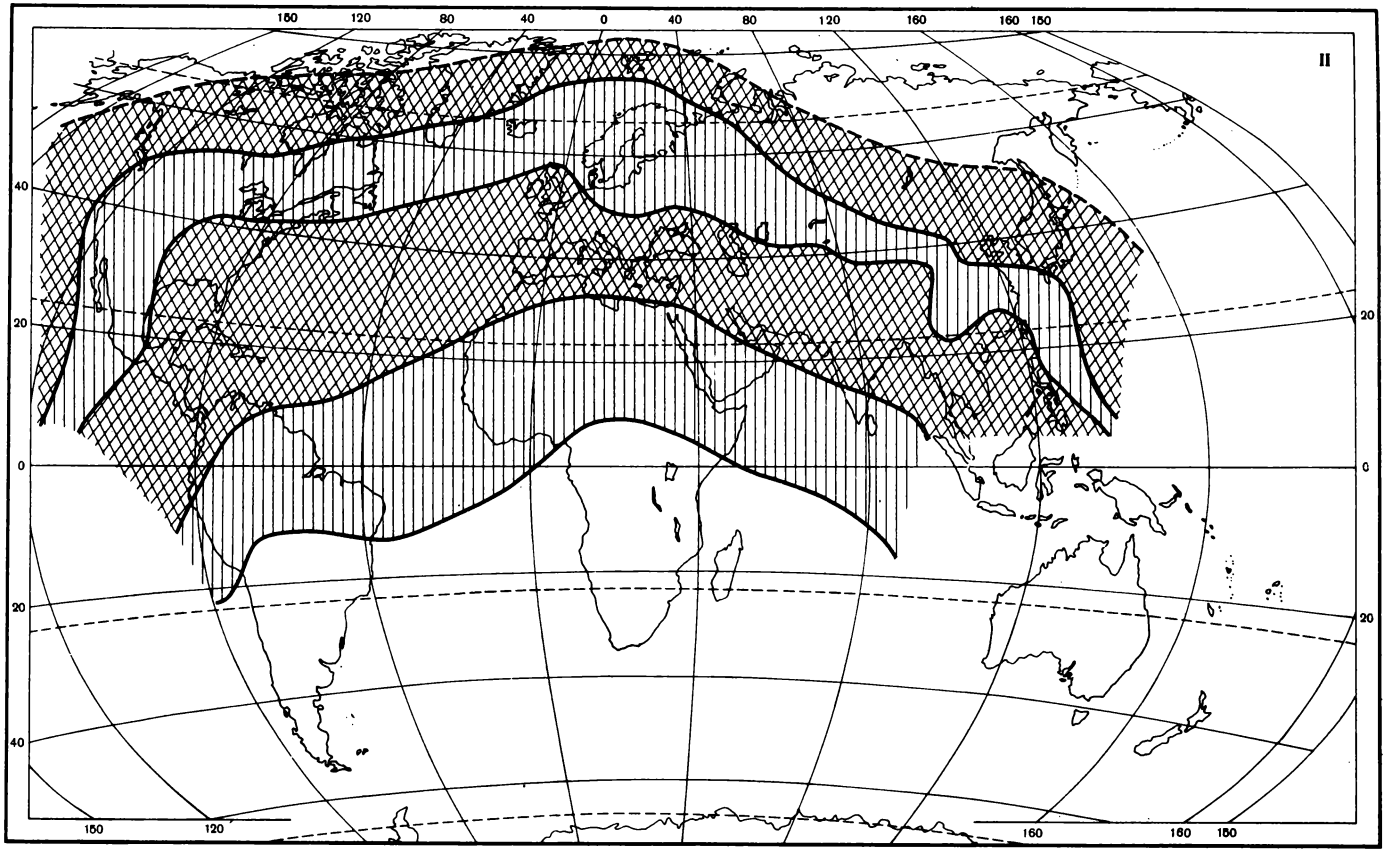
ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ ПАЛЕОЗОЯ

Благодаря систематическим поискам и разведке угольных месторождений во всех частях планеты общие представления о растительной жизни на Земле в пределах от наиболее древней угленосной девонской системы и вплоть до начала текущей кайнозойской эры неуклонно расширяются.

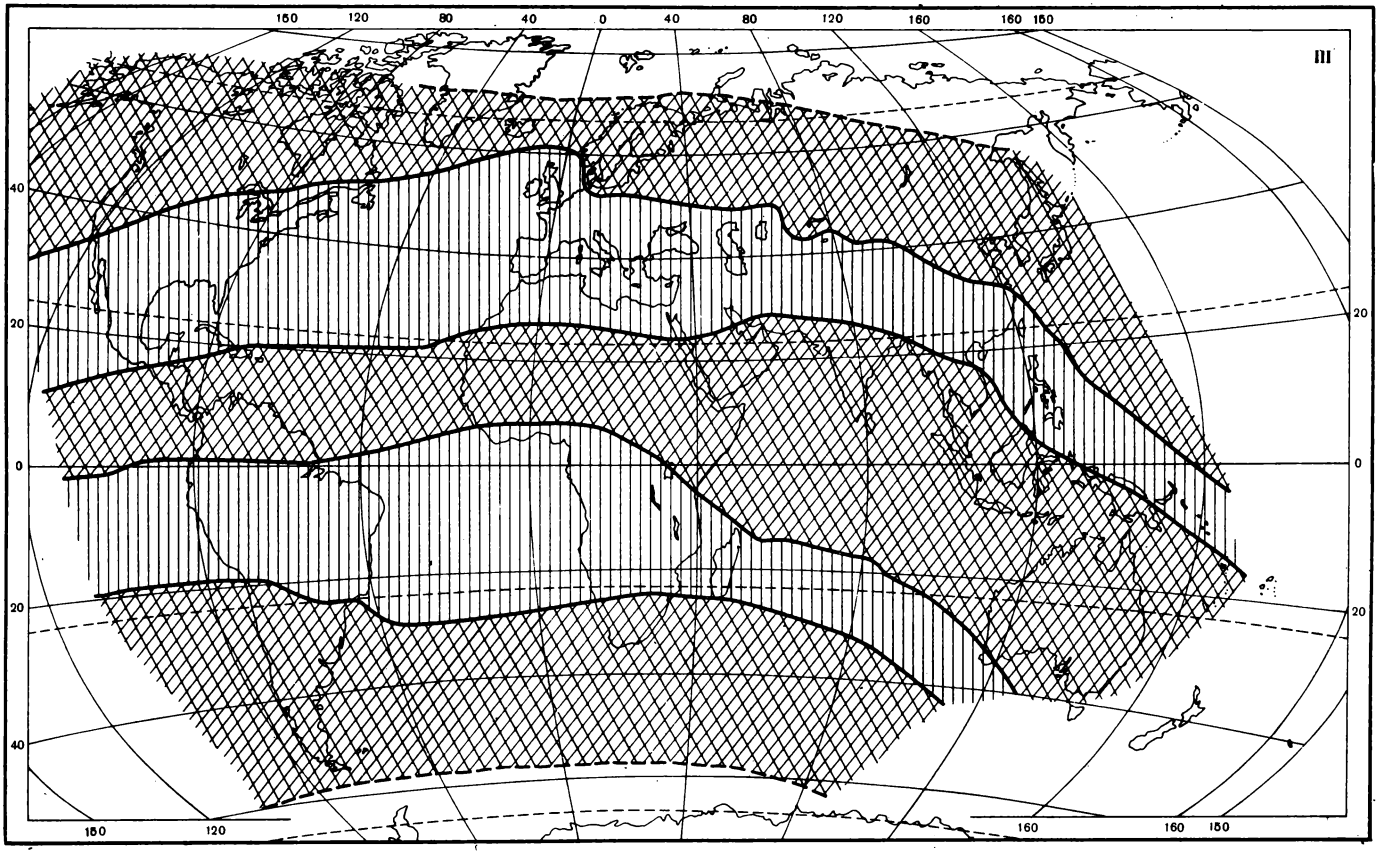
Советским геологом П.И. Степановым [1939] на Международном геологическом конгрессе сформулировано представление о поясе угленакопления или углеобразования как о части земной поверхности

Р и с. 34. Пояса углеобразования, по А.И. Егорову [1960]
Геологические этапы; *I* — верхнедевонский; *II* — среднекаменноугольный; *III* — верхнетриасовый; *IV* — среднеюрский; *1* — пояс углеобразования; *2* — аридная зона

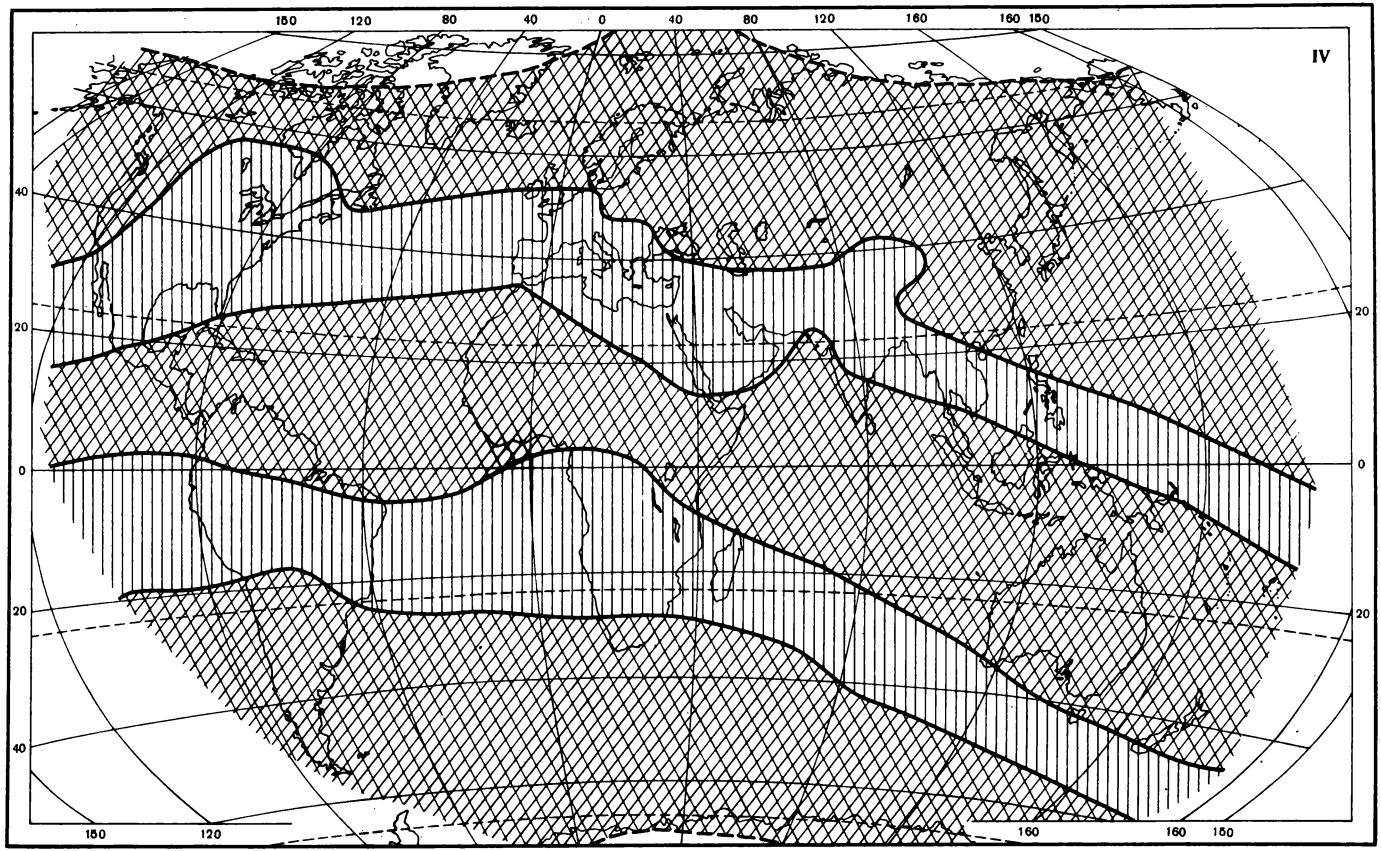

150
120
80
40
0
40
80
120
160
160
150
1
2
I
40
20
0
20
40
20
0
20
150
120
160
160
150



Р и с. 34. (продолжение)



Р и с. 34. (продолжение)



Р и с. 34. (окончание)

(в глобальном масштабе), на которой в конкретный геологический период произошло наибольшее накопление угленосных отложений. Тогда же им были выделены три разновозрастных пояса угленакопления: каменноугольный, пермско-юрский и мел-третичный. Развивая концепцию поясов углеобразования, А.И. Егоров подчеркивает, что "одним из главнейших факторов, определивших поясовое размещение угольных месторождений на земной поверхности, несомненно, была климатическая зональность, характерная для всех геологических эпох Земли, так как именно климатические зоны определяли положение на земном шаре поясов с наиболее плотным растительным покровом, а следовательно, с наиболее мощными залежами торфа" [1960, с. 7]. Неоднородность распространения углей внутри поясов обусловлена географическими и геотектоническими факторами.

На рис. 34 по материалам Егорова [1960] нами схематически показаны фрагменты динамики поясов углеобразования на земном шаре (верхнедевонский, среднекаменноугольный, верхнетриасовый и среднеюрский этапы). На данном отрезке динамики уже отчетливо прослеживается тенденция постепенного сближения более поздних поясов углеобразования с географической зональностью современного растительного покрова.

Новейшая "Карта угленосных месторождений мира" [1974] дает особенно отчетливое представление о том, что в любую геологическую эпоху площади собственно угленосных провинций в пределах соответствующих поясов углеобразования по отношению к площади этих поясов чрезвычайно невелики. Иными словами, карты угольных месторождений хорошо отражают лишь распространение зон аккумуляции органического вещества и оптимальных условий для его захоронения.

Как и в современную эпоху, громадные территории покрытых растительностью водораздельных (плакорных) пространств оставались в прошлом, по выражению Егорова, "запрещенными" для накопления торфа. Аридные зоны, показанные на рис. 34, разумеется, также не были лишены растительного покрова.

Концепция поясов углеобразования в совокупности с палеогеографией континентов являются мощным средством реконструкции растительного покрова прошлого. Наиболее слабым местом и рассматриваемой концепции и палеогеографии в целом, как видно даже из рис. 34, является объяснение причин громадных перемещений экваториального пояса в период между девоном и триасом. Вся эта ситуация, вероятно, получит достаточно удовлетворительное объяснение лишь по мере раскрытия общей космогонической истории Земли. Ведь мы только сейчас начинаем осознавать, что "... северный и южный магнитные полюса менялись местами. Периоды существования одной и той же полярности, видимо, составляли в последние 10—20 млн. лет около 0,7 млн. лет, а в более ранние эпохи (300—500 млн. лет назад) — 5—10 млн. лет. Обращение полярности происходило быстро и не превышало, скорее всего, 0,1 млн. лет" [Куликов, Сидоренков, 1977, с. 129]. Во всяком случае представляется вполне очевидным, что рассматриваемое на

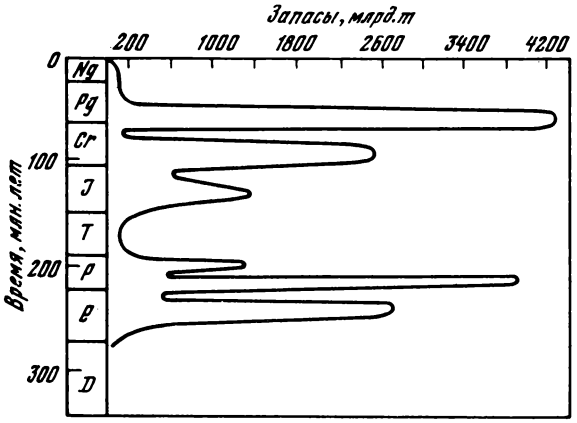


Рис. 35. Стратиграфическое распределение мировых запасов углей, по Н.М.Страхову [1960]

рис. 34 перемещение экваториального пояса является лишь фрагментом более общего процесса.

На рис. 35 по данным Н.М. Страхова [1960] показано стратиграфическое распределение мировых запасов углей. При этом создается впечатление, что максимум углеобразования относится к палеогену (25—70 млн. лет назад). Егоров объясняет ситуацию следующим образом: "В какой-то степени возрастание величины максимумов от эпохи к эпохе, возможно, отражает рост продуктивности более молодых растительных формаций. Однако в большей степени богатство углем меловых и палеогеновых толщ обусловлено малой разрушенностью позднейших залежей и значительным совпадением контуров меловых, и особенно третичных материков с современными, тогда как огромные пространства древней суши погружены в глубины океана" [1960, с. 158].

В свете этого объяснения и с учетом почти полного отсутствия углей в отложениях триаса угленосность карбона и перми представляется еще более грандиозной. Характерной особенностью триаса является"... буквально взрывное развитие пресмыкающихся. Это время динозавров, гаттерий, черепах, древних крокодилов, ихтиозавров и других представителей рептилий" [Камшилов, 1974, с. 62]. Иными словами, гетеротрофный цикл метаболизма сообществ, в карбоне и перми основанный преимущественно на деятельности бактерий, грибов, лишайников и гетеротрофных форм споровых растений, в триасе многократно усилился пышным развитием растительноядных типов животных. Постулат современной экологии о неизбежности отставания гетеротрофной фазы метаболизма устойчивых сообществ от его автотрофной фазы, вероятно, уместно распространить и в глубь истории растительного покрова Земли. В этом случае рекомендацию А.Н. Криштофовича [1957] рассматривать историю растительности с морфологической, систематической и географической точек зрения следует дополнить указанием на необхо-

димость экосистемного подхода к оценке ситуаций, на что в свое время настойчиво указывал В.И. Вернадский [1926, 1931, 1940, 1975]. Для понимания природы лесов карбона и перми такой подход является настолько актуальным, что И.Я. Гурвич [1960] в связи с ним поднимает проблему самостоятельного развития "палеолесоведения".

СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КАРБОНА И ПЕРМИ

Между флорами карбона и перми нет резкого перехода, поэтому весь этот отрезок геологического времени часто называют антраколитом. По расчетам Х. Виланда [Weyland, 1925], если в девоне существовало около 12 тыс. видов растений, то в карбоне их стало уже 27 тыс., а в перми и триасе — более 43 тыс. видов. Флоры антраколита и их географическое распределение подробным образом описаны в работах М.Д. Залесского [1909, 1913, 1918, 1930], М.Д. Залесского и Е.Ф. Чирковой [1937, 1938], М.Ф. Нейбург [1948], Е.О. Новик [1952], Г.П. Радченко [1953], А.Н. Криштофовича [1957] и многих других авторов, поэтому отметим лишь характерные особенности их состава.

Географическая обстановка антраколита характеризовалась наличием в северном полушарии Северо-Атлантического (Северная Америка, Гренландия, Западная Европа, Кавказ) и Ангарского (Северо-Восточная Азия) континентов, а в экваториальном поясе и южном полушарии — обширного материка Гондваны (Южная Америка, Африка, Индия, Австралия), отделяемого от северных континентов морем Тетис [Сьюорд, 1936]. Значительная часть Гондваны в конце карбона была охвачена мощным оледенением, что определило формирование здесь характерной глоссоптериевой флоры, названной так благодаря присутствию в ней мелких папоротникообразных растений Glossopteris и Gangamopteris.

Во влажном и теплом климате Европы и Северной Америки в карбоне сформировалась тропическая и субтропическая флора с преобладанием лепидофитов — лепидодендронов (Lepidodendron), сигиллярий (Sigillaria) и наиболее древних ботродендронов (Bothrodendron), гигантских хвощей — каламитов (Calamites), большого числа видов мощных папоротников (Pecopteric), напоминающих современные формы древовидных папоротников Бразилии, а также первобытных голосеменных растений — птеридоспермов, или семенных папоротников (Pteridospermae).

Флора Ангарского континента — Ангариды, называемая тунгусской, в карбоне формировалась в условиях более умеренного, чем в Европе и Северной Америке, климата, что наложило отпечаток на все ее дальнейшее развитие. Специфическими для этой флоры стали папоротниковидные растения Angaropteridium, хвощовые Koretrophyllites и достигшие чрезвычайного распространения многочисленные виды порядка кордаитов (Cordaitales), среди которых следует особо отметить род Noeggerathiopsis, содержащий более 100 видов [Мейен, 1966]. Как подчеркивает А.Н. Криштофович, "... богатство отложений пластами

угля не соответствует богатству слоев ископаемыми растениями, а часто даже наблюдаются обратные отношения" [1957, с. 459]. По-видимому, это замечание наиболее справедливо для столь мощных эдификаторов, как кордаиты, обедненные во флористическом отношении формации которых на громадных территориях, и особенно в пермской системе, были в значительной степени аналогичными современной темнохвойной тайге.

Переход от карбона к перми и сопровождался некоторым усилением тектонической деятельности, но в целом совершался постепенно. Воздействие гондванского оледенения сократило тропическую зону с юга, а в северном полушарии распространилась обширная засушливая область. Климатические контрасты усилились и в пространстве, и во времени. Еврамерийская флора (Европа, Северная Америка) приобрела более ксероморфный характер: в ней совершенно утратили свое значение лепидодендроны и сигиллярии; сохранились многочисленные птеридофиты, а также хвощовые и кордаиты, но самое главное — появились настоящие хвойные растения, типа Walchia и Ullmannia. Тунгусская флора Ангариды в пермской системе не претерпела существенных изменений, поскольку и раньше формировалась в сравнительно суровых климатических условиях. Показательными для отложений пермского периода развития этой флоры является присутствие видов Callipteris, а также обилие листостебельных мхов, доказанное М.Ф. Нейбург [1960]. В условиях более теплого и влажного по сравнению с Ангаридой климата несколько обособилась пермская флора Китая и п-ва Корея, для которой характерно отсутствие кордаитов и участие в составе своеобразных растений с неопределенной таксономической принадлежностью: Gigantopteris, Taeniopteris, Tingia. Глоссоптериевая флора Гондваны в пермский период достигла наивысшего расцвета и в горных местах прорывалась далеко на север.

Эпоха антраколита замечательна многими выдающимися событиями в эволюции растительного покрова Земли. Едва наметившиеся в девоне древовидные формы растений получили здесь господствующее значение, сохранившееся и до сих пор. Более древние травянистые формы, разумеется, не исчезли совершенно с лица Земли, а частично сосуществовали с древесными растениями в подчиненном положении, специализируясь нередко к сапрофитному и эпифитному образу жизни, но в большей части, вероятно, оказались вытеснены либо на границы фитогеографических областей, либо в экотопы, непригодные для древесных растений, выполняя там пионерные функции. Из предыдущих геологических эпох в структуру лесных сообществ антраколита с неизбежностью должны были "вписаться" многочисленные представители древнего гетеротрофного населения наземной части биосферы: бактерии, грибы и лишайники. Обширную экологическую нишу в Ангариде пермского периода нашли для себя даже мхи. Таким образом, в эволюции растительного покрова именно антраколита мы не видим "рокового" процесса замещения менее совершенных форм более совершенными. На уровне сообществ пока можно лишь предполагать, но на уровне биосферы можно уже и вполне определенно утверждать, что эволюция

не отвергает начисто ранее созданные формы, а ищет и, как правило, находит для них своеобразное структурно-функциональное положение, на что начинают обращать внимание палеоботаники, правда, пока еще в порядке дискуссии [Красилов, 1973].

Другим чрезвычайно значительным событием антраколита является становление семенных растений. Вероятно, именно в нашем контексте, поскольку мы не уделяем особого внимания вопросам эволюции физиологической функции растений, появление голосеменных растений представляется, так сказать, внезапным актом развития. На самом деле отдельные элементы сложной физиологической функции семенного размножения зародились еще в водной среде у некоторых типов водорослей. Преимущества семенного способа размножения совершенно очевидны. Это, во-первых, означало конец зависимости полового процесса от наличия влаги; по-вторых, увеличивало возможности генетических рекомбинаций и, наконец, существенно повышало жизнеспособность потомства, благодаря многоклеточному строению зародыша и обеспеченности первых этапов его развития собственными питательными веществами. Возможности растений к расселению и разнообразным адаптациям значительно повысились, что в итоге привело к развитию на суше Земли чрезвычайного и высокопродуктивного растительного покрова.

Эволюция способности стебля растений ко вторичному утолщению, как это ни парадоксально звучит, до сих пор является одной из самых таинственных областей эволюционной морфологии. Известный морфолог Дж. Т. Боннер определил ситуацию следующим образом: "Я думаю, что после рассмотрения всех фактов проблема роста будет казаться шире, чем химия синтеза, и возможно, что скорее эта последняя будет представляться маленькой (хотя и важной) частью более общей схемы, в которой местами используется рост, то стимулируемый, то подавляемый таким образом, что правильно и мастерски создается согласованная и целостная система — организм" [Bonner, 1952, p. 61]. Одним из таких замечательных фактов, требующим своего детального рассмотрения, является процесс усовершенствования механизмов роста, завершившийся появлением древесных форм растений.

Действительно, чрезвычайно высокую продуктивность растительного покрова карбона принято объяснять самыми разнообразными причинами (повышение содержания CO_2 в атмосфере как результат интенсивной вулканической деятельности; оптимальное соотношение тепла и влаги; совершенствование способов размножения растений, увеличение видового разнообразия флор и т.д.), эволюция же самого механизма образования фитомассы при этом обычно совершенно упускается из вида. А ведь именно где-то между девоном и карбоном состоялось еще одно из величайших приобретений эволюции: развитие в растениях камбиальных меристем. В дополнение к имевшимся постоянно эмбриональных тканям — апикальным меристемам, локализованным в кончиках стебля и корня, а также к интеркалярным меристемам, у членистых растений сосредоточенным в основаниях междоузлий, была выработана новая эмбриональная ткань — камбий, на этот раз покрывающая всю

боковую поверхность стебля и корня сплошным и физиологически чрезвычайно активным слоем.

Эволюцию функции роста одновременно с процессом дифференциации и специализации тканей у растений в принципе нетрудно проследить на протяжении многих геологических периодов, начиная еще от некоторых водорослей (и грибов), у которых рост вообще не локализован, т.е. меристемы отсутствуют и любая клетка сохраняет способность к делению; продолжая моментами появления одиночных верхушечных меристематических клеток, затем тканей апикальных меристем, покровных тканей, зачатков коркового слоя, интеркалярных меристем (все это у водорослей) и заканчивая становлением разнообразных функций камбиальных меристем у наземных растений. Важно еще раз подчеркнуть, что последнее в этом перечне событие произошло в конце девона — начале карбона и оказалось одним из решающих обстоятельств, обеспечивших последующее процветание древесных форм растений. При этом накопление фитомассы "несущих конструкций" растений (стеблей и ветвей) вместо линейного приобрело экспоненциальный характер. Физико-механические (инженерные) аспекты строения древесных растений анализируются в интереснейшей книге В.Ф. Раздоровского [1955].

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ АНТРАКОЛИТА

Стремление хотя бы мысленно реконструировать облик вымерших сотни миллионов лет назад гигантских растений совершенно непреодолимо для всех, кто когда-либо видел на рисунках или тем более держал в руках их разрозненные ископаемые остатки. Усилиями специалистов такая работа проделана для многих сотен древнейших форм. Однако невероятно сложной и тем более привлекательной является задача воссоздания облика сообществ, сложенных этими древнейшими формами растений. Теоретической основой для таких построений могут быть, с одной стороны, известные представления об индивидуальном развитии (онтогенезе) и строении вымерших организмов, а с другой — выяснение общих законов их сосуществования. Обе эти предпосылки неуклонно развиваются, взаимно дополняя друг друга, но пока еще остаются весьма фрагментарными. Здесь сохраняется обширное поле деятельности для фантазии и логики, для интуиции и скрупулезных поисков. Особое значение при это приобретают всевозможные количественные данные.

Нами из всех доступных литературных источников были извлечены немногочисленные сведения, касающиеся таксационной характеристики ископаемых древесных растений. Самым слабым местом всех этих данных является полнейшее отсутствие каких-либо прямых указаний на возраст растений, скорости их роста и соотношения в их развитии отдельных онтогенетических фаз. В окаменелых древесинах карбона, как известно, годичные кольца вообще не выражены, поскольку правильное чередование времен года установилось лишь в пермском периоде [Комаров, 1961]. Много неясных и противоречивых моментов имеется и в самом строении спорофита ископаемых древесных растений.

Наиболее крупными растениями и соответственно одними из важнейших углеобразователей карбона были, по-видимому, плауновидные растения — лепидодендроны, для которых в ископаемом состоянии описано около 100 видов. Хорошо известно, что отдельные экземпляры лепидодендронов достигали в высоту более 40 м при диаметре ствола у основания до 2 м. Собственно ствол простирался до высоты около 30 м, а далее начиналась крона, образующаяся изотомным дихотомическим ветвлением апикальных меристем. По строению кроны, благодаря дихотомии, лепидодендроны и ботродендроны напоминают увеличенный до гигантских размеров спорофит современного баранца (Huperzia selago). Преобладающую часть объема колоннообразного, почти цилиндрического ствола лепидодендрона составляла не древесина, а кора. Листья достигали в длину 1 м при ширине менее 1 см. Спороносные органы были собраны в шишки длиной до 0,5—0,7 м. Поверхность стволов и ветвей лепидодендронов покрыта густой сетью спирально расположенных веретеновидных или ромбических листьев подушек, т.е. оснований многолетних листьев. А.Н. Криштофович обращает внимание на следующее любопытное и может быть в дальнейшем полезное обстоятельство: "Подушечки лепидодендрона обнаруживают своеобразную особенность, указывающую на своеобразность нарастания древесины. Листовые подушечки в своем первоначальном состоянии, как основания обыкновенных листьев, достигающие диаметра всего около 1—2 мм, на более старых ветвях и стволах обнаруживают сильное увеличение размеров, связанное с их всесторонним разрастанием. Размер подушечек достигает своего максимума на старых частях ствола, где их размеры превышают в 20—30 раз первоначальные. Процесс увеличения размеров этих подушечек не совсем понятен" [1957, с. 177]. Таковы в кратком изложении крайне скудные количественные сведения о лепидодендронах, которые можно как-то использовать, наряду с общебиологическими представлениями, при попытке реконструкции структуры и динамики их группировок.

Прежде всего надлежит сотавить как можно более полное представление об онтогенезе спорофита лепидодендрона и о ходе его роста. Судя по известным реконструкциям М. Гирмера (Hirmer, 1927), сразу после прорастания спорофита его корень начинал дихотомически ветвиться, образуя впоследствии мощные "лапы" — стигмарии. Разрастаясь под углом во все стороны, корневая система лепидодендрона, биомасса которой должна была быть громадной, как якорями удерживала в вертикальном положении гигантский ствол. В надземной части стебель лепидодендрона вырастал до высоты около 30 м, не ветвясь, прямой, как стрела. Судя по соотношению в стволе собственно древесины и коры, этот рост происходил очень быстро (об этом свидетельствует чрезвычайно толстая кора). Хотя весь ствол снизу доверху был плотно усажен листьями, столь бурный рост, по-видимому, обеспечивался главным образом чрезвычайно развитой корневой системой. Лишь достигнув высоты около 30 м, стебель лепидодендрона начинал дихотомически ветвиться. По аналогии с Huperzia selago можно составить представление, что последующие ветвления стеблей совершались нерегулярно,

т.е. без какой-либо определенной системы (периодичности), поскольку изотомия никогда не бывает абсолютной, но все точки роста в целом всегда находились примерно на одинаковом расстоянии от основания ствола, т.е. в равных условиях в смысле корневого питания и управления развитием со стороны всего организма. Благодаря экспоненциальному разрастанию кроны, столь же экспоненциально (взрывоподобно) нарастали фитомасса листьев и соответственно весь энергетический потенциал спорофита.

Спороношение, как известно, является основной функцией спорофита, которой подчинен весь ритм его развития. Неизбежным следствием экспоненциального накопления энергетических ресурсов растения оказывалось то, что все его изотомные ветви примерно в одно время оказывались созревшими для спороношения и на концах большинства из них одновременно закладывались удлиненные стробилы (шишки). Какие-то нарушения в эту схему, вероятно, вносила лишь неодинаковая освещенность ветвей в разных частях кроны.

Поскольку стробилы представляют собой укороченные побеги и образуются из апикальных меристем, у большинства видов лепидодендронов, как и у плаунов, рост спороносных побегов в длину после совершения акта спороношения, по-видимому, прекращался, т.е. апикальные меристемы в них утрачивались навсегда. Правда, у Lepidodendron aculeatum, известного для среднего карбона Донецкого бассейна, на листовых подушечках имеются дополнительные рубцы, как предполагается, от спорангиев [Arnold, 1947], следовательно, спороношение у него происходило примерно так же, как у баранца, и, стало быть, рост побегов после спороношения не прекращался. У ботродендрона, известного еще с девона, наблюдалось явление каулифлории, т.е. стробилы у него располагались прямо на стволе в нижней части кроны. Однако имеются основания для подозрения, что такими правильными рядами на стволах ботродендронов располагались не стробилы, а выводковые почки или гроздья выводковых почек. Иными словами, речь в данном случае может идти вовсе и не о каулифлории, а о вивипарии (живорождении), т.е. об органах вегетативного размножения, столь обычного и распространенного в мире споровых растений.

В связи с прекращением роста спороносных ветвей в длину (рост в толщину мог продолжаться) и дихотомическим типом ветвления в кроне лепидодендронов складывалась довольно своеобразная ситуация, которую стоит обсудить более детально, поскольку способ ее разрешения имеет весьма принципиальное значение.

Прежде всего если действительно на всех ветвях одновременно образуются стробилы, то дерево после этого, полностью "растратив" апикальные меристемы в кронах, прекратит рост и лишится способности к спороношению, т.е. станет стерильным. На первый взгляд такое решение совершенно неприемлемо, поскольку дальнейшее существование такого дерева с его грандиозными физиологическими механизмами внезапно "теряет всякий смысл". Но это именно только первое впечатление, продиктованное, так сказать, принципом индивидуальной целесообразности. Представим себе, что от корней лепидодендрона образовывались

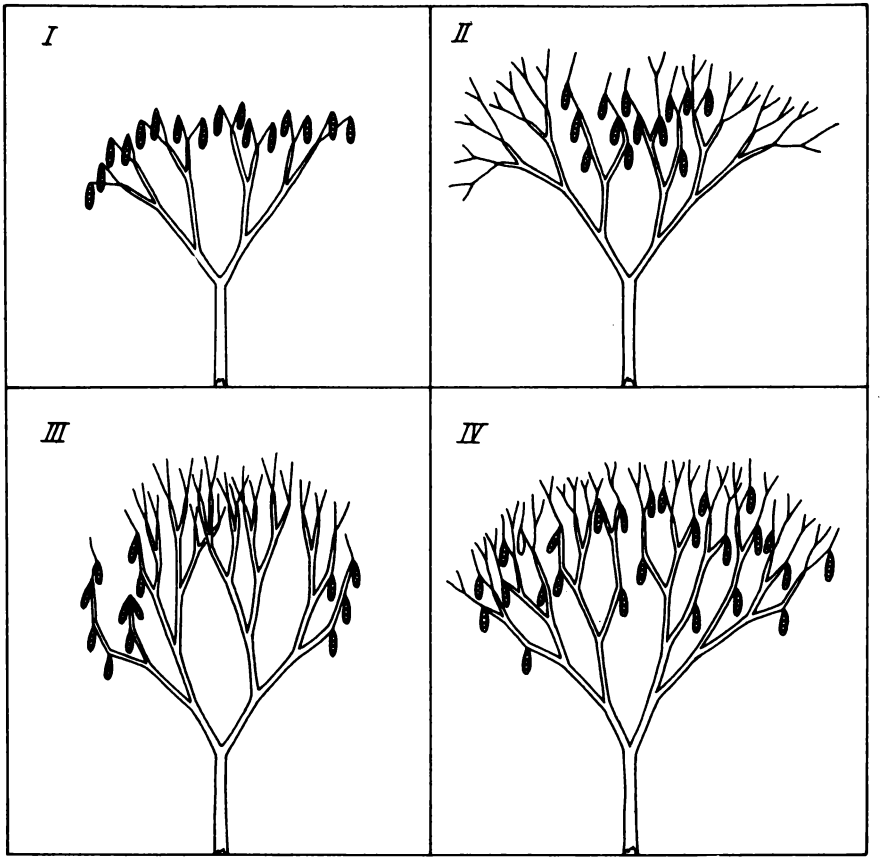


Рис. 36. Возможные типы формирования крон и спороношения в сообществах лепидодендронов (*I*—*IV*)

Объяснения в тексте

многочисленные корневые отпрыски. В этом случае мощный физиологический аппарат ссвершенно стерильного и лишенного способности к первичному росту громадного дерева мог еще многие годы "работать" только на то, чтобы его вегетативное потомство скорее достигло стадии спороношения. Таким образом, отвергать изложенный вариант развития спорофита (рис. 36, *I*) нет совершенно никаких оснований.

Теперь рассмотрим другой, более банальный вариант, сначала в самом общем виде. Можно представить, что стробилы образуются только после разделения апикальной меристемы побега на две точки роста. В этом случае из одной точки образуется стробил, а другая может продолжить вегетативный рост. Полная утрата апикальных меристем в таком варианте исключена, и более того, теоретически во всяком случае можно подобрать такие соотношения между численностями стерильных и фертильных побегов, при которых крона в целом будет либо неуклонно

разрастаться, либо сравнительно стабилизируется в своих размерах (лучше сказать, по объему или весу фитомассы). В последнем случае дереву может быть обеспечено длительное существование и устойчивое спороношение. Таким образом, рассмотренный вариант развития вполне возможен и даже наиболее вероятен. Нельзя упускать из виду, что обсуждаемые события должны были развертываться на большой высоте (30—45 м), а стало быть, громадное значение имели физико-механические и аэродинамические свойства крон деревьев, самым непосредственным образом связанные с локализацией в кроне зон спороношения. Если стробилы будут появляться преимущественно на верхних ветвях, то крона будет очень раскидистой (рис. 36, *II*) и, с учетом способа ее образования, весьма неустойчивой против действия ветра и других чисто физических нагрузок. На рис. 36, *III* показано, что крона формируется яйцевидной, если спороносными будут преимущественно боковые ветви. Наконец, на рис. 36, *IV* показан "компромиссный" вариант когда стробилы образуются в любой части кроны.

Казалось бы, что стоит остановиться на каком-то одном из четырех предложенных вариантов развития кроны у спорофита лепидодендрона, тем более что реконструкции М. Гирмера определенно склоняют воображение к первому или третьему вариантам. Однако не будем спешить. Дело в том, что в любом современном сообществе даже одновозрастных деревьев одного и того же вида сосуществуют растения всех этих четырех типов развития. В лесоведении, по сведениям М.Д. Данилова [1972], насчитывается более 100 классификаций типов деревьев и многие из них основываются на тех же принципах, которые были здесь продемонстрированы. В данном контексте неуместно останавливаться на общих законах структурно-функциональной организации лесных сообществ, однако необходимо подчеркнуть, что, исходя из интересов устойчивости древостоя, в нем должны одновременно присутствовать в определенных количественных соотношениях деревья самых различных морфологических типов. Представляется очевидным, что принцип морфологической дифференциации в полной мере соблюдался и в лепидодендроновых древостоях, В связи с этим не исключено, что деревья одного и того же вида, но различных морфологических типов (отставшие в росте, угнетенные или, напротив, господствовавшие в древесном пологе, выросшие на опушке или в глубине древостоя и т.д.) при реконструкциях могли быть отнесены к разным видам. Такое подозрение еще более справедливо для отдельных возрастных генераций деревьев.

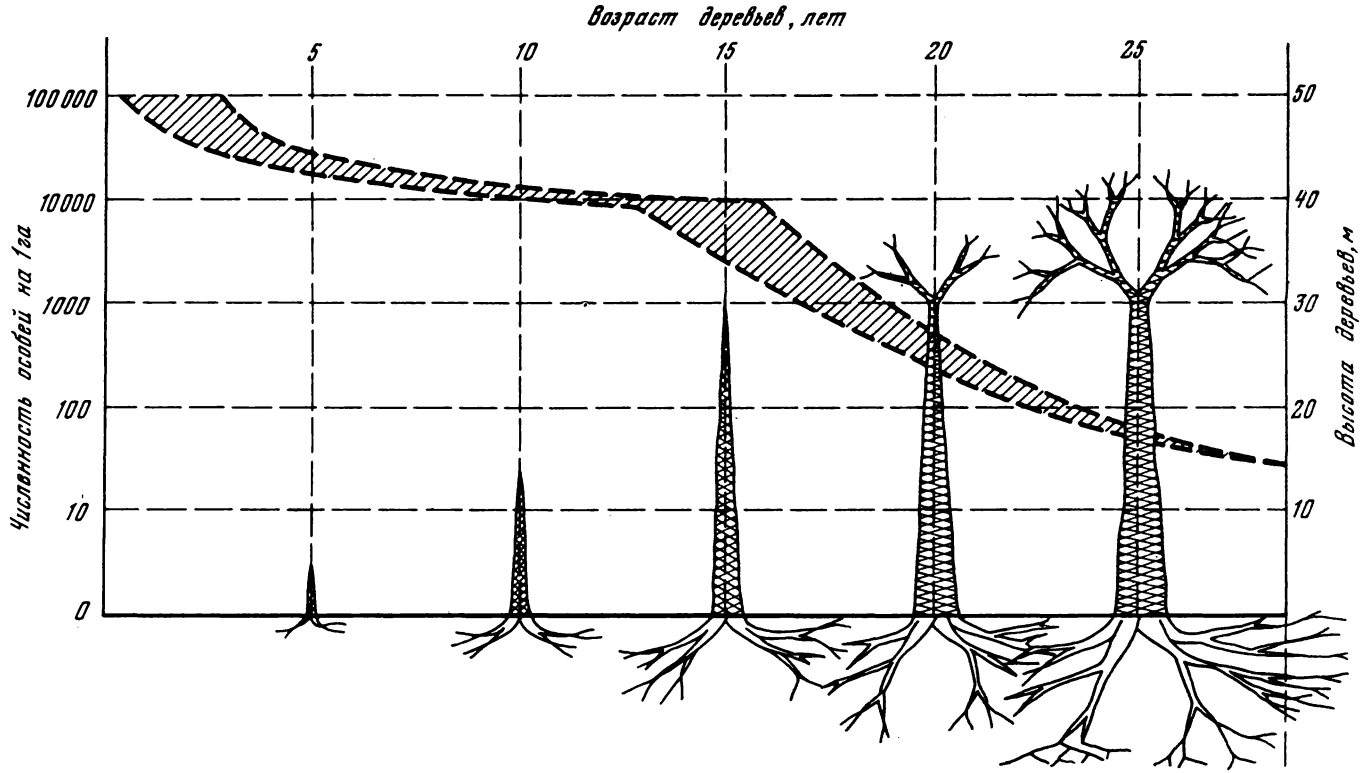
Теперь желательно составить, по возможности, наиболее полное представление о несущей конструкции спорофита лепидодендрона — стволе. В связи с этой задачей в цитированном выше замечании А.Н. Криштофовича об особенностях изменения размеров и формы листовых подушечек лепидодендрона заложена, на наш взгляд, весьма перспективная для некоторых расчетов количественная информация. Напомним, что ромбические листовые подушечки на самых тонких ветвях достигают в ширину всего 1—2 мм, а на самых толстых отрезках стволов они крупнее в 20—30 раз по сравнению со своими исходными линейными параметрами. С другой стороны, на всех реконструкциях показано, что

кора лепидодендронов покрыта листовыми подушечками снизу доверху, отчего они и получили свое второе название — чешуедревы. Последнее обстоятельство указывает на то, что листья лепидодендронов сохранялись на стволе и ветвях в течение всей жизни дерева, поскольку в противном случае следы листьев были бы стерты постоянно нарастающей корой. В такой большой продолжительности жизни листьев нет ничего удивительного: у баранца, например, филлоиды и сейчас живут до 20 лет и более. Таким образом, изменчивость размеров листовых подушечек дает нам линейный и в то же время относительный временной масштаб для сопоставления отдельных деталей строения и моментов развития спорофита лепидодендронов. Если принять расстояние от основания ствола до тончайших ветвей кроны равным 40 м, диаметр основания ствола — 200 см, среднюю ширину листовой подушечки на высоте 40 м равной 1,5 мм, а у основания ствола — 38 мм, то, решая соответствующие пропорциональные уравнения, можно найти, что диаметр данного дерева на высоте 30 м, т.е. у первого разветвления, должен быть равен 58 см. Приняв форму неветвящегося 30-метрового отрезка ствола соответствующей усеченному конусу, можно затем рассчитать, что его объем равен примерно 50 $м^3$. С учетом фитомассы ветвей и корней общий объем древесины (с корой) в одном таком дереве, разумеется, по самой приближенной оценке, должен быть никак не меньше 100 $м^3$, из которых 70—80 $м^3$ сосредоточено в надземной части.

Благодаря дихотомии диаметр проекции кроны лепидодендрона в принципе не мог превышать ее двойной протяженности, следовательно, в нашем примере площадь этой проекции могла быть примерно 300 $м^2$, а стало быть, при 100%-ной сомкнутости крон на 1 га могли одновременно разместиться не более 30 экз. деревьев подобного типа. Запас древесины (в коре) в таком древостое мог быть равен 2,0—2,5 тыс. $м^3$/га.

Листья лепидодендронов по их пропорциям, вероятно, можно уподобить увеличенным до гигантских размеров хвоинкам современной лиственницы. В литературе для отдельных видов лепидодендронов указываются длины листьев от 15 до 100 см. Вполне вероятно, что размеры листьев даже на одном и том же дереве могли колебаться примерно в таких же пределах. В среднем объем одного листа можно принять равным 10 $см^3$ (50 · 1,0 · 0,2 см). С другой стороны, сугубо приближенный расчет (через общую поверхность ствола и ветвей, а также среднюю величину листовой подушечки) показывает, что на одном дереве рассматриваемого нами типа могло находиться около 0,6 млн. экз. листьев. Следовательно, общий объем листьев на одном дереве мог достигать примерно 6 $м^3$, а на 1 га — 200 $м^3$. Судя по величине шишек и размерам крон деревьев, а с другой стороны — по обилию спор в некоторых сортах угля, можно полагать, что запасы спор в лепидодендроновом лесу достигали по крайней мере нескольких кубометров на 1 га.

Как видно по ходу наших рассуждений, все эти расчеты проделаны для гипотетического лепидодендронового древостоя, состоящего ис-



Р и с. 37. Предполагаемый ход роста индивидов и динамика численности особей в сообществах лепидодендронов

ключительно только из очень крупных и старых деревьев, одинаковых по размерам и форме и размещающихся по площади с максимальной плотностью, т.е. для ситуации, в природных условиях чрезвычайно маловероятной. Это вовсе не означает, что у нас как-то завышены запасы фитомассы на корню. Как будет показано дальше, здесь гораздо вероятней ошибка в сторону занижения. Основная беда состоит в том, что мы не знаем возраста деревьев и не представляем, за какой период могли накопиться вычисленные нами запасы. Все-таки надо попытаться ввести во все построения хотя бы самую приблизительную координату времени. Тогда можно будет представить и ход роста спорофита лепидодендрона, и возрастную структуру его популяций, и динамику его сообществ. Отсутствие годичных колец в древесине лепидодендронов заставляет искать обходные и принципиально новые способы определения возраста таких деревьев.

Как нам известно, рост лепидодендрона происходил непрерывно, дерево снизу доверху было покрыто листьями, причем на самых молодых и тонких ветвях листовые подушечки были в 20—30 раз меньше таковых на самых старых отрезках ствола. Иными словами, размеры подушечек, по-видимому, можно без особой ошибки считать пропорциональными возрастам соответствующих отрезков стволов и ветвей. При этом возраст самых тонких ветвей, разумеется, был меньше одного года (укороченные побеги — стробилы длиной 50—70 см вырастали, вероятно, в течение всего нескольких недель). Таким образом, если принять возраст лепидодендрона рассматриваемых нами максимальных размеров равным 20—30 годам, то при этом, вероятнее всего, будет допущена ошибка в сторону завышения возраста, что не представляет серьезной опасности. Остается совершенно неясным, имел ли какое-нибудь значение годовой ритм в жизни растений, но во всяком случае суточный и месячный ритмы, несомненно, должны были как-то фиксироваться, и в будущем надо еще поискать следы этих ритмов.

Найденный нами временной масштаб, при всех очевидных его недостатках, позволяет существенно конкретизировать и дополнить все изложенные выше представления о жизни лепидодендронов. Прежде всего, следуя физиологически вполне обоснованным представлениям о ходе роста современных деревьев, процесс роста спорофита лепидодендрона, вероятно, можно выразить в виде классической S-образной функции времени, т.е. выделить в нем сначала период экспоненциального роста, затем так называемый период большого роста и, наконец, период затухания прироста. С учетом этого обстоятельства на рис. 37 схематически показан процесс развития спорофита лепидодендрона в разрезе пятилетних временных интервалов.

Как видно из рис. 37, до момента наступления массового ветвления стеблей густота чистого (одновидового) и одновозрастного сообщества лепидодендронов могла быть чрезвычайно высокой, напоминая в этом смысле современные заросли бамбука. Света, тепла и влаги было достаточно, так что численность особей могла ограничиваться лишь запасом питательных веществ в почве, а также размерами самих деревьев. Если учесть, что диаметры основания стволов к этому моменту должны были

достигать у самых крупных деревьев уже 1,0—1,3 м, а в среднем для древостоя — 0,5—0,7 м (в связи с неизбежной дифференциацией деревьев по размерам), то максимальная численность деревьев в этот момент могла быть не более 10 тыс. экз/га, средний запас древесины в одном стволе (в коре) — примерно 1,5 $м^3$ и соответственно общий запас древесины на корню — до 15 тыс. $м^3$/га.

Начало ветвления стеблей должно было резко усилить процесс дифференциации древостоя. Отставшие в росте деревья оказывались под пологом крон своих более мощных соседей, прекращали прирост и становились источником питания для многочисленных сапрофитов. За каких-то 10 лет весь такой древостой в принципе мог бы прийти в состояние, уже описанное нами выше (30 деревьев на 1 га, с запасом 2,0—2,5 тыс. $м^3$ и т.д.). На рис. 37 показана предполагаемая динамика численности особей в таком чистом и одновозрастном сообществе лепидодендронов. Перелом плавной кривой падения численности деревьев даже в полулогарифмическом изображении представляется нам непременной особенностью сообществ данного типа, поскольку он связан с началом массового экспоненциального ветвления стеблей и формирования крон.

Такова, на наш взгляд, идеальная схема. На самом деле, благодаря непрерывному отмиранию и зарождению деревьев и связанной с этим неизбежной их разновозрастностью, все процессы в сообществе протекали, по-видимому, более спокойно, без каких-либо резких скачков в численности особей и продуктивности сообщества. Стабильность сообщества поддерживалась высокой скоростью оборачиваемости органического вещества, общая годичная продукция которого измерялась, по-видимому, тысячами кубометров фитомассы на 1 га. При этом гетеротрофная утилизация готового вещества существенно отставала от его воспроизводства, так что в общем балансе какая-то часть этого вещества постоянно консервировалась и исключалась из оборота. Из этого избыточного или "прибавочного" вещества впоследствии и сформировались сначала залежи "древесного торфа", а затем и отложения каменного угля.

Наши расчеты и предположения о ходе роста лепидодендроновых древостоев, разумеется, предельно гипотетичны и в деталях могут вызвать массу возражений — но ведь для того они и приводятся, чтобы их можно было после зрелых размышлений корректировать в ту или иную сторону. В конце концов, несмотря на обилие соответствующих таблиц, изученность хода роста даже древостоев, как это доказал М.П. Скрябин [1965], оставляет желать много лучшего.

В строении синузий даже современных плаунов, хвощей и папоротников обращает на себя внимание одна общая и характерная деталь: растениям всех этих типов свойственно абсолютное доминирование, т.е. там, где они находят для себя благоприятные экологические условия, они, как правило, образуют чрезвычайно чистые по видовому составу доминантов группировки. С учетом колоссальной эдификаторной мощности, обилия спор и несомненно развитых способов вегетативного размножения лепидодендронов совершенно невозможно представить

себе их сомкнутые группировки, в которых бы "подеревно" чередовались растения разных видов. Мы далеки от мысли, что видовой состав эдификаторов каменноугольного леса в каком-либо конкретном ландшафте мог быть бедным. Вероятнее всего, что малейшая неоднородность экологических условий в горизонтальной плоскости, как и теперь, давала весомые преимущества для развития на соответствующих площадях микрогруппировок (парцелл) наиболее приспособленных для этих условий растений. Иными словами, древостои были мозаичными.

Мы с большими, но, к сожалению, в основной своей части гипотетическими подробностями остановились на деталях строения и развития сообществ лепидодендронов. Это позволяет, одновременно развивая и уточняя данную характеристику, кратко остановиться на особенностях строения сообществ других споровых растений антраколита, опираясь на их известные специфические свойства.

Судя по описаниям, ботродендроны, массовое появление которых произошло еще в девоне, внешне мало отличались от лепидодендронов. Листовые подушечки у них заметны только на молодых ветвях, следовательно, либо листья опадали очень рано, либо ботродендроны вырастали значительно медленней лепидодендронов (а вероятней всего, одновременно и то и другое). Ветви ботродендронов с мелкими листьями, по замечанию А.Н. Криштофовича [1957], поразительно напоминали побеги Lycopodium clavatum. Как уже отмечалось, стробилы у ботродендронов размещались у основания ветвей на стволах двумя диаметрально противоположными рядами и оставляли после опадания рубцы диаметром до 10 см. Такое расположение стробилов совершенно не укладывается в общую схему строения и развития спорофита плауновидных растений, что и располагает к догадке, не связаны ли эти образования с вивипарией. Во всяком случае в структурном отношении ботродендроновые сообщества могли отличаться от лепидодендроновых лишь в части более растянутого возрастного распределения численности особей и соответственно более низкой продуктивностью.

Сигиллярии, появившиеся в отложениях несколько позже лепидодендронов (в среднем карбоне), существенно отличались от последних строением своих крон, поскольку дихотомическое ветвление 30-метрового стебля у них ограничивалось одним-двумя циклами, так что вся крона состояла всего из двух—четырех ветвей с густыми пучками крупных (до 1,0 м длиной) мечевидных листьев. Соотношение коры и древесины на срезе ствола и строение крон свидетельствуют о чрезвычайно быстром росте сигиллярий. Весь жизненный цикл спорофита сигиллярии мог длиться всего 10—20 лет, так что по продуктивности сообществ сигиллярии не уступали, а может быть даже и превосходили лепидодендроны. Под пологом сигиллярий (во втором ярусе) вполне могли развиваться другие и даже довольно светолюбивые формы растений.

Структурные особенности сообществ древовидных папоротников представить значительно легче, поскольку они и до сих пор сохранились в отдельных местах тропического пояса. На фоне растущей угрозы их существованию [Ричардс, 1975] задача всестороннего исследования биологии древовидных папоротников становится особенно актуальной. Обладавшие

способностью ко вторичному росту древовидные папоротники карбона и перми не были крупными деревьями. Судя по реконструкциям К. Мэгдефрау [Mägdefrau, 1953] весьма распространенного папоротника Pecopteris arborescens, а также сборного типа древовидных папоротников с неясной таксономической принадлежностью, обозначенного понятием Megaphyton [Hirmer, 1927], стволы этих растений достигали в высоту 6—10 м при диаметре ствола у основания 60—100 см. Чрезвычайно расчлененнные вайи (плосковетки) длиной 2—4 м, собранные по 5—15 экз. на вершине ствола в гигантские розетки, образовывали крону. Важной функцией ствола, гомологичного корневищам современных папоротников, по-видимому, также являлось содержание постоянного запаса высококалорийных питательных веществ, столь необходимых при быстром (лавинообразном) распусканиии листьев. По соотношению протяженности облиственной и безлистной частей стволов, а также с учетом высокой скорости роста листьев, наступления спороношения и последующего их отмирания среднюю продолжительность жизни отдельных деревьев папоротника можно определить, по-видимому, равной не более 10—30 годам. О строении корневых систем ископаемых папоротников сведений нет.

Благодаря особенностям развития листьев площадь проекции кроны древовидного папоротника, по существу, является величиной, постоянной на протяжении всей его жизни, и в этом состоит одна из самых характерных и основополагающих деталей структуры его сообществ. Действительно, при средней площади проекции кроны около 30 м^2 и максимальной сомкнутости полога, на 1 га могло разместиться не более 300—400 экз. деревьев. Объем ствола при высоте 8 м и диаметре у основания 80 см мог быть равным 1,3—1,5 м^3. Следовательно, запас древесины в сообществе древовидных папоротников мог составлять не более 400—600 м^3 на 1 га, а его годичный прирост — 20—60 м^3. Практически еще более стабильными во времени показателями характеризовалась фитомасса листьев. Таким образом, если только в природе антраколита действительно могли существовать чистые сообщества древовидных папоротников, то они должны были отличаться чрезвычайной устойчивостью всех структурных и динамических параметров и соответственно сравнительно низким уровнем производства "прибавочного" органического вещества, способного накапливаться в виде отложений. В силу их биологических особенностей, древовидные папоротники можно считать наиболее вероятными "кандидатами" на роль подчиненных, второстепенных элементов, например в сообществах сигиллярий.

Некоторые соображения о структуре каламитовых зарослей были высказаны еще в разделе, посвященном группировкам современных хвощей. Там, в частности, было отмечено, что членистое строение спорофита в условиях "полуводного" существования представляется весьма целесообразным приспособлением для вегетативного размножения растений, тем более важного, поскольку жизнеспособность спор, по аналогии с хвощами, у каламитов могла быть очень низкой. Остается добавить, что при среднем диаметре кроны около 2—4 м и максимальной сомкнутости сообщества на 1 га "спелого" каламитового леса могло размещаться не более 1000—1500 экз. деревьев, с запасом стволовой фитомассы около 600—1000 м^3;

при этом примерно такой же объем занимали пустоты внутри стволов. Объем фитомассы, заключенной в ветвях и листьях, у некоторых видов мог значительно превосходить запасы стволовой древесины. Таким образом, общая продуктивность каламитовых сообществ была очень высокой. Вместе с благоприятными условиями захоронения фитомассы все это создавало предпосылки для интенсивного торфообразования.

Кордаиты — одни из самых ранних и, что более важно, несомненных представителей голосеменных растений начиная со среднего карбона, получили громадное распространение. В этом смысле их можно с полным основанием уподобить самым мощным эдификаторам современной сибирской тайги. По замечанию Криштофовича,"...редкое из современных растений известно нам с такой подробностью..." [1957, с. 291], и все-таки мы не смогли найти в литературе многих элементарных данных, необходимых для реконструкции структуры их сообществ хотя бы с такой же мерой детальности, как это оказалось возможным для сообществ лепидодендронов. Весьма характерно, что на всех перепечатываемых из книги в книгу реконструкциях кордаита, выполненных в прошлом веке французским ученым Гранд-Эри, не показан масштаб изображения. А ведь в этом, на первый взгляд, просто досадном обстоятельстве раскрывается в полную меру одна из характернейших особенностей именнно голосеменных растений. Дело в том, что семенной способ размножения придал его носителям невиданную до сих пор пластичность фенотипа, и это было одно из самых ценных завоеваний в эволюции растительного покрова эпохи антраколита. Действительно, в развитии популяций споровых растений всегда присутствуют элементы автоматизма и некоторой "стандартизации". Это обусловлено и мощностью вегетативного размножения, и генотипической идентичностью поколений, образовавшихся из спор одного и того же растения. В популяции семенных и перекрестноопыляющихся растений, по замечанию Э. Майра [1974], не может быть и двух генотипически идентичных особей, впрочем, Дж. Уолд [1967] утверждает даже, что в природе никогда не было и двух идентичных живых клеток.

Благодаря семенному размножению кордаиты смогли освоить неисчислимое разнообразие экологических ниш в самых различных географических условиях. Ситуацию хорошо характеризует следующее высказывание Майра: "Чем лучше изучен вид, тем более вероятно, что в нем будет обнаружен экологический полиморфизм или непрерывная экологическая изменчивость. Эта изменчивость все еще в значительной мере игнорируется экологами, большинство которых рассматривает экологические потребности вида с чисто типологической точки зрения" [1974, с. 166]. Это замечание тем более справедливо для кордаитов, поскольку речь идет здесь не о каком-то отдельном виде, а о порядке, насчитывающем несколько сотен видов. Таким образом, сообществам кордаитов может быть дана только либо предельно абстрактная и обобщенная, либо, напротив, сугубо конкретная и локальная характеристика. Мы во всяком случае попытаемся сделать и то и другое.

По сравнению со всеми другими рассматриваемыми здесь типами растений кордаиты отличаются признаками несомненной кseроморфности, т.е. приспособленности к более умеренному гидро-термическому режи-

му. По анатомическому строению древесины они ближе всего стоят к специфическим представителям современных хвойных — араукариям (Araucaria). Кора у кордаитов тонкая и гладкая, что свидетельствует в целом о сравнительно медленном росте стволов. На отдельных образцах древесины иногда уже бывают выражены кольца прироста, связанные с периодичностью деятельности камбия. Природа этой периодичности могла быть и не связана с чисто годовым ритмом. Так, например, у гевеи бразильской в древесине ежегодно откладывается до 7 колец, а у некоторых видов тропических растений, напротив, одно кольцо откладывается за несколько лет. Исключительному морфологическому разнообразию листьев кордаитов посвящена монография С.В. Мейена [1966]. Достаточно заметить, что только длина листьев колеблется от нескольких сантиметров до 2,0 м. В клетках коры корней отмечается наличие эндотрофной микоризы.

В различных экологических условиях "взрослые" деревья кордаитов могли достигать в высоту от 15 до 50 м, при диаметре основания ствола соответственно от 0,5 до 5,0 м. При таких параметрах объемы стволов могли колебаться от 1 до 300 $м^3$. Естественная разновозрастность древостоев усугубляла размах этих колебаний еще в десятки раз. Совершенно не исключено, что отдельные экологические формы кордаитов даже одного и того же вида в ископаемом состоянии могли быть описаны под разными наименованиями.

Наивысшей продуктивностью, вероятно, обладали все-таки сообщества, характеристики особей в которых находились между крайними пределами, показанными нами выше. Надо полагать, что максимальные запасы древесины на корню в "спелых" древостоях кордаитов могли составлять от 1 до 15 тыс. $м^3$ на 1 га, в зависмости от типа лесорастительных условий.

Отмечаемое всеми обилие листьев кордаитов в соответствующих отложениях позволяет предполагать, что в их сообществах постоянно имелся значительный "фонд" опавших и неразложившихся листьев. С учетом скорости разложения листьев современных растений можно полагать, что листья вечнозеленых кордаитов жили не более 3—10 лет, постепенно обновляясь на молодых участках кроны. В противных случаях кордаитовый лес был бы либо погребен в собственных листьях, либо их было бы чрезвычайно трудно найти в отложениях.

По сообщению Я.Э. Юдовича [1972], на одной из шахт Воркутинского угольного месторождения, на глубине 400 м, обнаружено крупное захоронение вертикально стоящих комлевых отрезков окаменелых стволов кордаитов. Эта редкая находка была обследована специалистами и позволяет воссоздать в некоторых деталях облик конкретного участка кордаитового леса, поскольку растения захоронялись здесь непосредственно на месте своего произрастания примерно 260—270 млн. лет тому назад.

Окаменелые пни диаметром до 60 см приурочены к верхней пачке угольного пласта, аргиллитовой кровлей которого и ограничивается высота пней (20—30 см). В аргиллитах найдены остатки хвощей и папоротников, а также семена растений, но преобладают чрезвычайно крупные листья кордаитов (1,5—2,0 м длиной). Под пнями имеется прослойка глинистой ископаемой почвы. На пнях сохранился слой коры толщиной 1—2 см.

Юдович утверждает, что вмещающий пни материал претерпел усадку в 2,0–2,5 раза, а пни вели себя как жесткие несжимаемые конструкции.

Характер захоронения и минерализации пней позволили специалистам восстановить в общих чертах историю развития данного участка кордаитового леса. При этом установлено, что лес появился на поверхности подсыхающего торфяника, образовавшего впоследствии угольный пласт. После внезапного опускания местности на участок проникла морская вода. Деревья оказались погружены в слой воды глубиной около 0,5 м, отчего и произошла массовая гибель древостоя, а составом морских солей определился тип последующей минерализации древесины. Таким образом, это уникальное захоронение связано с катастрофическими обстоятельствами. К сожалению, неизвестны размеры деревьев по высоте, варьирование диаметра пней и плотность древостоя, не ясно даже, имеются ли в древесине годичные кольца. Во всяком случае совершенно очевидно, что возможности геоботанической или палеолесоводственной реконструкции в данной ситуации еще далеко не исчерпаны, и в этом смысле рассматриваемое захоронение представляет исключительный научный интерес.

Подводя итог разделу и главе в целом, перечислим основные особенности растительных сообществ антраколита.

1. В конце девона – начале карбона, в период так называемой герцинской складчатости, произошли крупные преобразования земной поверхности, сопровождавшиеся усиленной вулканической деятельностью. У подножия молодых горных цепей в результате интенсивного физического разрушения геологического материала и переотложения его водными потоками образовались обширные пенепленизированные и слабодренированные поверхности с массой мелких озер и болот, климат стал теплым и влажным, в атмосфере повысилось содержание углекислоты. Все эти общеизвестные факты геологической истории отнюдь не объясняют пышного развития растительного покрова Земли в карбоне, хотя они, несомненно, явились основными внешними предпосылками для широкого географического распространения девонской растительности.

2. Решающим морфогенетическим событием, требующим своего всестороннего объяснения, явилось образование у сосудистых растений вторичных, т.е. камбиальных, меристем. Как это ни странно звучит, но представления о данном достижении эволюции отстают даже от суждений о неизмеримо более отдаленном моменте – становлении клеточной организации. Во всяком случае, как бы то ни было, а преобладающим типом растительности начиная с карбона стали сообщества, сложенные древовидными формами многолетних растений, – леса, освоившие своим фотосинтезирующим пологом приземный слой атмосферы толщиной до 50 м. Значительно развились болотные ассоциации из хвощей и, по-видимому, из мхов.

3. Вторым выдающимся событием антраколита, значение которого невозможно переоценить, стало появление голосеменных растений. Неизбежное после затухания герцинской складчатости понижение базиса эрозии, некоторая ксероморфизация местообитаний, связанная с деятельностью даже самих растительных сообществ, уже не могли серьезно угрожать самовозобновлению и расселению семенных растений. Благодаря перекрестному оплодотворению существенно увеличилась гетерозиготность популя-

ций со всеми вытекающими отсюда экологическими последствиями, значительно повысилась морфологическая пластичность растений. Таким образом, процесс саморазвития жизни, решительные достижения которого принято приписывать исключительно протерозойской и архейской эрам, в антраколите характеризовался не менее внушительными успехами. Эволюцию биосферы, в части даже только морфогенетических приспособлений организмов, можно представить в виде головокружительной экспоненты.

4. Предшествующие формы многолетних травянистых растений, по-видимому, вошли составной частью в структуру лесов антраколита, частично специализируясь к сапрофитному образу жизни, в виде либо лиан, либо погруженных в многометровый органогенный субстрат полусапрофитов, выносящих наружу только свои спороносные органы. Для бактерий и грибов почвенный субстрат, вероятно, был настолько богатым, что они, особенно в анаэробных условиях, намного не обеспечивали полную гетеротрофную утилизацию первичной органической продукции. Избыточный продукт неизбежно либо откладывался на месте в виде торфа, либо выносился со стоком за пределы ценоза, в нижележащие гипсометрические горизонты.

5. Высокая биологическая продуктивность никогда не была основополагающей функцией растительного покрова, она всегда оставалась подчиненной и второстепенной по отношению к функции непрерывного самовоспроизводства видового состава и плотности популяций растений. Тем более удивительна необычайно мощная вспышка автотрофного метаболизма в биосфере антраколита. Помимо известных глобальных предпосылок и несомненного отставания гетеротрофного цикла в метаболизме сообществ, определенное значение при этом имели, вероятно, и такие структурные особенности ценозов, как преобладание в составе доминантов споровых растений с их предельно автоматическими ритмами индивидуального развития, непрерывным ростом, короткой продолжительностью жизни деревьев, обилием вегетативного потомства и соответственно ускоренным оборотом вещества и энергии. По аналогии с их современными травянистыми группировками можно полагать, что и в антраколите преимущественное распространение имели чистые по видовому составу древостои споровых растений, дифференцированные на клональные биогруппы (парцеллы). Конкурентные взаимодействия особей в сообществах споровых растений совершенно не исследованы, однако уместно подозревать, что их напряженность в целом гораздо слабее соответствующих отношений в популяциях высших растений. По нашим наблюдениям [Плотников, 1970а, б], современные смешанные разновозрастные таежные древостои ежегодно теряют до $\frac{4}{5}$ своей потенциальной продуктивности по стволовой биомассе исключительно из-за напряженности фитоценотических отношений между особями, т.е. факторов сугубо структурного, "организационного" порядка. Структурно-функциональная организация сообществ споровых растений в силу именно ее относительной простоты обходилась, по-видимому, ценой сравнительно небольших материально-энергетических затрат, и это могло быть также одной из причин высокой продуктивности сообществ антраколита. Исключительное своеобразие структуре экосистем антраколита сообщало, разумеется, и полное отсутствие крупных растительноядных типов животных.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Триасовым периодом (185—225 млн. лет назад) открылась мезозойская эра в истории Земли, которую еще иногда называют эрой динозавров, подчеркивая этим бурное развитие в ней пресмыкающихся, либо эрой голосеменных, отдавая должное формам, доминировавшим в растительном покрове. Развиваясь в нескольких эволюционных линиях, отдельные порядки отдела голосеменных к настоящему времени полностью вымерли (семенные папоротники, беннеттиты, кордаиты), другие сохранились лишь в редких пунктах земного шара и поддерживаются в культуре (саговники, гинкговые) и, наконец, наиболее поздний порядок хвойных (Coniferales), насчитывающий около 550 видов, сохранил громадное значение, особенно в растительном покрове умеренного пояса. Кроме этого, к отделу голосеменных растений с известной долей условности относятся представители порядка оболочкосеменных (Chlamydospermales) или гнетовых (Gnetales).

За небольшим исключением, как вымершие, так и современные голосеменные растения представлены крупными древесными или, значительно реже, кустарниковыми формами. У нас в данном случае уже нет суровой необходимости выискивать редкие сведения об ископаемых типах растений, как это было сделано в предыдущей главе. Располагая практически неисчерпаемыми сведениями о современных хвойных лесах и отдавая должное их значению в природе и в экономике, в настоящей главе уместно именно на них и сосредоточить основное внимание. Не упуская из вида отдаленного эволюционного прошлого хвойных растений и их несомненного родства с вымершими формами, мы должны отдавать себе ясный отчет, что в них воплощены наиболее прогрессивные черты голосеменных растений, позволившие им занять достойное место в современной экологической обстановке.

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ

Предметом особой гордости для лесоведов является тот малоизвестный факт, что одним из предшественников Дарвина был шотландский лесовод Патрик Матью [Mattew, 1860]. Анализируя взгляды Матью, польский ученый С. Сковрон замечает: "В концепции Матью нас поражает не только согласие его воззрения со взглядами Дарвина и Уоллеса, но и стрем-

ление примирить катастрофизм с биологической эволюцией" [1965, с. 37]. Название работы Матью — "О материале для кораблестроения и древоводстве" — само по себе раскрывает источник его "озарения". Комментируя русский перевод одной из статей Матью о естественном отборе в природе, Г.Ф. Морозов еще в 1913 г. писал, что "...лесовод, имеющий дело с сообществами диких растений, достигающих притом большого возраста и всегда занимающих большие пространства, не может не знать те естественные отношения, в которые вступают друг с другом растения, их темперамент, их характер, их биологические типы" [1913, с. 10]. Иными словами, лесоводы задолго до Дарвина не могли проходить равнодушно мимо самой характерной особенности лесных сообществ — морфологической и функциональной дифференциации слагающих сообщество особей — наиболее очевидного проявления действия естественного отбора. Сосредоточив внимание на причинной стороне дифференциации деревьев в лесу, нельзя не прийти к выводу, что главную или, лучше сказать, наиболее доступную для анализа причину этого явления следует искать в неравноценности положения индивидов в пространственной структуре сообщества. Долголетие растений, полигенность большинства количественных признаков, т.е. детерминированность их многими генами, плейотропия, т.е. множественность проявления действия одного и того же гена, да и сама по себе генотипическая уникальность каждой особи в панмиктической (перекрестноопыляющейся) популяции — все это не позволяет в ближайшее время рассчитывать на решительный прогресс представлений о роли в дифференциации древесных растений индивидуальных генотипических различий. Естественно, что в этих обстоятельствах внимание многочисленных исследователей привлечено к выяснению влияния факторов плотности, размещения и сопряженности особей, т.е. признаков горизонтальной структуры лесных сообществ, на их продуктивность и другие хозяйственно важные свойства.

Большинство исследователей на самых различных объектах и в самых разнообразных географических и экологических условиях приходят к выводу, что в любом конкретном случае существует некоторая оптимальная плотность или густота, при которой наиболее полно реализуются те или иные потенциальные возможности сообщества [Галл, 1976]. К аналогичному выводу приходят и зоологи, изучающие малоподвижные, и особенно прикрепленные к субстрату формы животных [Уатт, 1971; Одум 1975]. Собственно говоря, на регулировании плотности популяций и соответственно размещения особей основано большинство мероприятий активной лесохозяйственной деятельности.

И. Бланкмайстером [Blanckmeister, 1956] не только на огромном фактическом материале, но и теоретически доказано, что не только в естественных, но и в искусственных сообществах преобладают древостои со случайным размещением деревьев. Тем не менее многие исследователи считают, что природе лесоводственных объектов наиболее близок групповой тип размещения индивидов [Морозов, 1913; Симон, 1936; Лесков, 1956; Эйтинген, 1959, 1962; Проскуряков, 1971]. Следует, однако, заметить, что методы формализации представлений о размещении особей развивались буквально в последнее десятилетие, поэтому не исключено,

что в отдельных случаях, при визуальной оценке, случайное размещение трактуется как групповое. Вообще этот вопрос имеет весьма принципиальное значение, и особенно в данном контексте, т.е. с эволюционной точки зрения. Действительно, в сообществах споровых растений, в силу чрезвычайного развития и разнообразия способов вегетативного размножения, должен бы преобладать тип группового размещения особей и последние должны были обладать своего рода "иммунитетом" против неблагоприятного воздействия фактора повышенной плотности. На заре освоения растительностью суши, в экстремальных для пионерных сообществ растений условиях, при слабости защитных, проводящих, запасающих и механических тканей, групповое размещение особей имело определенные преимущества, увеличивая общие шансы сообществ на выживание. Но, по мере усиления индивидуальной мощи растений, ослабления функции вегетативного размножения, укрепления жизнеспособности семенного потомства, нивелирования микроусловий произрастания жизнедеятельностью многих последовательных поколений растений и т.п., преимущества группового сложения сообществ представляются уже не столь очевидными. Несомненно, что они сохраняют свое значение в экстремальных экологических условиях, и все исследователи горных лесов, например, действительно единодушно отмечают эту тенденцию на верхней границе леса, но там она определяется не мифической "взаимопомощью" организмов, а крайней неоднородностью первичного минерального субстрата, контрастами экспозиции, освещенности и прочих чисто экологических факторов. В условиях равнинного рельефа экологический фон значительно более однороден и соответственно закономерности горизонтальной структуры сообществ и ее динамики должны быть несколько иными.

Таким образом, групповое размещение особей можно рассматривать даже как исходный тип горизонтального сложения сообществ, но дальнейшее его развитие надо еще проследить.

Наиболее дальновидные лесоведы, такие, как М.К. Турский, еще в прошлом веке предпринимали крупномасштабное картирование размещения деревьев на пробных площадях, хотя и не располагали методами объективного количественного анализа такого рода карт. К настоящему времени такие методы появились, поэтому картирование размещения деревьев следовало бы считать обязательной процедурой при закладке постоянных, т.е. рассчитанных на многолетние наблюдения и, тем более, планируемых в сплошную рубку пробных площадей. Дополнительные затраты времени и сил на картирование способом треугольных засечек пробной площади общепринятых размеров (с числом деревьев основной породы около 200) составляют всего 1—2 дня, а приращение информации о жизни древостоя при этом становится поистине неоценимым.

В статьях и книгах многих авторов опубликованы планы пробных площадей, заложенных с разными целями в различных лесных сообществах и в самых разнообразных географических и экологических условиях. Как правило, помимо собственно размещения деревьев, на таких планах отражены и какие-нибудь характеристики особей (проекции крон, диаметры стволов и т.п.). Эти планы всегда несут значительную информацию о взаимодействии особей в сообществе, но авторами работ, в свя-

зи с их конкретными интересами, такая информация, как правило, вообще не обсуждается и не используется. Нами на всех оказавшихся в нашем распоряжении планах для каждой особи (исключая деревья, расположенные вблизи границ пробных площадей, поскольку неизвестно их окружение за пределами пробы) прежде всего определены показатели плотности в точке. Иными словами, для каждой пробы вычислена площадь, приходящаяся в среднем на одно дерево, затем вычислен радиус круга, равновеликого этой средней площади, и, наконец, для каждой особи подсчитано число ее соседей в пределах такого круга (установлен класс плотности). Напомним, что исходя из общего принципа все особи на пробной площади теоретически могут быть расположены так, что показатель плотности для каждой из них будет измеряться единицей. Таким образом, распределение численности особей с одинаковыми показателями плотности по классам плотности в принципе само по себе характеризует степень неоднородности в размещении особей по площади, степень отклонения фактического размещения от идеально равномерного (регулярного).

В табл. 15 для пробных площадей в естественных сообществах хвойных, т.е. голосеменных растений, показаны распределения численности деревьев по классам плотности. Размеры пробных площадей и соответственно абсолютная густота древостоев колеблются в больших пределах, но это на основании принципа, изложенного выше, особого значения не имеет. Практического значения в данном случае не имеют и географическая, экологическая и возрастная изменчивость древостоев, поскольку здесь поставлена задача именно предельно обобщенного выражения типа размещения деревьев в сообществах голосеменных растений.

При анализе данных табл. 15 целесообразно принять во внимание филогенетическую разновозрастность рассматриваемых в ней родов. Хорошо известно [Криштофович, 1957; Комаров, 1961], что отдельные роды семейства таксодиевых, к которому принадлежит криптомерия, были широко представлены уже в юрской системе, т.е. по крайней мере 140—185 млн. лет тому назад. Представители рода Picea известны с нижнего мела (120—140 млн. лет тому назад). Сосны (Pinus) появились в нижнем мелу, т.е. 70—90 млн. лет тому назад и, наконец, пихта и лиственница в ископаемом состоянии известны лишь для плиоцена Европы, т.е. появились 5—15 млн. лет тому назад. С учетом этих чрезвычайно важных обстоятельств по данным табл. 15 нами вычислены средние распределения численности деревьев по классам плотности отдельно для криптомерии, елей, сосны, а также лиственницы с пихтой, иными словами, в разрезе группировок филогенетически заведомо разновозрастных родов голосеменных растений. На рис. 38 показаны результаты этих вычислений в процентном выражении.

Тенденция, просматриваемая в строении экспериментальных кривых на рис. 38, настолько своеобразна, что мы позволили себе продолжить ее "в обе стороны", в виде распределений, показанных пунктиром. Гораздо сложнее объяснить обнаруженную тенденцию одновременно с фитоценологических и эволюционных позиций, но мы все-таки попытаемся это сделать. Прежде всего обсудим в понятиях фитоценологии и эволюционной теории сущность явлений, отраженных на рисунке в сугубо абстрактной форме.

Таблица 15

Распределение численности деревьев на пробных площадях в сообществах голосеменных растений по классам плотности

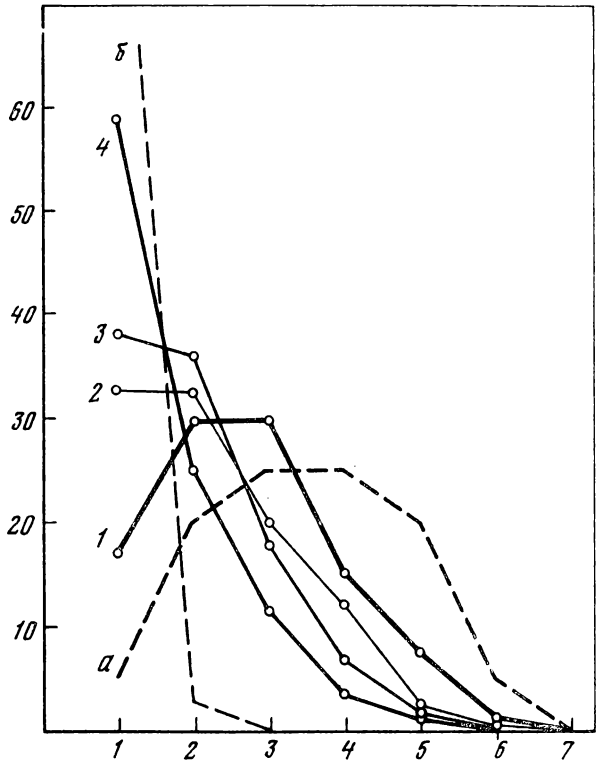
Вид, географический пункт	Класс плотности						Итого	Автор, год издания
	1	2	3	4	5	6		
Criptomeria japonica								Sakai Kan-Ichi et al.,
Япония	44	77	77	39	19	3	259	1970
Picea excelsa								J. Blanckmeister, 1956
ГДР, ФРГ	24	52	74	68	27	5	250	
Там же	32	32	17	3	—	—	84	Он же
"	30	87	51	23	5	—	196	"
Picea excelsa								B. Vinš, 1961
Высокие Татры	87	96	50	18	—	—	251	
Picea excelsa								Л.А. Кайрюкштис, 1959
Литовская ССР	20	32	15	8	—	—	75	
Там же	22	16	13	5	—	—	56	Он же
Picea obovata								В.В. Плотников
Среднее Зауралье	199	99	39	21	—	—	358	
Picea obovata								
Северный Урал	24	22	7	13	—	—	66	Он же
Pinus sylvestris								
Южный Урал	47	60	61	30	18	—	216	"
Pinus sylvestris								
Средний Урал	56	71	65	49	—	—	241	"
Там же	21	45	35	13	16	—	130	"
"	22	35	42	26	6	—	131	"
"	69	83	40	23	10	—	225	"
Pinus sylvestris								
Среднее Зауралье	60	47	24	11	—	—	142	"
Pinus salvestris								Г.Р. Эйтинген,
Подмосковье	112	89	24	2	—	—	227	1962
Там же	81	79	28	6	—	—	194	Он же
"	73	59	20	5	—	—	157	"
"	55	60	13	4	—	—	132	"
"	50	41	10	3	—	—	104	"
"	40	37	9	1	—	—	87	"
"	34	35	10	2	—	—	81	"
"	29	28	6	2	—	—	65	"
"	25	13	2	1	—	—	41	"
Pinus salvestris								Г.Г. Самойлович, 1970
Ленинградская обл.	52	48	12	—	—	—	112	
Там же	47	48	20	4	—	—	119	Он же
Pinus sylvestris								J. Blanckmeister, 1956
ФРГ, ГДР	107	64	14	1	—	—	186	

Таблица 15 (окончание)

Вид, географический пункт	Класс плотности						Итого	Автор, год издания
	1	2	3	4	5	6		
Pinus sylvestris								
Южный Урал	47	39	30	10	—	—	126	Материалы любезно предоставлены Б.А. Мироновым
Там же	81	60	29	4	—	—	174	
"	69	53	19	10	—	—	151	
Pinus sylvestris								
Архангельская обл.	184	192	120	32	7	—	535	В.И. Левин, 1955
Abies nordmanniana								М.В. Герасимов, 1948
Кавказ	121	73	32	7	—	—	233	
Там же	41	78	54	19	3	—	195	Он же
"	47	65	45	6	2	—	165	"
"	50	55	30	15	6	—	156	"
"	46	47	17	—	—	—	110	"
Abies nordmanniana,								"
Кавказ	50	35	6	1	3	—	95	
Abies sibirica								В.В. Плотников
Среднее Зауралье	27	24	20	16	13	—	100	
Larix sibirica								Он же*
Тувинская АССР	718	88	11	—	—	—	817	

* Пробная площадь заложена с помощью проекционной аппаратуры по крупномасштабному аэрофотоснимку древостоя, опубликованному Е.А. Бабинской, А.М. Березиным и И.А. Труновым [1963, рис. 14.].

Каждое из распределений на рис. 38 характеризует меру отклонения наблюдаемого размещения деревьев на пробных площадях от идеально регулярного в сторону случайного и группового. При строго регулярном размещении особей все 100% их численности должны находиться в первом классе плотности. Групповое размещение, напротив, должно сопровождаться повышенной относительной численностью особей в высших или, по крайней мере, в средних классах плотности. Так, распределения *"1"*, и особенно *"а"*, на рис. 38 наиболее соответствуют именно групповому размещению с небольшим числом особей в отдельных группах, тогда как все остальные кривые в целом отражают случайное размещение, но одновременно различаются между собой по степени приближения к типу регулярного размещения. Естественно, что при прочих равных условиях различия в размещении растений в сообществе неизбежно отражаются на



Р и с. 38. Относительное распределение численности деревьев в сообществах голосеменных растений по классам плотности

1 — криптомерия; *2* — ель; *3* — сосна; *4* — пихта и лиственница; *а* — вариант распределения в более отдаленном эволюционном прошлом; *в* — вариант распределения в эволюционном будущем. По оси ординат — относительная численность деревьев (в %); по оси абсцисс — классы плотности

их жизнедеятельности. С другой стороны, тип размещения растений того или иного вида в естественном сообществе детерминирован биологическими свойствами этого вида (разумеется, на фоне однородного субстрата), и в частности светолюбием (теневыносливостью), а также конкурентоспособностью растений или их устойчивостью против неблагоприятных воздействий фактора повышенной плотности.

Предыдущее утверждение далеко не очевидно и более того, на первый взгляд, оно даже явно противоречит сложившимся представлениям о конкуренции. В этой связи достаточно напомнить следующее заявление Сакаи: "Рост растений может зависеть от плотности популяции. Высокая плотность приводит к истощению растений, независимо от генетического состава популяции. Одиночное растение, произрастающее на очень ограниченной, скудно удобренной площади (например, в очень маленьком горшке) будет расти очень плохо, несмотря на то, что оно одно. Можно полагать, что высокая плотность популяции оказывает такое же влияние,

ограничивая площадь и количество питательных веществ, приходящихся на одно растение. В этом случае действие высокой плотности нельзя рассматривать как результат конкуренции" [1964, с. 309]. Заметим, однако, пользуясь аналогией Сакаи и экспериментальными данными разных авторов (в том числе и самого Сакаи, см. табл. 15), что в любой природной популяции даже на самом однородном экологическом фоне некоторые растения произрастают в "очень маленьких горшках", а другие — в "очень больших". Далее, как видно из рис. 38, варьирование размеров "горшков" подчиняется определенным закономерностям и к тому же обладает некоторой видовой или родовой специфичностью. Наконец, размеры и конфигурация каждого "горшка" в природе определяются расположением ближайших соседей каждой особи. Все это позволяет привлечь к анализу размещения растений в сообществах, наряду с прочими, и концепцию конкуренции, и концепцию конкурентоспособности. Именно в этом плане желательно еще и еще раз продумать содержание рис. 38.

Как уже было сказано, наиболее вероятно, что групповой тип размещения особей в сообществах является исходным, т.е. первичным типом горизонтальной структуры растительных сообществ суши. Это значит, что первобытные растения суши, в процессе своего размножения растекаясь по субстрату, были адаптированы именно к повышенной плотности (особенно мхи) и мало приспособлены к условиям разреженного произрастания. Развитие древовидных форм сопровождалось определенной индивидуализацией растений и соответственно резким обострением конкуренции между ними за пространство, но короткая продолжительность жизни, а также преобладание и мощность вегетативного потомства у споровых растений определяли не только групповое сложение господствующих популяций, но и пятнистый характер субстрата, доступного для каких-либо новопоселенцев.

С появлением семенных растений обстановка изменилась, по-видимому, сначала на свежих незаселенных субстратах, недоступных по каким-либо причинам для вегетативного потомства споровых. Здесь семенные растения получили явные преимущества перед зарослями из спор, к тому же первобытные голосеменные, вероятно, неплохо размножались и вегетативным путем (у большинства современных голосеменных функция вегетативного размножения поразительным образом ослаблена).

Судя по описанию сообщества в работе Кан-Ихи Сакаи с сотрудниками [Sakai et. al., 1970], криптомерия японская — один из древнейших видов хвойных растений — прекрасно размножается вегетативным путем, во всяком случае данное 60-летнее сообщество имеет порослевое происхождение и состоит из небольших клонов, отчего и распределение численности особей в нем по классам плотности на рис. 38 отвечает групповому типу размещения. Как видно из всех других распределений на рис. 38, по мере снижения эволюционного возраста рода, размещение особей в сообществах постепенно приближается к случайному, а у лиственницы оно даже значительно ближе к регулярному (см. табл. 15). Все это позволяет предполагать, что рассматриваемая тенденция не случайна, а выработалась в ходе эволюции, по крайней мере в течение последних 150 млн. лет, и является отражением процесса постепенной адаптации голо-

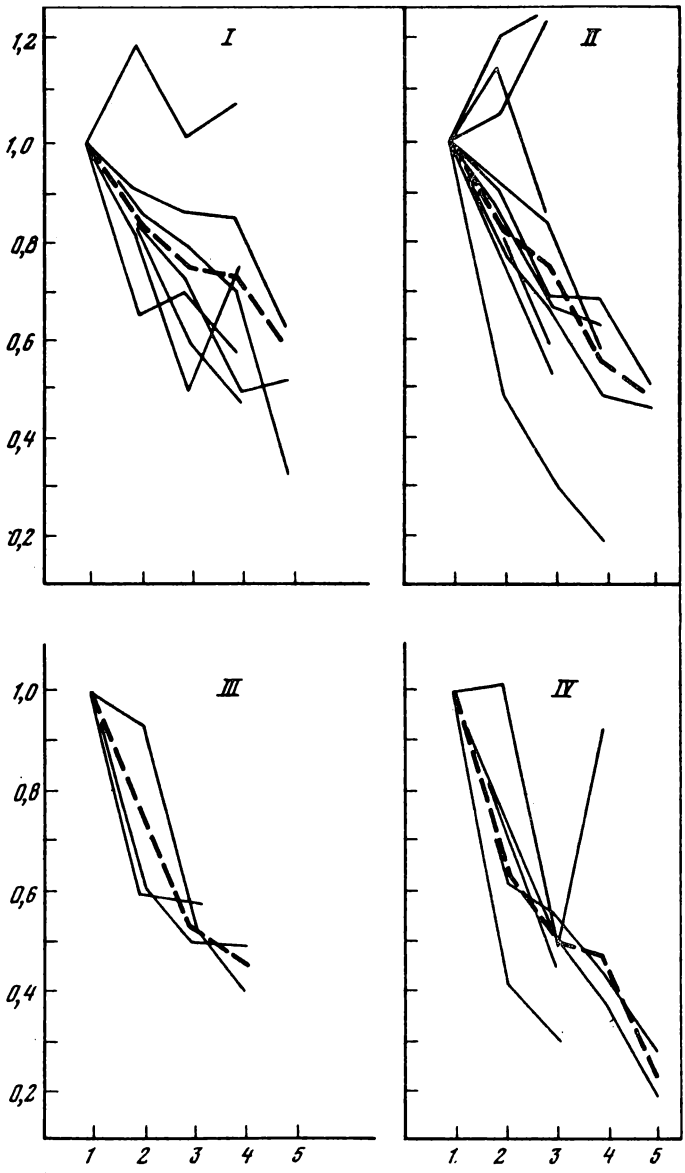
семенных растений к условиям их произрастания в смешанных сообществах. Естественный отбор у них, по-видимому, постепенно "отсекает" фенотипически наиболее пластичные формы, способные мириться с повышенной плотностью, и вырабатывает некоторый "стандарт". "Отсекание" в данном случае следует понимать не в смысле полного исключения, а в смысле "вытеснения" наиболее пластичных форм в экстремальные географические и экологические условия. Если это действительно так, то направление естественного отбора в данном случае совпадает с принципами, которым следует в своей селекционной и лесокультурной практике человек. В целом же хорошо известно, что тенденция к элиминации наиболее пластичных форм и соответствующая этому постепенная стандартизация индивидов рано или поздно приводят к неотвратимой гибели биологическую систему любого таксономического ранга. Наши рассуждения основаны на анализе размещения всего около 7,0 тыс. деревьев, поэтому они могут рассматриваться лишь как сугубо ориентировочные и предположительные. Окончательные выводы по данной проблеме можно будет сделать лишь в том случае, когда объективная оценка типа размещения особей в сообществах войдет в повседневную практику лесоведов и будет ими как-то фиксироваться. Иными словами, необходим массовый материал по характеристике размещения особей в сообществах.

Мы уделили столь большое внимание анализу размещения индивидов в сообществах, поскольку считаем его одной из основополагающих структурных характеристик. В свое время, по инициативе В.Н. Сукачева [1925], В.Б. Сочава [1926а, б] одним из первых начал широкие исследования влияния густоты экспериментальных сообществ на рост и развитие травянистых растений. В работе Дж. Харпера [1964] дана своего рода сводка основных результатов подобных исследований. Перед нами сейчас стоит более сложная задача кратко продемонстрировать влияние неоднородности плотности внутри одного и того же сообщества на рост и развитие древесных растений в естественных условиях.

Как было сказано, опубликованные разными авторами планы пробных площадей, помимо собственно размещения особей, обычно содержат и какие-то элементы индивидуальной характеристики каждой особи (мы уж не говорим в этом смысле о собственных пробных площадях, на которых наблюдалось наибольшее число признаков особей). Чаще всего на таких планах показаны проекции крон деревьев. Благодаря интересам лесного измерительного дешифрирования аэрофотоснимков хорошо изучена связь между диаметрами крон и диаметрами соответствующих стволов деревьев [Березин, Трунов, 1957; Spurr, 1960; Березин, Трунов, Харин, 1963]. Эта связь обычно выражается линейным уравнением:

$$d = aD_K + b,$$

где d — диаметр ствола на высоте груди (1,3 м); D_K — диаметр кроны по ее максимальному сечению; a и b — постоянные члены уравнения, определяемые в различных лесорастительных условиях эмпирическим путем. Таким образом, представления о размерах крон деревьев на практике дают основания для суждения о размерах стволов и соответственно о запасах стволовой древесины. Для нас же не составило особых затруднений



Р и с. 39. Зависимость площадей проекций крон деревьев от плотности в точке
I — ель; *II* — сосна; *III* — пихта; *IV* — лиственница. По оси ординат — относительная площадь проекции кроны; по оси абсцисс — классы плотности. Тонкими сплошными линиями обозначены данные конкретных проблем площадей, пунктиром показаны средние величины

Таблица 16

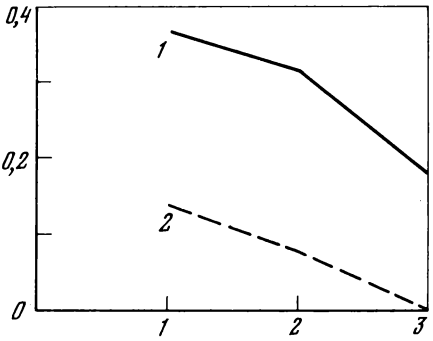
Изменчивость площадей проекций крон деревьев в разных классах плотности на пробных площадях Г.Г. Самойловича

Признак	Класс плотности				Итого
	1	2	3	4	
			Пробная площадь № 1		
Численность особей	52	48	12	–	112
Средняя площадь проекции кроны, $м^2$	7,4±0,4	6,0±0,5	5,1±0,8	–	
Сумма площадей проекций крон, $м^2$	384,8	288,0	61,2	–	734,0
			Пробная площадь № 2		
Численность особей	47	48	20	4	119
Средняя площадь проекции кроны, $м^2$	14,5±0,9	12,2±0,7	9,5±0,8	9,0±1,8	
Сумма площадей проекций крон, $м^2$	681,5	585,6	190,0	36,0	1493,1

вычислить по планам пробных площадей средние размеры проекций крон в разрезе отдельных групп деревьев, принадлежащих к разным классам плотности. Напомним, что в нашем распоряжении преобладают материалы, характеризующие сообщества со случайным размещением особей.

На рис. 39 показана связь площадей проекций крон деревьев с классами плотности для сообществ ели, сосны, пихты и лиственницы в разрезе отдельных пробных площадей, перечисленных в табл. 15. Анализ кривых на рис. 39 не оставляет сомнения в том, что площади проекций крон деревьев совершенно определенным образом зависят от неоднородности плотности в пределах сообщества: чем выше класс плотности, тем меньше размеры крон деревьев.

Разнообразные и общеизвестные корреляции между отдельными морфометрическими, морфологическими, анатомическими и физиологическими свойствами деревьев практически избавляют нас от необходимости приводить здесь имеющиеся в нашем распоряжении многочисленные экспериментальные данные, подтверждающие закономерности, отраженные на рис. 39. Совершенно очевидно, что размеры ежегодного прироста деревьев по отдельным линейным параметрам, объемы стволов, семеношение,



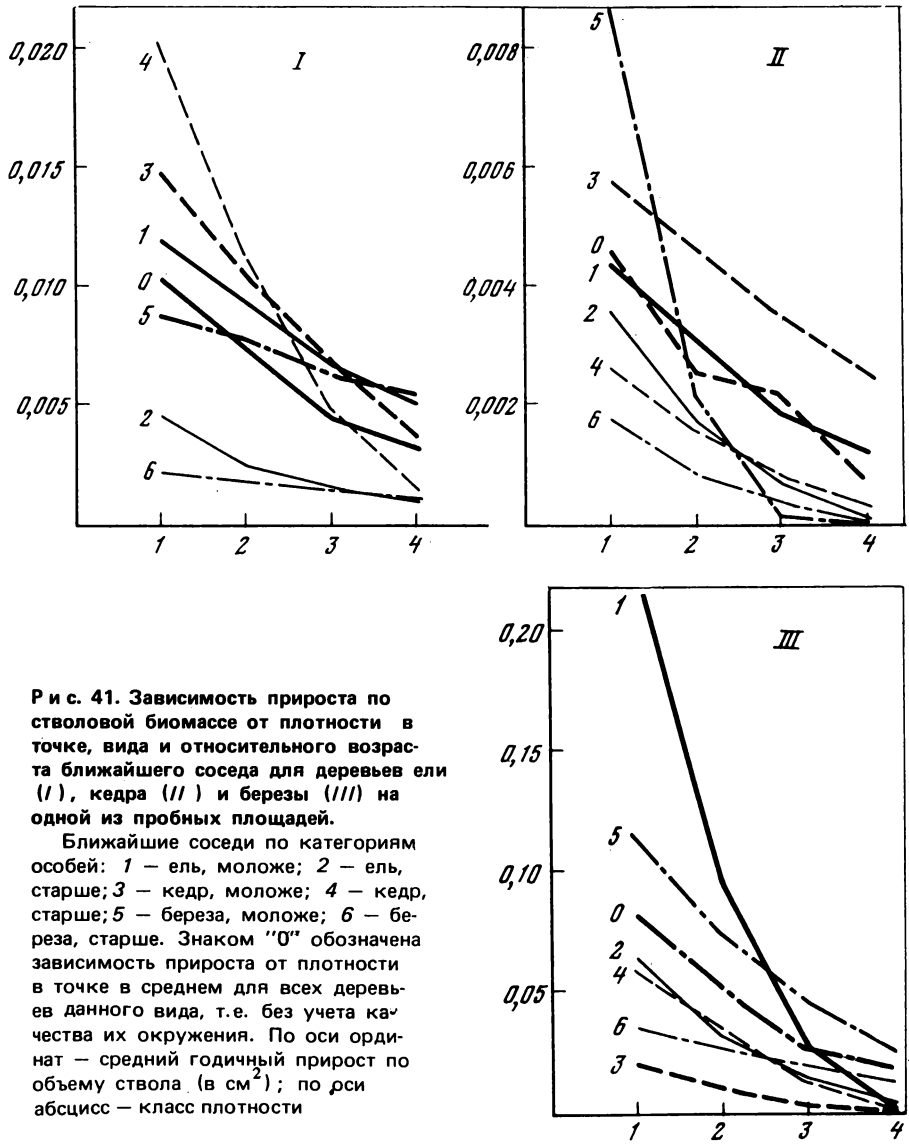
Р и с. 40. Связь с плотностью радиального прироста проекций крон деревьев сосны

1 — прирост по направлению к свободному пространству; *2* — прирост по направлению к ближайшему соседу. По оси ординат — радиальный пророст проекции кроны (в м); по оси абцисс — классы плотности

размеры корневых систем, объемы хвои и ветвей, качества древесины и многие другие характеристики особей в сообществе, исходя из тенденций, отраженных на рис. 39, при всех прочих равных условиях зависят от взаимного размещения особей.

На рис. 39 в форме кривых, выделенных жирным пунктиром, отражена средняя для данного рода изменчивость признака в зависимости от класса плотности, вычисленная в среднем для всех пробных площадей. Значение этой зависимости в жизни древостоев можно проиллюстрировать на примере пробных площадей Г.Г. Самойловича [1970]. Указанные пробные площади заложены в чистых сосновых естественных древостоях III—IV классов бонитета с возрастом 90 лет. Эти два древостоя различаются лишь по густоте и сомкнутости полога: в одном из них сомкнутость полога — 0,47, а в другом — 0,25, т.е. почти вдвое меньше. В табл. 16 показаны средние площади проекций крон деревьев в пределах отдельных классов плотности для этих проб. Если бы деревья на рассматриваемых пробных площадях размещались не случайно, а регулярно, то все они принадлежали бы к первому классу плотности и имели бы соответствующие размеры проекций крон. Тогда на первой пробе сумма площадей проекций крон была бы равна 829 м^2 по сравнению с 734 м^2, а на второй пробе — 1726 м^2 по сравнению с 1493 м^2. И все эти различия должны быть целиком отнесены за счет эффекта неоднородности плотности.

В работе Л. Муйсте [Muiste, 1963] исследовалось влияние рубок ухода различной интенсивности на состояние чистого сосняка, созданного способом посева в площадки в 1895 г. По планам пробных площадей, опубликованным в этой работе, имеется возможность оценить связь радиального прироста проекций крон деревьев за период с 1949 по 1963 г. одновременно с фактором неоднородности плотности и с фактором, который можно назвать "эффектом ближайшего соседа". На рис. 40 показаны результаты такой оценки. Для этого данные четырех вариантов опыта объединены и для каждого дерева по плану участка измерен радиальный прирост проекции кроны по направлению к ближайшему соседу, а также по направлению к наиболее свободному от крон ближайших деревьев пространству. Как видно из рис. 40, процесс формирования крон находится под контролем не только неоднородности плотности, но и взаимного расположения деревьев на фоне этой неоднородности. Таким образом, все



Р и с. 41. Зависимость прироста по стволовой биомассе от плотности в точке, вида и относительного возраста ближайшего соседа для деревьев ели (*I*), кедра (*II*) и березы (*III*) на одной из пробных площадей.

Ближайшие соседи по категориям особей: *1* — ель, моложе; *2* — ель, старше; *3* — кедр, моложе; *4* — кедр, старше; *5* — береза, моложе; *6* — береза, старше. Знаком "0" обозначена зависимость прироста от плотности в точке в среднем для всех деревьев данного вида, т.е. без учета качества их окружения. По оси ординат — средний годичный прирост по объему ствола (в $см^2$); по оси абсцисс — класс плотности

эти эффекты в принципе всегда можно не только измерить, но и предсказать исходя из общих закономерностей совместной жизнедеятельности растений в сообществах.

Возвращаясь к рис. 39, следует отметить еще одно, весьма любопытное обстоятельство, а именно возрастание чувствительности к фактору неоднородности плотности (см. наклон пунктирных кривых) в ряду: ель — сосна — пихта — лиственница. Эта тенденция в принципе прекрасно согласуется с общими положениями, высказанными при обсуждении рис. 38.

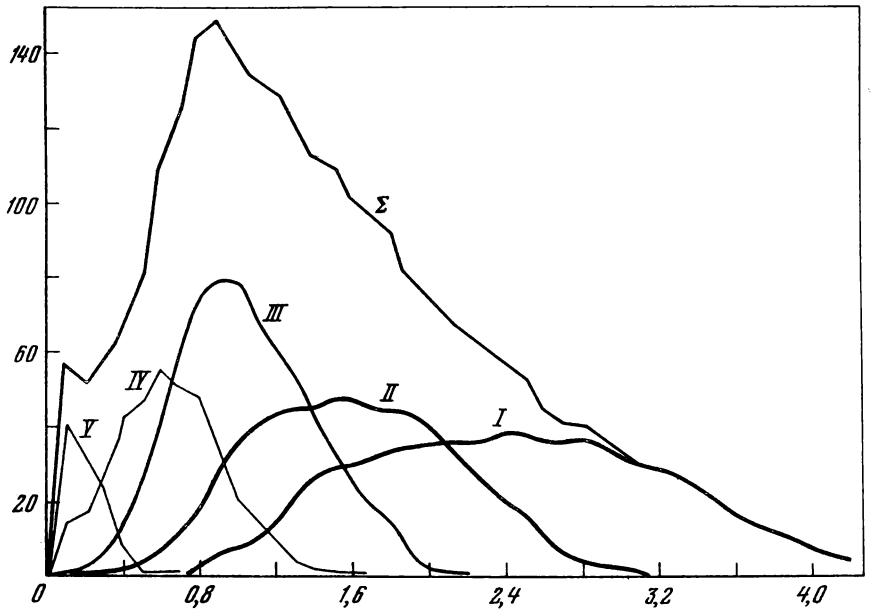
Сообщества голосеменных растений сложены формами организмов, уступающих по своему долголетию, пожалуй, только накипным лишайникам. Естественно, что в жизни многолетнего древесного растения, помимо плотности его окружения, громадное значение приобретают и многие качества особей, слагающих это окружение, а способ их смешения (чередования в пространстве) становится одной из важнейших характеристик сообщества. Чтобы не оставлять сомнений в перспективах дальнейшего развития исследований в рассматриваемом направлении, на рис. 41 показана зависимость роста деревьев одновременно от плотности в точке, а также от вида и возраста ближайшего соседа для древостоя на одной из наших пробных площадей [Плотников, 1974]. Как видно из этих графиков, индивидуальная морфометрическая изменчивость деревьев при таком анализе получает почти исчерпывающее объяснение.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ

Исследования вертикальной структуры древостоев сопряжены с большими трудностями, и в нашем распоряжении по этому вопросу имеются лишь более чем скромные фактические данные.

Вертикальная структура древесного полога как фотосинтезирующей системы подробно разбирается в книге В.А. Алексеева на примере ельников. В частности, он приходит к важному практическому выводу, что "... оценка продукционного значения различных по высоте групп деревьев древостоя может быть сделана без непосредственного измерения фотосинтеза, на основе одного лишь распределения веса хвои или листьев" [1975, с. 188]. Нас интересует главным образом самый неясный момент в общих представлениях, а именно влияние вертикальной структуры сообщества на рост слагающих его индивидов. Для того чтобы приблизиться к пониманию этого явления, рассмотрим следующие экспериментальные данные.

На одной из пробных площадей еще в процессе полевых наблюдений все деревья визуально были подразделены на пять категорий роста, приближенно соответствующих классам Крафта. Деревья сосны I—IV категорий принадлежали к одному поколению, т.е. представлены одним элементом леса (средний возраст деревьев 23 года). К I категории были отнесены самы мощные "господствующие" деревья. Ко II категории — деревья "согосподствующие", т.е. несколько уступающие первым по размерам и развитию, но также доминирующие в древесном пологе. В III категорию выделены деревья, средние по всем параметрам, в IV — деревья, явно отстающие в росте. К V категории отнесены угнетенные растения, принадлежащие к более молодой генерации (средний возраст 8 лет). На рис. 42 в форме распределения коэффициентов заполнения пространства кронами деревьев показана вертикальная структура данного древостоя в разрезе выделенных категорий деревьев. Как видно из этого рисунка, деревья каждой категории занимают вполне определенное положение в общем древесном пологе, так что совокупность деревьев любой из этих категорий можно условно назвать подъярусом и охарактеризовать соот-



Р и с. 42. Распределение коэффициентов заполнения пространства живыми кронами суммарное (Σ) и отдельно по —V категориям деревьев сосны на одной из пробных площадей

По оси ординат — коэффициент заполнения (экз.); по оси абсцисс — высота над уровнем почвы (в м)

ветствующими статистическими параметрами. Для нас основная задача в данном случае состояла в том, чтобы выяснить значение положения индивидов в пространственной (вертикальной и горизонтальной) структуре сообщества для их роста и развития. Одновременно решалась и задача выяснения характера взаимодействия между подъярусами данного одновидового древостоя.

При анализе материалов, помимо принадлежности каждого дерева к соответствующей категории роста и соответствующему классу плотности, в характеристику каждого дерева была поставлена еще и категория роста его ближайшего соседа. В табл. 17 показана связь среднегодичного (по последним пяти годам) прироста деревьев по стволовой биомассе с плотностью и качеством соседства в разрезе выделенных категорий роста (подъярусов). Прирост по стволовой биомассе вычислен через прирост по высоте и диаметру, предварительно выравненные в связи с классами плотности графически, и выражен в условных единицах ($см^3 \cdot 10^5$). Анализ данных табл. 17 с учетом того, что принадлежность деревьев к определенной категории роста одновременно обозначает и принадлежность их к соответствующей части яруса (подъярусу) древостоя, располагает к следующим выводам.

1. Как и следовало ожидать, внутри яруса "сверху—вниз" все более усиливается угнетающее давление — "пресс", так сказать, вышележащих подъ-

Таблица 17

Зависимость среднего годичного прироста ствола по объему от плотности и категории роста ближайшего соседа в естественном сосняке ($см^3 \cdot 10^5$)

Категория роста деревьев	Категория роста ближайшего соседа	Класс плотности			
		1	2	3	4
I	I	178 035	133 336	96 400	67 286
	II–V	227 480	198 744	172 471	148 016
II	I	15 667	23 932	33 876	45 466
	II	36 290	38 024	38 391	37 201
	III–V	14 216	25 128	40 122	60 608
III	I–II	7 434	5 813	4 254	2 994
	III	10 781	6 703	3 653	1 866
	IV–V	12 006	11 000	9 953	9 056
IV	I–III	671	635	593	544
	IV	507	706	905	1 320
	V	1 910	3 724	6 358	9 951
V	I–IV	130	136	128	132
	V	291	179	97	45

ярусов. Прирост деревьев от высших подъярусов к низшим во всех классах плотности закономерно снижается.

2. Растения разных подъярусов на фактор плотности реагируют по-разному. Здесь наблюдается некоторая "периодичность": деревья I, III и V категорий с увеличением плотности прирост снижают, а деревья II и IV категорий — увеличивают. Объяснить эту тенденцию без дополнительных исследований мы не в состоянии. Остается довольствоваться самым грубым предположением, что в пределах даже одного яруса (и одного элемента леса) деревья разных категорий роста существенно различаются по своим физиологическим потребностям. Иного объяснения мы пока не видим.

3. Во всех подъярусах в той или иной мере прослеживается одна характерная тенденция: деревья данного подъяруса растут несколько хуже, когда их ближайшими соседями являются деревья того же подъяруса, т.е. той же функциональной и морфологической категории. Замечательно, что эта тенденция просматривается даже на фоне "пресса", накладываемого высшими подъярусами на низшие. Отсюда может быть сделан только один вывод: конкурентные взаимодействия гораздо острее проявляются между растениями из разных ярусов. Отношения между растениями разных ярусов, хотя они, может быть, и более значимы для жизни сообщества в целом, относятся к явлениям более высокого порядка, чем собственно конкуренция. В данном случае хорошо подтверждается общебиологическая концепция, что наиболее остро конкуренция проявляется в среде равных во всех отношениях организмов.

Возвращаясь к специфике вертикальной структуры сообществ именно голосеменных растений, следует прежде всего заметить, что представите-

ли этого отдела дальше всех других растений продвинулись в части освоения надземного пространства. Можно полагать, что практикуемый в последние годы анализ вертикально-фракционного распределения фитомассы лесных сообществ (Уткин, Бязров, Дылис, Солнцева, 1969; Смирнов, 1971), по мере накопления фактических данных, позволит сделать кардинальные обобщения даже эволюционного порядка в этом вопросе. В частности, можно будет четко определить, в чем состоят принципиальные различия в структуре сообществ голосеменных и покрытосеменных растений. В настоящее время данных для такого сравнения недостаточно.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОСОБЕЙ В СООБЩЕСТВАХ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Как видно из предыдущих разделов, приблизившись к вопросам структуры сообществ голосеменных растений, мы вынуждены, с одной стороны, уклониться от хронологической последовательности, а с другой — вдаваться во все более тонкие детали при изложении материала. Общая картина от этого в чем-то, безусловно, пострадает, но остается убеждение, что принцип актуализма оправдает себя и здесь. Иными словами, изощренные исследования современной растительности неуклонно расширяют наши представления и о вымерших типах растений. По замечанию Ю. Одума, "в основе палеоэкологии, так же как и палеонтологии, лежит допущение, что "законы природы" в прошлом были такими же, как сейчас, и что организмы прошлого и настоящего, имеющие сходный тип организации, должны быть сходны также по характеру поведения и по экологическим признакам" [1975, с. 206]. Естественно, что, вторгаясь в обширную область представлений о структуре сообществ современных растений, мы вынуждены ограничиваться анализом наиболее сложных и "актуальных" моментов. К числу последних как раз и относится динамика численности особей в сообществах древесных растений.

К сожалению, возрастная динамика численности растений в сообществе трактуется зачастую весьма односторонне, а именно как "самоизреживание" [Эйтинген, 1944; Хильми, 1955]. Достаточно заглянуть в любые таблицы хода роста древостоев, чтобы убедиться, что в лесной таксации, например, признается практически только один тип возрастной динамики численности — динамика, основанная на убыли особей. Между тем возрастная динамика сообщества может сопровождаться и увеличением численности особей. В предыдущих разделах и главах нами показано влияние взаимного расположения индивидов в сообществах на их рост. На этом фоне представляется вполне очевидным, что всякие изменения в расположении индивидов, связанные с динамикой их численности, также отражаются на их росте и развитии. Эффекты подобного рода принадлежат к числу совершенно неизведанных областей, хотя в лесоводстве, например, они имеют громадное практическое значение. Большой интерес представляют они и с теоретической точки зрения.

В естественных условиях после рубки или какого-нибудь иного нарушения, а также в ходе зарастания новообразующихся субстратов процесс

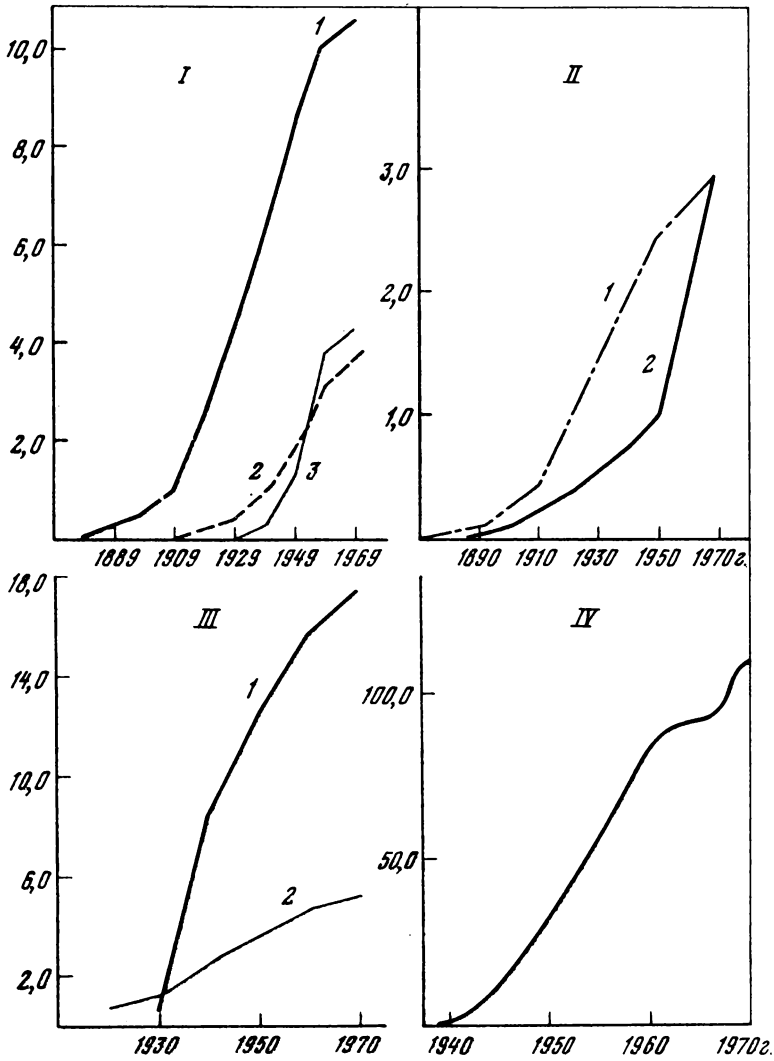
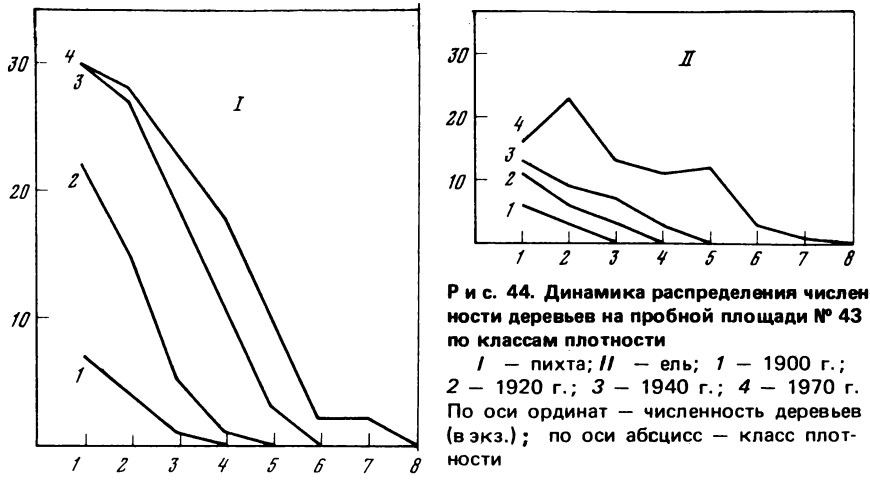


Рис. 43. Динамика численности деревьев

I — пробная площадь № 42; *1* — ель; *2* — кедр; *3* — береза; *II* — пробная площадь № 43; *1* — пихта; *2* — ель; *III* — пробная площадь № 44; *1* — сосна; *2* — береза; *IV* — пробная площадь № 45, сосна. По оси ординат — численность деревьев (в тыс. экз/га); по оси абсцисс — календарные годы

лесообразования очень часто бывает растянут во времени и сопровождается постепенным и непрерывным приращением численности особей. На рис. 43 показаны примеры такой динамики для нескольких имеющихся в нашем распоряжении пробных площадей.

Увеличение численности особей в древостое сопровождается перераспределением их по классам плотности. Самым существенным обстоятельством



Р и с. 44. Динамика распределения численности деревьев на пробной площади № 43 по классам плотности

I — пихта; *II* — ель; *1* — 1900 г.; *2* — 1920 г.; *3* — 1940 г.; *4* — 1970 г. По оси ординат — численность деревьев (в экз.); по оси абсцисс — класс плотности

в этом процессе является то, что число деревьев в том или ином классе плотности увеличивается к моменту очередного наблюдения не только за счет абсолютного приращения численности новых особей, но и за счет перехода части деревьев в интервале между наблюдениями из одного класса плотности в другой. Даже одновозрастные деревья,сгруппировавшиеся к определенному моменту в каком-то классе плотности, гетерогенны по признаку перехода их из класса в класс в период, предшествовавший последнему наблюдению. На рис. 44 для одной из пробных площадей показана динамика распределения численности деревьев по классам плотности с 1900 по 1970 г. Распределение получено по результатам сплошной рубки древостоя и определения возраста (на пне) для каждого дерева. Размещение особей было предварительно закартировано. Классы плотности определялись исходя из численности особей в момент наблюдения, т.е. в 1970 г. Естественно, что численность особей, которые, возможно, появлялись к моменту наблюдения, в распределении никак не отражена.

Если рассмотреть детально судьбу любого конкретного дерева на данной пробной площади, то можно установить, что его окружение в ходе времени неоднократно менялось. Иными словами, с появлением вблизи от него новых, более молодых особей менялся класс плотности для этого дерева. Зная возрасты деревьев и их взаимное расположение, для каждого дерева нетрудно восстановить, так сказать, его "путь развития", т.е. порядок перехода его из класса плотности в класс в связи с динамикой его окружения (Плотников, 1973). На рис. 45 для рассматриваемой пробной площади показана динамика численности особей и способы или варианты перехода их по плотности из класса в класс в разрезе 20—30-летних интервалов. На этой диаграмме хорошо видно, что судьбы отдельных растений в данном сообществе чрезвычайно разнообразны. В этом смысле существенно различаются между собой даже деревья одинакового возраста: одно, например, может всю жизнь оставаться в первом классе плотности, а другое — совершить несколько переходов из класса в класс, т.е. оказаться в конце концов в "довольно-таки стесненном состоянии". Новые рас-

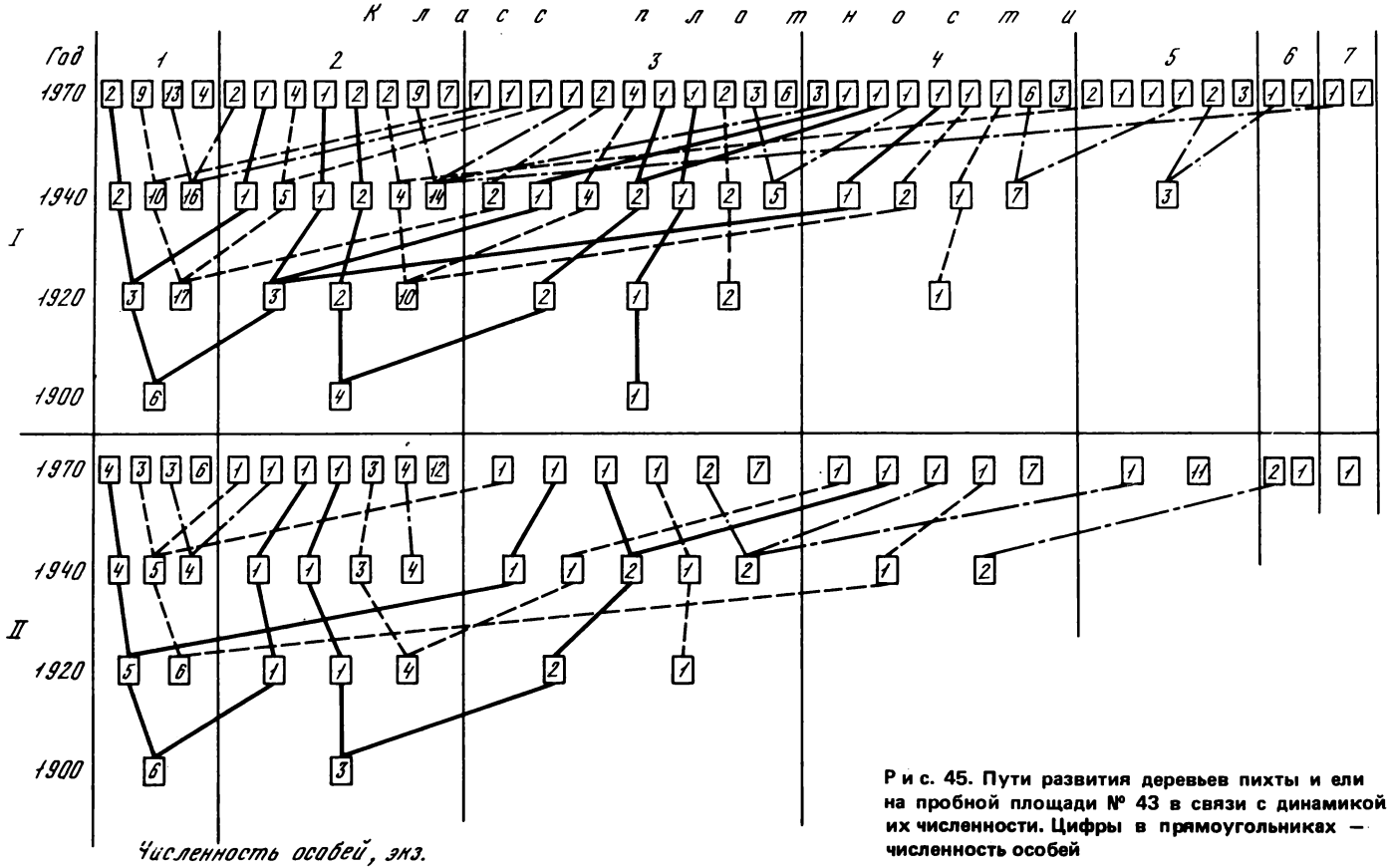


Рис. 45. Пути развития деревьев пихты и ели на пробной площади № 43 в связи с динамикой их численности. Цифры в прямоугольниках — численность особей

тения, в свою очередь, могут появиться либо вблизи от существующих (во втором и больших классах плотности), либо на некотором удалении от них, т.е. в первом классе плотности. Во всем этом "хитросплетении" путей развития совершенно теряется привычное представление о древостое как о совокупности особей, для которых можно традиционными способами строить какой-то единый "ход роста". Здесь трудно выделить действительно средний или основной вариант развития, да и надо ли? В то же время уместно ожидать, что при прочих равных условиях рост каждого дерева как-то зависит от динамики его окружения.

Как видно из рис. 45, из шести экземпляров пихты, появившихся в данном сообществе до 1900 г. в первом классе плотности, два остались в нем до 1970 г., два в разные годы перешли во второй класс и два — в четвертый. В табл. 18 показаны некоторые характеристики этих деревьев.

Данные табл. 18 демонстрируют весьма неожиданное обстоятельство. На фоне общей тенденции — известного снижения морфометрических показателей индивидов с повышением плотности — деревья, перешедшие из первого класса плотности во второй, растут значительно лучше деревьев, остающихся в первом классе, но хуже деревьев, перешедших из первого класса плотности в четвертый (!). Объяснение в данном случае может быть только одно: деревья, появившиеся позже, каким-то образом стимулируют рост самых первых деревьев. Здесь проявляется своего рода разделение функций между отдельными возрастными категориями деревьев в сообществе.

В табл. 19 показаны средние характеристики деревьев, появившихся в данном сообществе в интервале между 1900 и 1920 гг. в первом классе плотности, но в дальнейшем развивавшихся разными путями. Эти в целом более молодые деревья следуют в своем развитии основному правилу: чем выше плотность, тем хуже рост.

Можно было бы продолжить анализ морфометрической изменчивости растений в данном сообществе в этом новом динамическом аспекте, т.е. выделить варианты путей развития с учетом видовой принадлежности и возраста ближайших соседей каждого индивида. Естественно, что при этом спектр изменчивости признаков особей внутри выделенных категорий будет как-то сужаться, а различия между особями будут получать все более глубокие объяснения. За рамками исследования в конце концов останется только генотипическая изменчивость. Следует подчеркнуть, что до недавних пор лесоведы не знали, как подступиться к анализу явлений рассматриваемого порядка. Предлагаемые материалы являются, по существу, лишь иллюстрацией к изложению метода, однако и они уже позволяют сделать некоторые предварительные выводы. В частности, можно заметить следующее: динамика, основанная на увеличении численности особей в сообществе, сопровождается вполне предсказуемыми изменениями тенденций в росте и развитии отдельных категорий индивидов и усложнением функциональной организации древостоя: случайный факт поселения новой особи либо угнетает, либо стимулирует рост ее ближайших соседей; в процессе увеличения численности особей происходит перегруппировка деревьев по классам плотности, что, при прочих равных условиях, влияет на тем-

Таблица 18

Характеристика деревьев пихты на пробной площади № 43, появившихся до 1900 г.

Путь развития деревьев	Признаки деревьев				
	Высота, м	Диаметр на шейке корня, см	Прирост по диаметру на шейке корня за последние 5 лет, мм	Прирост по диаметру на середине ствола за последние 5 лет, мм	Средний годичный прирост по высоте за последние 5 лет, см
1—1—1—1	2,3	5,2	6,0	7,6	9,8
1—.....—2	6,4	7,8	9,0	17,3	29,1
1—..... —4	7,8	10,4	24,0	25,9	38,4

Таблица 19

Характеристика деревьев пихты на пробной площади № 43, появившихся в интервале между 1900 и 1920 гг.

Путь развития деревьев	Признаки деревьев				
	Высота, м	Диаметр на шейке корня, см	Прирост по диаметру на шейке корня за последние 5 лет, мм	Прирост по диаметру на середине ствола за последние 5 лет, мм	Средний годичный прирост по высоте за последние 5 лет, см
1—1—1	4,7	6,6	10,0	13,6	21,4
1— ... —2	3,0	4,6	4,4	10,2	13,4
1— ... —3	2,4	4,6	6,2	6,8	10,1

Примечание. Как и в предыдущей таблице, схема 1—1—1 обозначает, что деревья данной категории всю жизнь оставались в первом классе плотности, а около деревьев других категорий в разные годы появилось соответственно от 1 до 3 более молодых соседей.

пы их роста; определенные преимущества получают особи, заселившие субстрат первыми; регулирование плотности и размещения особей (путем изъятия части из них) является надежным средством повышения продуктивности лесных сообществ; лесоводственный эффект подобных мероприятий может быть предсказан на основании разовых наблюдений, организованных по методике, изложенной выше.

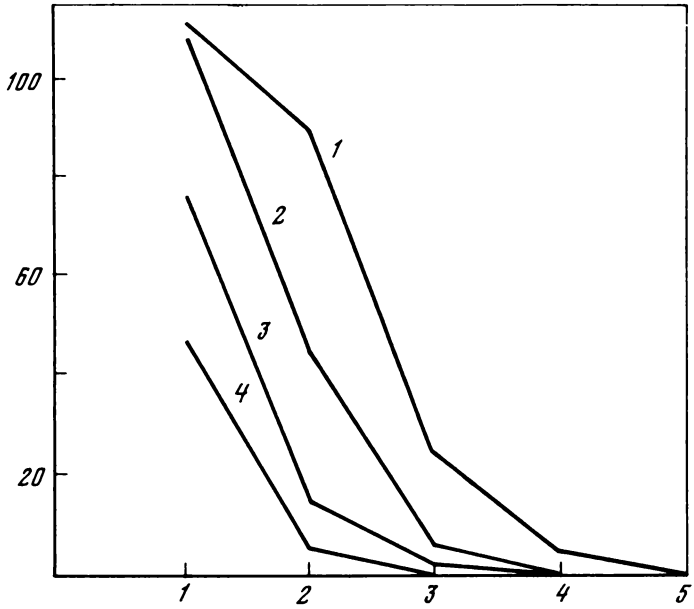
В экстремальных экологических условиях, а также под распадающимся постепенно пологом спелого разновозрастного древостоя момент "насыщения" численности особей и резкого перелома тенденции в ее динамике, по-видимому, почти никогда не наступает. При кратковременной (разовой) вспышке возобновления в благоприятных экологических условиях такой момент, напротив, наступает очень быстро, так что, судя по известным таблицам хода роста, уже в 20-летних ге-

нерациях древесных растений обычно преобладает процесс убыли особей.

От погибших в разные годы деревьев в сообществе очень скоро не остается никаких следов, поэтому восстановить ход самоизреживания древостоев за достаточно продолжительный отрезок времени бывает практически невозможно. В этой связи особую ценность представляют материалы постоянных пробных площадей, заложенных М.К. Турским в конце прошлого века в Подмосковье. На этих площадях несколькими поколениями лесоведов были проделаны систематические наблюдения, так что динамика численности особей и их характеристик находилась под контролем. Результаты серий таких наблюдений опубликованы в книгах Г.Р. Эйтингена [1959, 1962] и В.Г. Нестерова [1961], а также в сводке "Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862–1962 годы" [1964]. Востользуемся для своих целей материалами одной из таких площадей в естественном одновозрастном сосняке, где наблюдения были сделаны для древостоя в возрасте 43, 48, 57, 64, 70, 76, 80, 94 и 100 лет.

На рис. 46 показана динамика распределения численности деревьев по классам плотности на рассматриваемой пробной площади. Для упрощения анализа плотность в разных возрастах определялась при постоянном "*R*", соответствующем возрасту 43 года. Как видно из этого рисунка, тип размещения деревьев в процессе их убыли не менялся, т.е. размещение оставалось случайным. Не вдаваясь в детали, упомянутые при анализе роста деревьев на фоне увеличения их численности, отметим лишь, что здесь соблюдается тот же принцип, т.е. рост особей существенным образом зависит от того, в какой момент их жизни произошел отпад их ближайших соседей. В частности, на рис. 47 показан ход роста по диаметру наиболее представительных по численности деревьев, с одной стороны, перешедших в разные годы из второго класса плотности в первый, а с другой – находившихся все время в первом классе плотности. Как видно из этих графиков, наилучшим ростом здесь отличаются не просто деревья, которые всю жизнь произрастали в первом классе плотности, а в первую очередь деревья, перешедшие в первый класс плотности в связи с постепенной убылью их ближайших соседей. Таким образом, подтверждается принцип, что в динамике численности особей в сообществе есть некоторый оптимум, в русле которого наиболее полно реализуются потенциальные способности отдельных индивидов, а стало быть, и сообщества в целом.

И.В. Семечкин [1970] объясняет дифференциацию деревьев одного поколения "разновременностью" их появления в пространстве сообщества, но Г.Е. Комин [1970] показал высокую индивидуальность уцелевших к моменту наблюдения деревьев в ходе их роста по годам для абсолютно одновозрастного древостоя. Наши результаты позволяют объяснить эту индивидуальность разновременностью убыли деревьев. Таким образом, вывод Н.В. Третьякова о том, что "... даже смерть отдельных членов насаждения не прекращает совершенно их влияния на жизнь сообщества, пока они в виде "сушняка" находятся



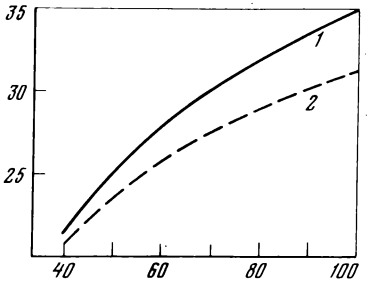
Р и с. 46. Динамика распределения численности деревьев на пробной площади М. К. Турского по классам плотности

1 — 43 года; *2* — 64 года; *3* — 80 лет, *4* — 100 лет. По оси ординат — численность деревьев (в экз.); по оси абсцисс — класс плотности

в нем" [1927, с. 49], может быть принят и без сделанной в нем оговорки.

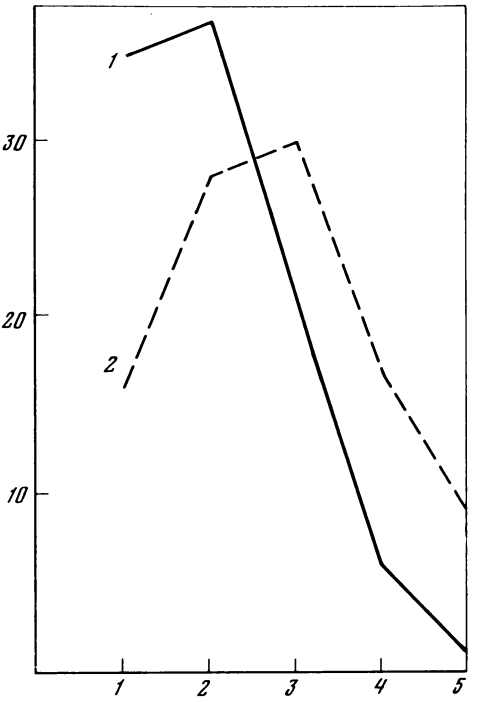
В работе В. И. Левина [1955] в естественном смешанном сосняке закартированы не только живые, но и засохшие и даже упавшие деревья. На рис. 48 показаны вычисленные нами распределения живых и мертвых деревьев на данной площади по классам плотности, из которых видно, что в рассматриваемом древостое выпадают главным образом особи, произрастающие при наибольшей плотности. По-видимому, при случайном размещении особей это и есть наиболее распространенная тенденция в развитии древостоев.

В табл. 20 проделан рекуррентный расчет теоретически возможного числа путей развития индивидов (способов перехода их из одного класса плотности в другой) для совокупности особей, динамика которой связана с непрерывным отпадом отдельных организмов. Прежде всего следует заметить, что, как и любое рекуррентное построение, данную таблицу можно бесконечно продолжить по вертикали и горизонтали исходя из принципов, усматриваемых при анализе первых строк и колонок цифр. Смысл этой таблицы состоит в том, что, например, деревья, бывшие в момент первого наблюдения в пятом классе плотности, к моменту второго наблюдения могут распределиться шестью возможными способами: часть деревьев в связи с изреживанием может перейти сразу в первый класс, часть — во второй, часть — в третий и т.д., а



Р и с. 47. Ход роста по диаметру

1 — деревьев, перешедших в разные годы из второго класса плотности в первый; *2* — деревьев, находившихся всю жизнь в первом классе. По оси ординат — диаметр ствола на высоте груди (в см); по оси абсцисс — возраст деревьев (лет)



Р и с. 48. Распределение численности деревьев по классам плотности на пробной площади В. И. Левина [1955]

1 — живые деревья; *2* — мертвые деревья. По оси ординат — относительная численность деревьев (в %); по оси абсцисс — класс плотности

часть деревьев в интервале между первым и вторым наблюдениями может просто отмереть, благодаря чему и возможна передвижка особей из одного класса плотности в другой. К моменту же шестого наблюдения деревья, бывшие в момент первого наблюдения в пятом классе плотности, могут перераспределиться по классам плотности уже 196 способами, в число которых входят и 70 вариантов их отпада в разных классах плотности и в разных возрастах. За вычетом последних, т. е. вариантов, кончающихся отпадом, остается еще 126 возможных путей развития для деревьев, первоначально находившихся в пятом классе плотности. Аналогичные рассуждения справедливы и для деревьев других классов плотности.

На практике за счет неравномерности отпада деревьев в разных классах плотности (рис. 48), а главным образом потому, что численность особей на пробной площади или в популяции конечна, реализуются далеко не все теоретически возможные пути развития, но число реализованных путей, как видно из приведенных примеров (см. рис. 45), весьма велико. При более детальном анализе оно может быть сколь угодно велико. Например, мы зафиксировали, что группа деревьев за десятилетний период перешла из четвертого класса плотности в первый. Но ведь вполне вероятно, да так оно и есть на самом деле, что часть деревьев из этой группы "внутри" десятилетнего периода побывала и а третьем и во втором классах плотности, прежде чем оказаться в первом, и если организовать наблюдения через двухлетние интервалы, то

Таблица 20

Рекуррентный расчет теоретически возможного числа путей развития особей в сообществе, в зависимости от начального распределения их по классам плотности и повторности наблюдений этого распределения, на фоне самоизреживания популяции

Интервал между наблюдениями	Класс плотности				
	1	2	3	4	5
1 и 2-м	2*/1	3/1	4/1	5/1	6/1
2 и 3-м	2/1	5/2	9/3	14/4	20/5
3 и 4-м	2/1	7/3	16/6	30/10	50/15
4 и 5-м	2/1	9/4	25/10	55/20	105/35
5 и 6-м	2/1	11/5	36/15	91/35	196/70

*В числителе — число вариантов развития, в знаменателе — число вариантов, кончающихся отпадом, т.е. обрывающихся.

внутри десятилетнего цикла можно установить множество других передвижек. Отпад деревьев в древостое происходит по своим законам, но выпадение, например, всего одного дерева шестого класса плотности означает передвижку из класса в класс уже пяти ближайших соседей. Выпадение нескольких деревьев при их случайном размещении приводит к лавине передвижек. А стало быть, число замеченных передвижек, при достаточно высокой численности особей, зависит только от скорости изреживания и от частоты последовательных разовых наблюдений. Рекуррентная таблица тем и хороша, что она "работает" в любом масштабе времени, а стало быть, в самом общем виде доказывает, что каждая особь в сообществе многолетних растений практически уникальна хотя бы в части динамики ее конкретного окружения, поскольку тончайшие детали и превращения последнего неизбежно вызывают пластическую фенотипическую реакцию со стороны особи.

Распределение численности деревьев в сообществе по каким-либо возрастным категориям обозначается понятием "возрастная структура древостоя". Последняя может рассматриваться в динамике [Семечкин, 1970, 1975], и в этом случае становится одним из наиболее сложных объектов не только лесоведения, но и биологии вообще. Чрезвычайное долголетие древесных растений, функциональная разнокачественность отдельных поколений в лесу, слабая корреляция между возрастом растений и их прочими свойствами (дерево нужно чаще всего "убить", чтобы определить его точный возраст), отсутствие в лесоводстве традиции учитывать в сообществе действительно все особи данного вида, периодичность семеношения, разнообразие способов размножения, по-

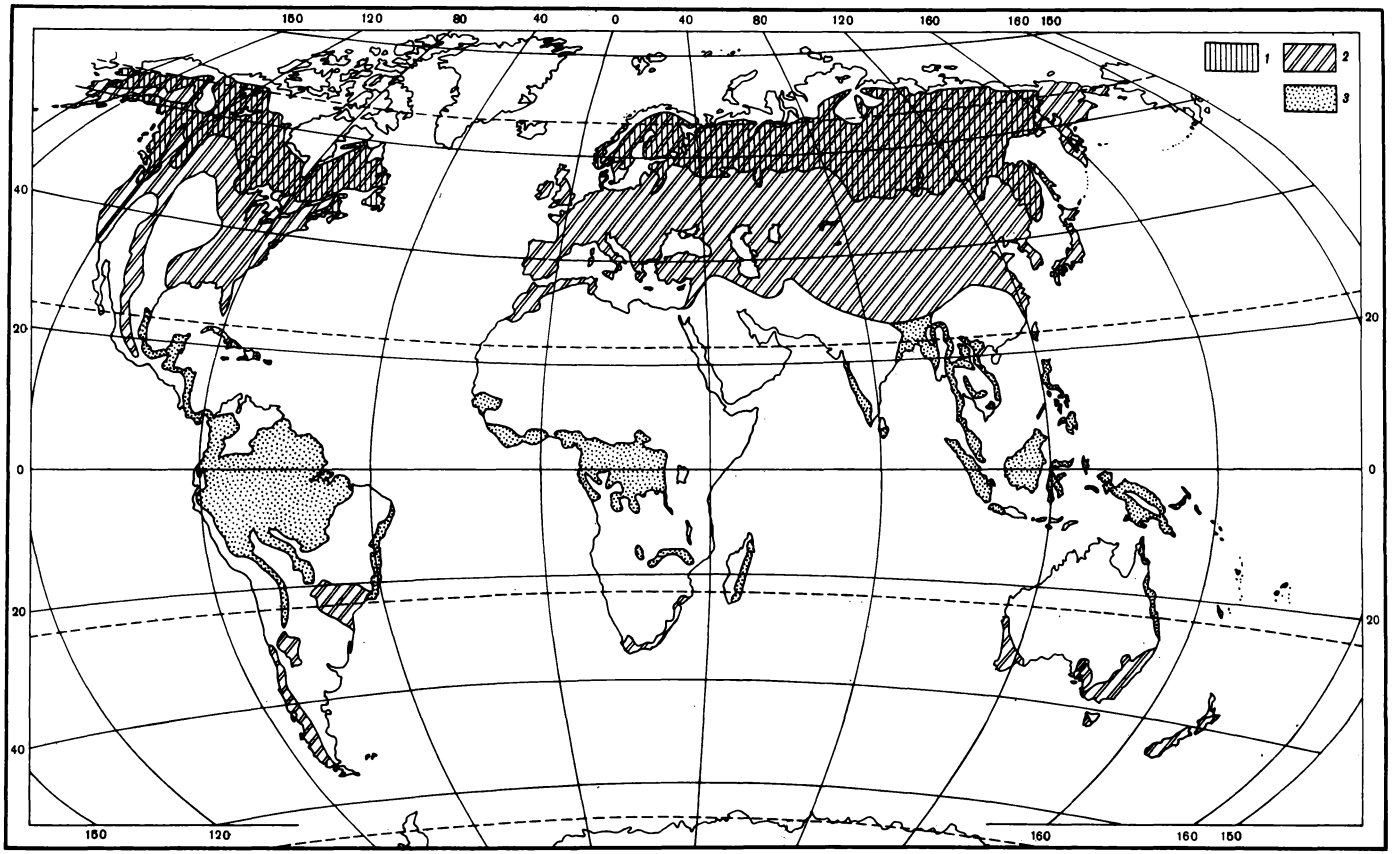
ловой диморфизм популяций, стихийные бедствия (пожары, наводнения, ураганы) и хозяйственная деятельность человека (рубки, сенокошение, посадки), пространственная протяженность популяций и их географическая и экологическая изменчивость — все это превращает анализ динамики возрастной структуры лесных сообществ в проблему чрезвычайной сложности. Динамика численности особей является одним из аспектов этой проблемы. К обсуждению этого вопроса мы еще вернемся в главе, посвященной структуре культурфитоценозов.

ГЕОГРАФИЯ И ЭКОЛОГИЯ ГОЛОСЕМЕННЫХ

По данным инвентаризации лесов земного шара, предпринятой ФАО в 1958 г., площадь лесов достигает 44 млн. км^2, что составляет 33% от поверхности суши [Дювиньо, Танг, 1973]. Несколько более одной трети всей площади занимают хвойные леса. По подсчетам И. Кестлера [Köstler, 1950], площадь хвойных лесов распределяется между материками следующим образом: Евразия — 55%, Северная Америка — 40%, Южная Америка — 4%, Африка, Австралия и Океания — 1%. Обширная территория хвойных лесов Евразии и Северной Америки в географии растительности относится к "поясу бореальных хвойных лесов" [Шмитхюзен, 1966], а при флористическом подразделении суши — к Циркумбореальной или Евросибирско-Канадской области Бореального подцарства Голарктического царства [Тахтаджян, 1974б]. После работ П.Н. Крылова [1898] для обозначения этой зональной растительной формации северного полушария в отечественной и мировой литературе все более распространяется краткий, но содержательный термин "тайга". В противоположность лесам тропического пояса, где чаще всего бывает вообще невозможно выделить какие-либо доминирующие группы видов, тайга отличается абсолютным доминированием голосеменных растений, главным образом представителей семейства Pinaceae, из которых наибольшее распространение и значение имеют роды Larix, Pinus, Picea и Abies. На громадных пространствах может вообще доминировать какой-либо один вид.

По сведениям С.Я. Соколова и О.А. Связевой [1965], в дикой флоре СССР имеется 2883 вида древесных растений, так что на некоторых сравнительно небольших территориях число видов древесных достигает 500 и более (Дальний Восток, Кавказ, Памир). На этом фоне способность голосеменных формировать почти чистые древостои, причем в разных частях своих громадных ареалов, пока еще не получила исчерпывающего объяснения. Во всяком случае, как было показано в предыдущих главах, причины рассматриваемого обстоятельства следует искать не только в экологии, но и в эволюционном прошлом структуры сообществ голосеменных, и в частности в преемственности этой структуры по отношению к структуре сообществ споровых растений.

На рис. 49, по данным А.Л. Тахтаджяна [1974б] и Ю. Одума [1975], схематически показано распространение на земном шаре хвойных растений. Особо выделен пояс, где хвойные доминируют в растительном


150
120
80
40
0
40
80
120
160
160 150
1
2
3
40
20
0
20
40
150
120
160
160 150

покрове. В других областях они, как правило, приурочены к горным системам, т.е. связаны с элементами высотной поясности. На этом же рисунке, по материалам П. Ричардса [1961], показано распространение тропического дождевого леса как своеобразного "антипода" тайги. Рис. 49 является как бы продолжением изображения серии превращений растительного покрова Земли, отраженной на рис. 34. На серии этих карт отчетливо видно, как постепенно "сошел на нет" некогда мощный лесной пояс умеренных широт южного полушария, остатками которого и являются здесь редкие и, как правило, эндемичные местонахождения хвойных. На рис. 18, 34 и 49 показано, что на протяжении всей геологической истории леса северного и южного умеренных поясов развивались независимо, разделяемые обширными аридными зонами.

Происхождение хвойных лесов современного типа обычно связывается с горными системами [Толмачев, 1954; Колесников Б.П., 1956; Нащокин, 1975], причем ведущим экологическим фактором их становления считается климат. Действительно, если абстрагироваться от общеизвестных абсолютных значений различных параметров экологической обстановки в современной таежной зоне и попытаться выразить ее специфику во все времена в одном понятии, то приходится признать, что основополагающей особенностью экологических условий таежной зоны является их климатологическая нестабильность. Эта нестабильность выражается в регулярном чередовании времен года, в хитросплетении разнообразных и независимых циклов многолетних колебаний климатической обстановки и, наконец, в чередовании периодов оледенения в масштабе геологического времени. Благодаря смене сезонов активная жизнедеятельность хвойных растений в большинстве их местообитаний продолжается всего 90—120 дней, а на протяжении остальных 240—270 дней в году эти растения вынуждены пассивно противостоять комплексу самых неблагоприятных физических факторов. Циклические многолетние колебания гидротермического режима (наиболее изучены циклы продолжительностью 3, 11, 22, 33 и 110 лет, но известен и ряд других) порождают существенные различия между особенностями вегетационных периодов смежных лет и в отдельные годы подвергают все физиологические системы растений еще более суровым испытаниям. Наконец, катаклизмы, типа последних оледенений, почти начисто стирая растительный покров громадных участков материков, подвергают испытанию жизнеспособность уже не просто отдельных растений, поколений или сообществ, но целых видов, популяций, географических рас и флор.

Биология хвойных начиная от анатомического строения отдельной хвоинки и кончая структурой их популяций замечательным образом приспособлена ко всем перечисленным здесь динамическим особеннос-

←

Рис. 49. Распространение на земном шаре лесов таежного типа (*1*), по материалам Ю. Одума [1975]; хвойных растений (*2*), по данным А.Л. Тахтаджяна [1974 б], и тропического дождевого леса (*3*), по материалам П. Ричардса [1961]

тям условий их существования. Многолетняя хвоя позволяет полностью использовать для фотосинтеза короткий вегетационный период. Восковой налет и погруженные в ткани устьица на хвое обеспечивают крайне экономное расходование влаги, особенно в засушливые годы. Толстая кора и смолистая упругая древесина предохраняют растения от повреждений зимними морозами. Игольчатое строение листьев, мутовчатое расположение ветвей и цилиндрическая или коническая форма хорошо отвечают задаче улавливания лучистой энергии при низком прохождении солнца над горизонтом и ослабляют механические воздействия сильных ветров и снегопадов. Воздушные мешки у пыльцы и крылатки у семян обеспечивают их широкое распространение, а однодомность гарантирует успех оплодотворения даже при отсутствии источников перекрестного опыления. Чрезвычайное долголетие особей, к тому же увеличивающееся по мере продвижения с юга на север и в экстремальных экологических условиях, обеспечивает непрерывность самовозобновления популяций и их устойчивую возрастную структуру. По справедливому замечанию А.А. Корчагина [1929] и С.А. Дыренкова [1967, 1969], на протяжении обозримых отрезков времени тайга "не стареет и не молодеет", так что лишь конъюнктурные соображения заставляют отдельных "лесоводов" вновь и вновь выдвигать порочный тезис, что древостои в тайге "перестойные". Собственно говоря, сложная возрастная структура и есть одно их основополагающих приспособлений на уровне сообществ, обеспечившее хвойным длительное процветание: разновозрастный, зачастую, смешанный вечнозеленый полог, создавая собственный устойчивый микроклимат, выводит наиболее уязвимые молодые генерации деревьев из-под прямого воздействия неблагоприятных физических факторов континентального климата. У древесных растений вообще, а у хвойных в особенности, мы впервые видим в столь чистом виде своего рода "заботу о потомстве", т.е. структуру сообществ, явно "покровительственную" по отношению к новым генерациям растений. Это обстоятельство полезно еще и еще раз исследовать, продумать и взвесить, поскольку оно чревато интересными теоретическими и практическими выводами.

До 2/3 площади пояса современных таежных лесов расположено в зоне многолетней мерзлоты, т.е. они и теперь находятся в условиях ледникового периода. В силу этого обстоятельства микробное и животное население ценозов сравнительно обеднено и не обеспечивает достаточной скорости разложения органических веществ. В этих условиях основная часть гетеротрофного цикла метаболизма сообществ приходится на долю грибов, поэтому все хвойные практически являются облигатными микотрофами, так что искусственно созданные сообщества без микоризных грибов оказываются нежизнеспособными. По замечанию Л.В. Гарибовой, "микоризный симбиоз — явление очень сложное, не укладывающееся в какую-то определенную схему" [1976, с. 233]. По-видимому, такая схема может быть найдена с развитием представлений об эволюции сообществ.

В последние годы американские экологи решительно пересмотрели свое отношение к лесным пожарам и в настоящее считают их естест-

венным экологическим фактором, действовавшим на протяжении всей истории лесов таежной зоны [Одум, 1975], более того, они форсируют опыты по использованию регулируемого обжига лесных площадей в лесоводственных целях.

На фоне перечисленных выше и, несомненно, прогрессивных приспособлений хвойных к условиям своего существования нельзя не отметить и некоторые особенности всего порядка, явно ослабляющие его позиции в растительном мире. Прежде всего здесь можно упомянуть значительное и не вполне понятное ослабление функции вегетативного размножения по сравнению со споровыми растениями. Как уже отмечалось, эта функция несколько оживляется лишь в экстремальных экологических условиях: в лесотундре, на болотах и на верхней границе леса в горах. Далее следует отметить высокую чувствительность хвойных к различным загрязнениям атмосферы. Эта особенность исчерпывающим образом объясняется долголетием хвои. Наконец, хотя этот вопрос еще требует специальных исследований, но на основании косвенных данных можно вполне уверенно полагать, что конкурентоспособность хвойных в целом несколько ниже по сравнению с конкурентоспособностью покрытосеменных растений. Подтверждающими это обстоятельство являются следующие широко известные факты: замедленное прохожддние хвойными растениями онтогенетических фаз и соответственно почти неизбежная временна́я смена пород при лесовозобновлении на вырубках и гарях при достаточной обеспеченности площадей семенами хвойных, широкое распространение в природе чистых одновидовых древостоев хвойных, процветание последних в экстремальных условиях (нередко в стланиковой форме), приуроченность действительно обильного возобновления хвойных к минерализованным субстратам, явления несомненной деградации многих эндемичных и реликтовых популяций хвойных на фоне буйного развития прочей растительности. Если это предположение подтвердится экспериментальными исследованиями, то заключение Кан-Ихи Сакаи [1964] о более слабой конкурентоспособоности дикорастущих растений по сравнению с культурными окажется по отношению к отмеченной тенденции частным случаем.

Основываясь на глубоком изучении сибирской тайги, П.Н. Крылов [1898] пришел к выводу, что "... социальные отношения между растительными формами должны оказывать влияние на строй образуемого ими покрова, так как они ведут к образованию социальных групп — растительных общин и ассоциаций, состоящих из известных, приспособившихся друг к другу и к местным условиям членов, находящихся между собою как бы в равновесии, хотя, правда, равновесии напряженном". Этот вывод не ускользнул от внимания В.Н. Сукачева [1915б], который, цитируя это высказывание [с. 264], так и озаглавил свою статью о П.Н. Крылове: "Страница для будущей истории фитосоциологии". С той поры прошло много времени, сменились три поколения лесоведов, но это составляет лишь треть нормальной продолжительности жизни одного поколения хвойного леса. Таким образом, традиционные методы позволяют лесоведам исследовать зачастую лишь статику фитоце-

нологических явлений. Динамические и эволюционные аспекты заслуживают серьезного внимания в рамках зарождающегося научного направления — палеолесоведения.

Подводя итог разделу и главе в целом, следует еще раз подчеркнуть, что мы были вынуждены сосредоточить внимание лишь на отдельных наименее разработанных вопросах структуры именно древостоев, тогда как в структурно-функциональной организации таежных сообществ определенное место занимают и группировки бактерий, водорослей, грибов, лишайников, а также споровых и покрытосеменных растений. Мы не останавливались на моментах агрегации, т.е. парцеллярной структуры лесных сообществ, поскольку этот вопрос широко освещен в книге Н.В. Дылиса [1969]. Входя составными элементами в систему более высокого порядка, какой является лес, все эти группировки, несомненно, теряют какую-то часть своей индивидуальности и становятся взаимозависимыми. Анализ взаимодействий и превращений элементов в этом динамическом единстве не может быть проделан без постоянного ощущения того естественноисторического фона, отдельные детали которого мы и пытаемся осветить в этой книге.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

По данным палинологии, пыльца покрытосеменных (цветковых) растений появляется в отложениях, датируемых рубежом юрского и мелового периодов (около 140 млн. лет тому назад). В современной флоре земного шара, по разным оценкам, на долю цветковых приходится от 150 до 500 тыс. видов. Цветковыми растениями освоены почти все естественные местообитания, а многие виды на протяжении тысячелетий используются в земледельческой культуре.

Детальный обзор представлений о происхождении цветковых растений сделан А.Л. Тахтаджяном [1970]. В самое последнее время с пропагандой оригинальной гипотезы о полифилетическом (протекавшем параллельно в нескольких линиях растений — проангиоспермов) становлении покрытосеменных растений выступил В.А. Красилов [1976]. Вся эта концепция обоснована весьма убедительно, и если даже она подвергает сомнению некоторые каноны эволюционной теории, то это лишь еще раз показывает, что последняя сама по себе является не застывшей и догматической, а творческой и развивающейся.

Предшественники покрытосеменных (проангиоспермы, по Красилову) — кейтонии (Caytoniales), беннеттиты (Bennetti tales), чекановскиевые (Czekanowskiales) — были древесными растениями. При обсуждении разнообразных фитоценотических аспектов жизнедеятельности цветковых уже невозможно обойтись без понятия "жизненная форма". Из множества определений, предложенных ботаниками и географами, начиная с А. Гумбольта [1806] и до настоящих дней можно воспользоваться формулировкой Е. Варминга, по которой под жизненной формой следует понимать "форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни,... от семени до отмирания" [цит. по Т.И. Серебряковой, 1974, с. 88]. При этом "гармония" означает исторически сложившееся соответствие формы организмов условиям и образу их жизни. Цветковые растения охватывают весь спектр жизненных форм в любой классификации последних, иными словами, способность приспособления цветковых в целом к условиям жизни на Земле практически безгранична.

От голосеменных цветковые отличаются прежде всего дальнейшим развитием способа полового размножения. Не вдаваясь в детали, которые можно найти в любом учебнике, отметим, во-первых, у цветко-

вых процесс двойного оплодотворения, открытого в 1898 г. русским ботаником С. Г. Навашиным. Суть двойного оплодотворения состоит в том, что из двух спермиев, одновременно проникающих в зародышевый мешок цветка, один сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу с двойным числом хромосом (2n), а второй объединяет свой набор с центральным ядром (диплоидным) зародышевого мешка, давая начало развитию триплоидной (3n) запасающей ткани семени (эндосперма). У голосеменных, как известно, клетки эндосперма гаплоидные (n). Таким образом, наличие тройного по сравнению с голосеменными объема ядерного вещества (ДНК) в клетках эндосперма цветковых, несомненно, повышает скорость роста и жизнеспособность семян, т.е. укрепляет как раз наиболее уязвимое звено в цепи биологического воспроизводства. Другим полезным следствием двойного оплодотворения является естественное расширение возможностей генетических рекомбинаций при опылении, поскольку теперь и в ткани эндосперма объединяются два различных генетических начала. Второй особенностью полового размножения покрытосеменных является развитие в цветке нескольких параллельных защитных систем, а также разнообразных специальных органов и приспособлений, содействующих процессу оплодотворения и распространению пыльцы, семян и плодов.

Помимо перечисленных особенностей, связанных с половым процессом, цветковые отличаются от голосеменных дальнейшим развитием проводящей системы — сосудов ксилемы, преобладанием симподиального (а не моноподиального, как у хвойных) типа ветвления, разнообразием типов строения и жилкования листьев, а также многообразием видоизменений стебля и корня. Стоит отметить заметное повышение у цветковых регенерационной способности органов и тканей, а также усиление функции вегетативного размножения, которые у голосеменных оказались почему-то ослабленными, особенно по сравнению со споровыми растениями (эволюция как бы "передоверилась" преимуществам семенного способа размножения, но "вовремя спохватилась"). Наконец, у некоторых специализированных типов цветковых выработались новые разнообразные приспособления для паразитического или даже хищнического (плотоядного) образа жизни.

В заключение краткого очерка о биологических особенностях покрытосеменных растений сущность их достижений на фоне эволюционного процесса можно выразить в двух словах: разнообразие и специализация. Эти два атрибута, сообщая цветковым действительно все черты "победителей в борьбе за существование" [Голенкин, 1927], обеспечивают им неограниченные возможности для дальнейших адаптаций и процветания даже в непредвидимых условиях будущего.

В данной главе мы рассмотрим структурные особенности сообществ покрытосеменных растений в разрезе их трех доминирующих жизненных форм: деревьев, кустарников и трав. По своему содержанию первый раздел, естественно, перекликается с предыдущей главой. Здесь же мы подведем и некоторые итоги развития естественного растительного покрова на суше Земли. Общая композиция данной главы по сравнению с предыдущими еще более произвольна и фрагментарна, поскольку предмет ее теперь уже действительно необъятен.

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ДРЕВЕСНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Точная оценка количества видов покрытосеменных (лиственных) древесных растений в какой-либо флоре, по-видимому, вообще невозможна по многим причинам. Во-первых, в связи со спецификой самой систематики: видообразование продолжается, имеются гибридные формы, таксономическое положение отдельных видов неясно. Во-вторых, потому что один и тот же вид в разных флорах и экотопах может присутствовать в различных жизненных формах: так, в тропиках многие травянистые и кустарникивые растения умеренных широт становятся древовидными. Наконец, все больше видов древесных растений либо культивируются в несвойственных им естественных местообитаниях, либо вообще завозятся из одной страны в другую: в СССР, например, по данным С.Я. Соколова и О.А. Связевой [1965], помимо 2883 дикорастущих видов древесных (древесным здесь дается расширенное толкование, включающее растения кустарниковых, кустарничковых и полукустарниковых жизненных форм) имеется около 2000 видов-интродуцентов. Во всяком случае, по данным тех же авторов, в дикой флоре СССР насчитывается 507 видов покрытосеменных древовидных растений.

Не останавливаясь на методических аспектах, которые были подробно изложены раньше, рассмотрим прежде всего некоторые детали горизонтального сложения древостоев лиственных пород в умеренном поясе. Заметим, что для формализованного анализа структуры сообществ данной категории фактического количественного материала в нашем распоряжении гораздо меньше, чем было в предыдущей главе. Приходится довольствоваться крайне скудными сведениями, извлеченными из немногочисленных источников. В данном случае особенно ощутима определенная "дискриминация" по отношению к лиственным породам, сложившаяся сначала в лесопромышленной и лесохозяйственной деятельности (многие из них все еще считаются "сорными" в составе лесов), а затем соответственно и в научно-исследовательской практике.

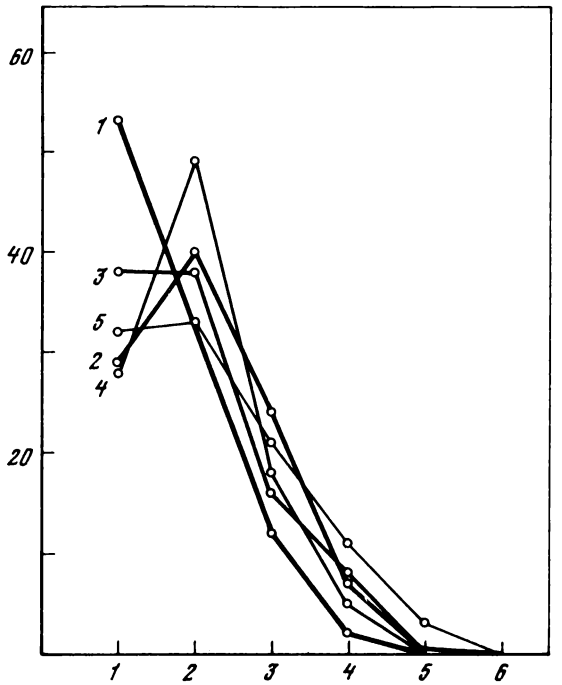
В табл. 21 показано распределение численности деревьев на нескольких пробных площадях по классам плотности. Из-за малочисленности данных мы вынуждены рассматривать биологические особенности растений на уровне рода. Следует заметить, что в подавляющем большинстве речь идет о смешанных древостоях, т.е. в сложении плотности участвуют и деревья хвойных пород.

На рис. 50 показаны сводные распределения относительной численности деревьев лиственных пород по классам плотности. Этот рисунок полезно сравнить с аналогичным по содержанию рис. 38. Как видно из этих графиков, тип размещения лиственных древесных растений в сообществах в принципе совершенно совпадает с типом размещения хвойных пород. На рис. 50 невозможно даже установить какую-либо тенденцию, подобную обнаруженной на рис. 38, хотя рассматриваемые таксономические роды, как и там, заведомо филогенетически разновозрастны. Напомним, что представители рода Quercus в палеонтологической летописи известны с нижнего мела (около 120 млн. лет тому назад), бу-

Таблица 21

Распределение численности деревьев на пробных площадях в сообществах покрытосеменных древесных растений по классам плотности

Род, географический пункт	Класс плотности					Итого	Автор, год издания
	1	2	3	4	5		
Quercus, Северный Кавказ	22	12	9	4	—	47	И.П. Коваль, 1962
Quercus, Ростовская обл.	70	43	11	—	—	124	В.В. Миронов, 1955
Quercus, Воронежская обл.	6	9	3	—	—	18	Чжан Ши-цзюй,, 1970
Там же	8	2	2	—	—	12	Он же
Fagus, Словакия	14	41	20	12	—	87	В. Vinŝ, 1961
Там же	31	53	38	13	—	135	Он же
Fagus, ГДР	25	41	24	5	1	96	J. Blanckmeister, 1956
Fagus, Кавказ	49	37	17	3	—	106	М.В. Герасимов, 1948
Там же	34	35	29	6	—	104	Он же
"	21	29	17	5	—	72	"
"	13	15	12	2	2	44	"
"	23	26	10	2	—	61	"
Populus, Литовская ССР	45	41	14	9	—	109	Л.А. Кайрюкштис, 1959
Там же	34	37	19	7	—	97	Он же
Tilia, Воронежская обл.	2	16	6	2	—	26	Чжан Ши-цзюй, 1970
Там же	21	24	9	2	—	56	Он же
Betula, Южный Урал	40	64	50	27	17	198	Материалы любезно предоставлены Б.А. Мироновым
Betula, Литовская ССР	6	9	4	—	—	19	Л.А. Кайрюкштис, 1959
Там же	27	31	11	8	—	77	Он же
Betula, Архангельская обл.	61	65	34	7	3	170	В.И. Левин, 1955
Betula Среднее Зауралье	8	13	12	14	—	47	В.В. Плотников
Там же	62	25	26	13	—	126	Он же

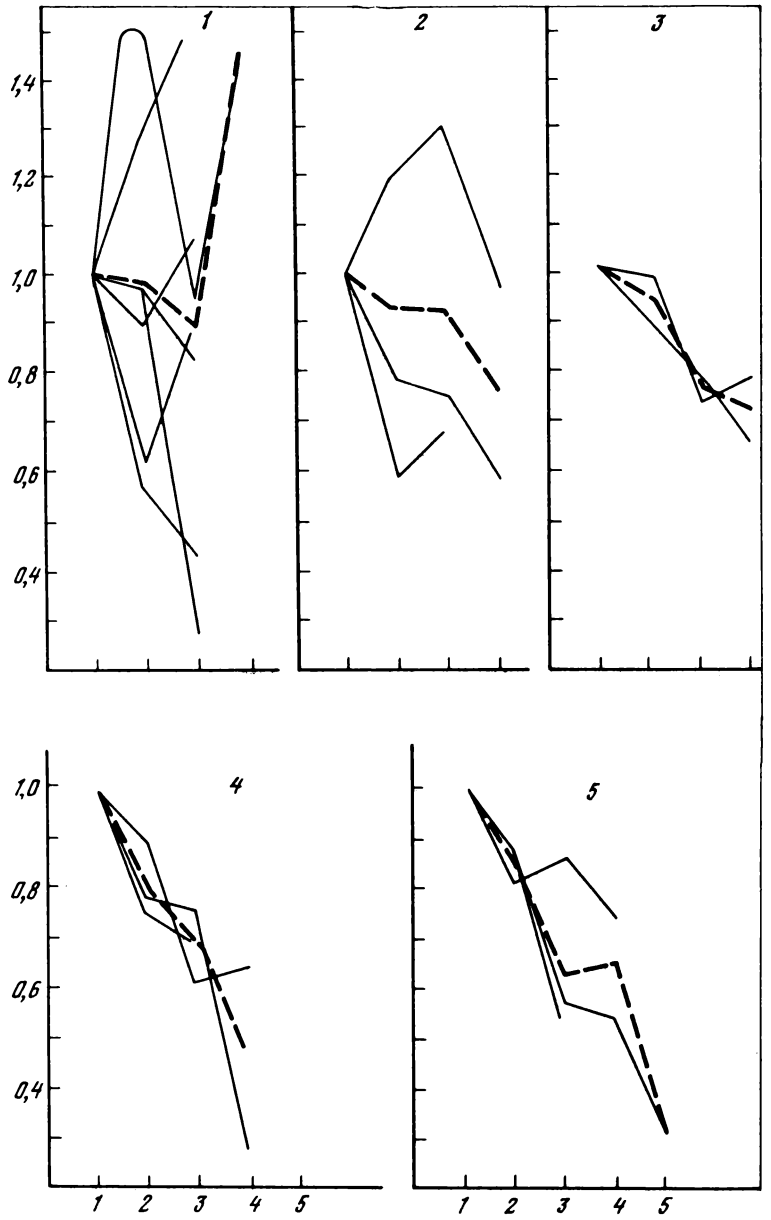


Р и с. 50. Относительное распределение численности деревьев в сообществах покрытосеменных растений по классам плотности

1 — дуб; *2* — бук; *3* — осина; *4* — липа; *5* — береза. По оси ординат — относительная численность деревьев (в %); по оси абсцисс — класс плотности

ки (Fagus) — со среднего мела (около 100 млн. лет тому назад), представители рода Populus (осина) — с верхнего мела (около 80 млн. лет назад), липа известна с палеоцена (60 млн. лет тому назад) и, наконец, березы достоверно появились в эоцене, т.е. 40—50 млн. лет тому назад [Криштофович, 1957]. Свойства этого ряда таксономических единиц, по-видимому, полезно рассмотреть в более укрупненном масштабе.

На рис. 51 показана связь площадей проекций крон деревьев с плотностью в точке, в разрезе упомянутых выше групп покрытосеменных древесных растений. Здесь тенденция, отмеченная при обсуждении рис. 39, обнаруживает себя столь же отчетливо. Иными словами, в ряду: дуб — бук — осина — липа — береза, прослеживается повышение чувствительности растений к фактору неоднородности плотности, т.е. к типу размещения индивидов. Следует подчеркнуть, что в данном случае, как и во многих других, мы "балансируем" на грани "доказательности" тех или иных обсуждаемых нами закономерностей явлений. Но "доказательность" и "доказуемость" — это настолько разные понятия, что смешение их чревато самыми опасными заблуждениями. Не вдаваясь в анализ этих, по существу, философских категорий, заметим, что высказанные нами предположения можно сравнительно легко подтвердить или опровергнуть при постановке специальных исследований



Р и с. 51. Связь площадей крон деревьев с плотностью в точке

1 — дуб; *2* — бук; *3* — осина; *4* — липа; *5* — береза. По оси ординат — относительная площадь проекции кроны; по оси абсцисс — класс плотности. Тонкими линиями показаны данные конкретных пробных площадей, пунктиром — средние величины

или хотя бы при более пристальном внимании к этим явлениям со стороны специалистов, т.е. все они доказуемы. Опираясь на данные рис. 51, можно заключить, что в смысле горизонтальной структуры сообществ покрытосеменные древесные растения продолжают тенденцию, выраженную у голосеменных растений, т.е. они заметно эволюционируют в сторону повышения чувствительности к фактору неоднородности плотности внутри сообщества (на фоне однородной среды). В этом аспекте следовало бы внимательней присмотреться к ювенильным стадиям возобновления покрытосеменных и голосеменных растений. Заметных различий между покрытосеменными и голосеменными "взрослыми" древесными растениями в рассматриваемых моментах не обнаружено. Таким образом, цветковые древесные умеренной зоны продолжают генеральную линию, наметившуюся в отдаленном эволюционном прошлом и связанную с повышением индивидуальной мощи особей в сообществах.

Усиление функции вегетативного размещения в популяциях цветковых древесных растений, способствуя "тиражированию" уникальных генотипов, расширяет возможности естественного отбора на уровне сообществ. Эта деталь, разумеется, требует специального обсуждения и исследования, во всяком случае и apriori вполне ясно, что групповое размещение особей при вегетативном их размножении является тем фоном, на котором наиболее полно реализуются преимущества самых конкурентоспособных линий. Древостои порослевого происхождения отличаются от семенных повышенной скоростью роста и меньшей продолжительностью жизни. Конкурентные взаимодействия в них, по-видимому, обострены. Что касается часто наблюдаемого срастания корней, то достаточно согласиться с утверждением Н.П. Кренке, что оно "... распространено значительно шире, чем это может казаться вследствие трудности наблюдения" [1950, с. 99]. По-видимому, при их повышенной регенерационной способности в динамической обстановке ризосферы, корни высших, и особенно покрытосеменных растений в сообществе часто "забывают", какому именно индивиду они принадлежат.

Особенности вертикальной структуры лиственных древостоев обусловлены главным образом симподиальным типом ветвления, поскольку даже листопадный характер полога и строение листовых пластин специфичны лишь для соответствующих географических широт [Тооминг, 1968; Росс, 1975]. В силу первого обстоятельства фотосинтезирующий полог оказывается весьма компактным и плотным, так что поглощает и отражает до 86–96 падающего на него общего количества света [Кайрюкштис, 1969; Алексеев, 1975; Росс, 1975]. Растения под пологом такого леса находятся в обстановке систематического светового голодания и обнаруживают целую систему специальных приспособлений для улавливания самой слабой радиации. Многие из них, особенно хвойные и вечнозеленые лиственные, хорошо приспособлены к использованию для активной жизнедеятельности тех коротких периодов, когда основной полог находится в безлиственном состоянии. Листопадный характер полога покрытосеменных растений в лесных сообществах умеренных широт предъявляет особые требования к проводящим системам

растений (нужно мобилизовать все физиологические ресурсы в очень короткий срок), и этим задачам прекрасно отвечает развитие у покрытосеменных растений сосудов. Как показал К. Даддингтон [1972], основы "гидравлики растений" до сих пор во многих своих существенных чертах остаются неясными. Вероятно, с сосудистым строением древесины покрытосеменных связана ее повышенная чувствительность к низким температурам (морозобойные явления). Вопросы формализованного исследования вертикальной структуры лиственного древесного полога приобретают особое значение в связи с развитием аэрокосмических методов изучения растительного покрова Земли.

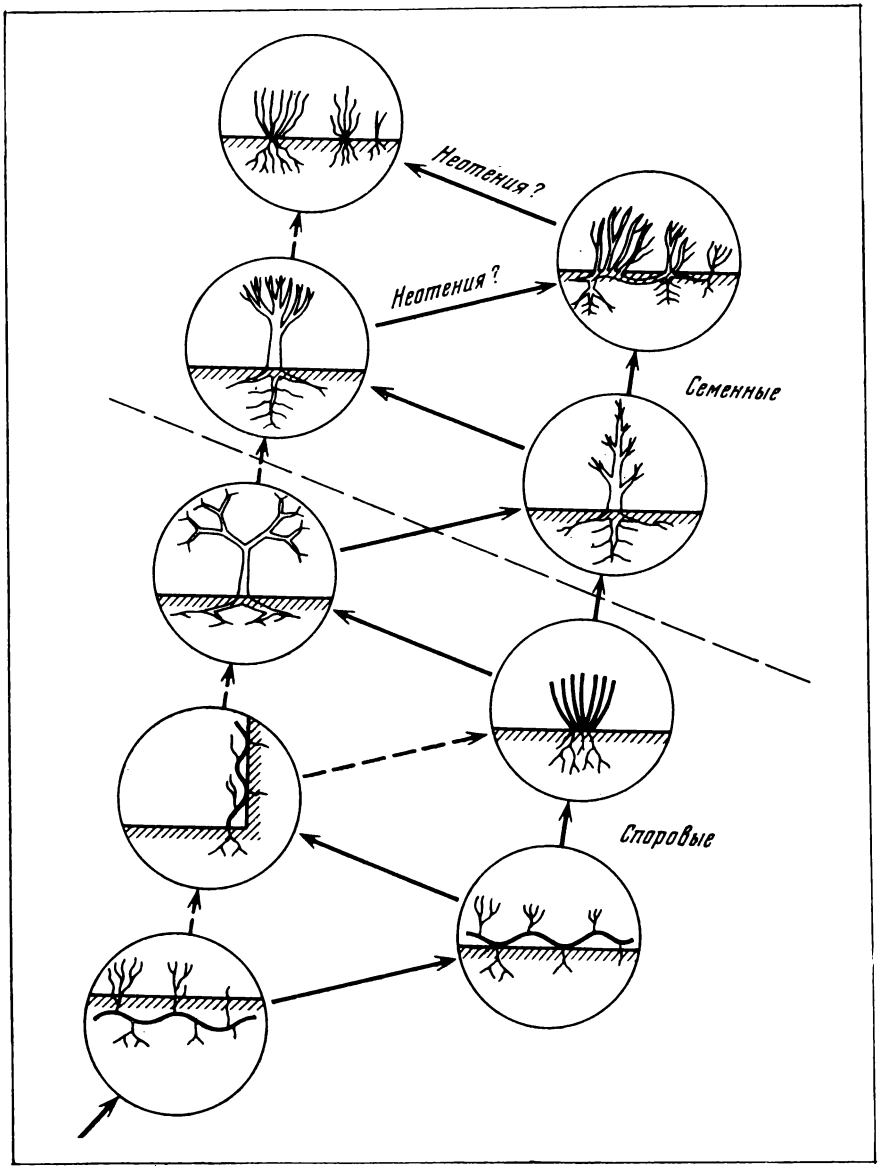
По новейшим представлениям [Красилов, 1976], областью происхождения покрытосеменных были "практически все мезозойские континенты", причем наиболее прогрессивное значение в этом процессе имела древесная растительность умеренной зоны северного полушария, а не тропиков. На этом фоне современное пышное развитие именно тропической дендрофлоры получает новое и несколько неожиданное освещение. Прежде всего исключительно "цветковый" характер древесной растительности тропиков говорит о более высокой скорости ее эволюционных преобразований (в противном случае в ней должны были бы господствовать голосеменные). А поскольку физико-географические условия тропического пояса в кайнозойской эре оставались неизмеримо стабильней, чем в умеренном поясе, основной причиной смены голосеменных цветковыми в тропиках следует считать чисто биоценотические факторы. Это положение прекрасно согласуется с общим принципом экологии, что "... на севере и круговорот веществ и (шире) управление сообществом в большей степени зависят от "физических" процессов, а на юге — от "биологических" [Одум, 1975, с. 135]. В связи с изложенным полезно рассмотреть в самых общих чертах основные различия в структуре лиственных лесов умеренного и тропического поясов.

В африканском тропическом дождевом лесу (гилее) насчитывается около 3000 видов древесных растений, так что на одном гектаре леса нередко оказывается всего одно-два дерева одного вида. Плотность популяций, если иметь в виду "половозрелые" особи вида, чрезвычайно низка. Половое взаимодействие между особями в такой ситуации обеспечивается многочисленными видами насекомых и птиц (в умеренном поясе большинство видов прекрасно обходится возможностями перекрестного опыления с помощью ветра). Низкая плотность популяций почти исключает возможность контактных взаимодействий между особями одного и того же вида. Таким образом, конкурентоспособность видов в тропическом поясе развивается на фоне преимущественно межвидовых отношений. По данным Ж. Леме [1976], на одном гектаре амазонского тропического леса при перечете обнаружено 423 дерева, относящихся к 87 видам. Расчет с помощью табл. 1 показывает, что в таком сообществе при случайном размещении особей вероятность встретить рядом два дерева одного и того же вида составляет 0,00013, а общее число возможных парных соединений деревьев разных видов достигает 7569. Все это разнообразие соединений может выявиться пол-

ностью на площади около 18 га, да и то лишь при условии, что численность деревьев разных видов одинакова. Этот пример хорошо иллюстрирует то обстоятельство, что методы лесоводственно-геоботанических исследований, практикуемые в умеренном поясе, в тропических лесах неприменимы. В такой обстановке особое значение приобретает исследование изменчивости структуры древесного полога в целом, структуры крон деревьев и морфологии листьев в зависимости от экологических условий безотносительно от видовой принадлежности растений [Lee Peng Choong, 1966; Brunig, 1970].

В центре сравнительной характеристики вертикальной структуры лиственных древостоев умеренного и тропического поясов, а также лесов, сложенных, с одной стороны, покрытосеменными, а с другой — голосеменными растениями, можно поставить, как это ни странно на первый взгляд, преобладающий тип ветвления побегов. Как уже было сказано, у покрытосеменных вообще, а у тропических деревьев тем более преобладает симподиальное ветвление. Последнее, вероятно, уместно считать столь же существенным и прогрессивным эволюционным приспособлением, каким является, например, двойное оплодотворение. Действительно, при моноподиальном ветвлении, которое преобладает у хвойных и на ранних стадиях онтогенеза, т.е. у молодых деревьев покрытосеменных, повреждение и утрата вершины главного (центрального, осевого) побега означает в конечном счете преждевременную гибель всего растения. При симподиальном ветвлении этого не происходит, поскольку главный побег "подстрахован" наличием множества равноценных в функциональном отношении побегов. Естественно, что это повышает жизнеспособность древесных организмов, обеспечивает вероятность достижения ими репродуктивного возраста и способствует обильному семеношению. В данном контексте, кстати, можно подвести и некоторый итог эволюции строения спорофита сосудистых растений. На рис. 52 мы попытались схематически отразить основные черты этой эволюции. Как показано на схеме, последние звенья в цепи рассматриваемых превращений спорофита не мыслятся без неотении.

В структурном (фитоценологическом) отношении симподиальное ветвление древесных растений приводит к довольно своеобразной и до сих пор недостаточно осмысленной ситуации, связанной с естественной многовершинностью деревьев. Действительно, если справедливо утверждение С. Дональда, что конкуренция за свет — "это конкуренция между листьями" [1964, с. 357], то взаимоотношения между отдельными функционально равноценными побегами в кроне одного и того же дерева тем более должны относиться к явлениям рассматриваемого порядка (конкуренция между ветвями за пространство). В принципе отношения, складывающиеся в кроне многовершинного дерева, вероятно, можно уподобить отношениям внутри биогруппы деревьев, образовавшихся вегетативным путем, например от пня. Существенное и, возможно, решающее различие состоит лишь в том, что в последнем случае деревья чаще всего являются одновозрастными, тогда как симподиальное ветвление, напротив, обеспечивает относительную разновозрастность отдельных вершин в пределах кроны, снижая тем самым остроту кон-



Р и с. 52. Эволюция строения спорофита сосудистых растений

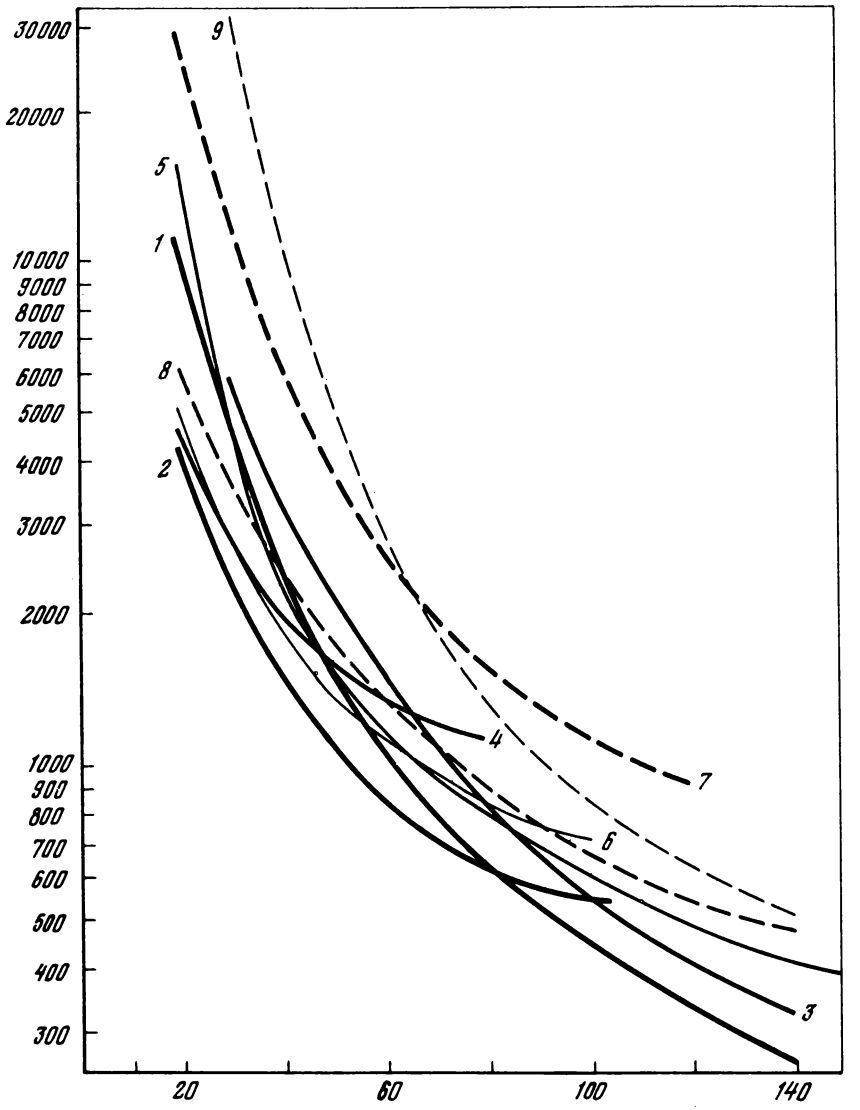
куренции между ними. Характерно, что деревья господствующего полога в тропическом дождевом лесу обычно не имеют ветвей выше третьего порядка [Ричардс, 1961]. В процессе индивидуального развития деревьев исходный моноподиальный тип ветвления закономерно переходит в симподиальный, чем обеспечивается наилучшее использование светового довольствия в разных ярусах тропического сообщества.

Не вдаваясь в детали, которые требуют специального обсуждения, с фитоценологической точки зрения можно отметить, что в ряду "древостой хвойного бореального леса — древостой лиственного леса умеренного пояса — древостой тропического дождевого леса" прослеживаются следующие основные тенденции.

1. Усложнение видового состава и соответствующее ограничение контактных взаимодействий между особями одного вида.
2. Понижение плотности половозрелых генераций деревьев (плотность подроста и всходов возрастает).
3. Повышение вертикальной и горизонтальной сомкнутости древесного полога.
4. Совершенствование типа ветвления и соответствующее повышение регенерационной способности крон и полога в целом.
5. Развитие явлений каулифлории.
6. Повышение обилия и видового разнообразия эпифитного и паразитического населения ценоза.
7. Ускорение оборачиваемости органических и минеральных веществ.
8. Ускорение сукцессионных превращений ценозов в случае их нарушения.
9. Повышение роли в микроэволюционных процессах биоценотических факторов (конкуренции, функциональной специализации видов).

Этот перечень, разумеется, можно оспаривать, можно сколько угодно расширять и детализировать, однако, исходя из принципов комбинаторики [Виленкин, 1969; Холл, 1970], нетрудно убедиться, что анализ даже этих девяти перечисленных и, несомненно, взаимосвязанных между собой эмпирических обобщений потребовал бы при строгом подходе рассмотрения 1530 их сочетаний. Иными словами, в данном случае мы соприкасаемся с такой областью, где множество общебиологических выводов может быть сделано на основании уже известных фактов, но исчерпывающий анализ последних (в их взаимосвязи и взаимообусловленности) невозможен без применения новой техники. Ясно одно, что в рассматриваемом ряду и соответственно в структурно-функциональном отношении тропический дождевой лес занимает двойственное положение: с одной стороны, на протяжении последних геологических периодов его структура не подвергалась испытанию катаклизмами типа оледенений, похолоданий и аридизации, и в этом смысле его организация является более совершенной и древней; с другой стороны, в доминирующей части он сложен, по-видимому, более молодыми видами растений и животных, причем прекрасно адаптированных к сосуществованию.

На рис. 53 показана возрастная динамика численности особей в сообществах некоторых видов голосеменных и покрытосеменных древесных растений. Аналогичных данных для сообществ тропического леса нет, однако можно полагать, что в тропическом лесу, судя по результатам этого процесса (из нескольких сот тысяч всходов до преклонного возраста доживают несколько экземпляров), фитоценотический отбор является наиболее жестким. Рис. 53 полезно сравнить с рис. 37: перелом кривых на рис. 53 если и возможен, то лишь в глубокой старости



Р и с. 53. Динамика численности особей в нормальных древостоях, по данным Н.В. Третьякова, П.В. Горского, Г.Г. Самойловича [1952]

1 — дуб семенной; *2* — дуб порослевой; *3*— бук; *4*— осина; *5* — липа; *6* — береза; *7* — ель; *8* — сосна; *9* — пихта. По оси ординат — численность особей (в экз.); по оси абцисс — возраст древостоев (лет)

древостоев, а не в момент кульминации их роста, как это предполагается для лепидодендроновых лесов.

Подводя итог разделу, следует заметить, что тропическое лесоведение значительно отстает в своем развитии от лесоведения, базирующегося на исследовании ландшафтов бореальной зоны, хотя естественно-

историческая основа и того, и другого одна. Решительный прогресс в области синтеза представлений первого и последнего может быть достигнут на уровне широкого внедрения в научно-исследовательскую и промышленно-экономическую практику аэрокосмических методов [Киреев, Рубцов, 1976]. Не столько раункьеровские площадки, сколько глобальные трансекты в виде черно-белых, цветных, спектразональных, инфракрасных, выполненных во все времена года, в любое время суток и в разных масштабах аэрокосмических снимков, становятся инструментом исследования. Лесоведению не дано отставать от всех этих веяний, и можно полагать, что на этом пути интерес к вопросам структуры фитоценозов неизмеримо возрастет.

СТРУКТУРА КУСТАРНИКОВЫХ ЗАРОСЛЕЙ

Вопросы динамической классификации жизненных форм растений обсуждаются в конце данной главы. В настоящем разделе достаточно заметить, что кустарниковые формации являются интразональным элементом растительного покрова земного шара, и если согласиться с утверждением А.Л. Тахтаджяна, что "травы возникли из деревьев путем неотении" [1954, с. 184], то кустарники тем более уместно было бы считать вторичной жизненной формой по отношению к древесным растениям. Существует, однако, мнение, наиболее убедительно обоснованное Б.А. Быковым [1970], что разные жизненные формы растений развивались одновременно и независимо.

Согласно определению Ал.А. Федорова, М.Э. Кирпичникова и З.Т. Артюшенко [1962], кустарником называется многолетнее растение с одревесневшими ветвями, главная ось у которого не выражена, т.е. ствол отсутствует. Вместо ствола в базальной части кустарника развивается система последовательно сменяющих друг друга, "отработавших", но ежегодно утолщающихся и усеянных почками возобновления стеблевых оснований, которые И.Г. Серебряков [1962] называет ксилоподиями. Вместе с разросшимся гипокотилем, корневой шейкой и стержневым корнем все это сложное морфологическое образование предлагается именовать стеблекорнем [Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1962]. Всю надземную часть кустарника без особых натяжек можно уподобить кроне дерева; таким образом, кустарник практически представляет собой дерево с редуцированным стволом, а общий план строения спорофита при этом сохраняется. В онтогенезе кустарников, однако, появляется ряд новых моментов по сравнению с древовидными формами, связанных с отсутствием осевого скелета (продолжительность жизни одной главной оси составляет обычно 5—15 лет) и одновременным развитием периферических вегетативных систем растения (абсолютный возраст одного парциального куста или клона может достигать нескольких сотен лет). В частности, у кустарников развивается система подземных горизонтальных одревесневших стеблей — корневищ, соединяющих отдельные кусты. Т.Г. Дервиз-Соколова [1965] называет такие корневища ксилоризомами. На ксилоризомах образуют-

ся многочисленные придаточные корни, при выходе верхушек ксилоризом на дневную поверхность на них образуются новые надземные скелетные оси. Между деревьями и кустарниками имеется ряд переходных форм [Серебряков, 1964], однако в целом контраст между ними весьма внушителен. Следует подчеркнуть, что кустарники представлены почти исключительно покрытосеменными растениями.

На рис. 52 показан общий принцип строения кустарникового организма. Как видно даже из этого рисунка, понятия "индивид" и "особь" по отношению к кустарникам начинают расплываться и терять ту четкую определенность, которая была им свойственна, когда речь шла о деревьях. Действительно, особью у кустарников можно считать и отдельный побег, и совокупность побегов, принадлежащих к одному кусту, и совокупность кустов, соединенных между собой корневищами. Как показал Н.П. Кренке [1940], развитие растения представляет собой "систему непрерывно изменяющегося состояния целостности". В онтогенезе кустарников дискретность и целостность явлений выступают в наиболее причудливых сочетаниях, вызывая ряд затруднений при установлении возраста особей, возрастной структуры их популяций, размещения индивидов и плотности их сообществ. Теоретические и методические аспекты рассматриваемой проблемы обсуждаются в работах Т.А. Работнова [1950] и А.А. Уранова [1960] применительно к многолетним травянистым растениям, где они имеют столь же принципиальное значение. В свете изложенного должно уже быть очевидным, что структура кустарниковых зарослей, при достаточно детальном и формализованном ее рассмотрении, может оказаться едва ли не сложнее структуры древостоев и, несомненно, требует специального исследования. Уместно напомнить, что даже в последних сводках [Шмитхюзен, 1966; Леме, 1976] о кустарниковых формациях сказано всего по нескольку фраз. Методического аппарата, аналогичного лесной таксации, для кустарниковых формаций не существует.

В географическом распространении кустарниковых формаций наблюдаются две весьма характерные особенности: все они достигают наивысшего развития либо на обширных пространствах межзональных полос, либо в антропогенных ландшафтах. Таковы подгольцовые кустарниковые заросли и формации стлаников на границе бореального леса и тундры; "ланды" Западной и Центральной Европы (между лесом и степью); "чапарраль" Мексики, "маки" Средиземноморья и "мали-скрэб" Австралии (между лесостепью или саванной и степью или пустыней); "каатинг" Бразилии, "буш" Африки и Австралии (между тропическим лесом и саванной или пустыней). Во всех этих ситуациях явно реализуется способность сообществ именно кустарников осваивать разнообразные местообитания, по тем или иным причинам непригодные для лесной и травянистой растительности. Соединяя в себе все преимущества цветковых и долголетие древесных растений, защищенность коммуникационных и запасающих систем, как у споровых растений (хвощей и папоротников), обладая совершенными способами вегетативного размножения и пластичной корневой системой, кустарники обнаруживают замечательные способности к размножению, к выживанию в неблагоприятные для

жизнедеятельности моменты, к растеканию по субстрату и к преобразующему воздействию на среду. Эти же особенности позволяют кустарникам во всех климатических зонах успешно заселять свежие аллювиальные субстраты с неустойчивым гидрологическим режимом (острова, берега рек и озер), болота, крутые склоны, подвижные пески, промышленные отвалы и карьеры. Наконец, в условиях, которые благоприятны для развития древесных растений, кустарники входят непременной составной частью в структуру климаксовых лесных сообществ, а после рубок или каких-либо стихийных нарушений нередко играют эдификаторную роль на первых стадиях лесовосстановления. Таким образом, и в пространстве, и во времени кустарники, как правило, образуют наиболее мобильный элемент растительного покрова. Самое замечательное, что кустарники обязаны этим не каким-то существенным морфофизиологическим приобретениям, а своеобразной комбинации уже присущих отдельным группам растений свойств.

Плотность кустарниковых сообществ в природе варьирует в чрезвычайно широких пределах: от совершенно непроходимых зарослей до крайне разреженного произрастания (в аридных условиях). В последнем случае, как это показывают немногочисленные специальные исследования, определенное значение в сохранении оптимальной дистанции между растениями имеют выделяемые ими антибиотики (Одум, 1975). Некоторые виды кустарников, например анастатика иерусалимская (Anastatica hierochuntica L.), в аридных условиях отступают даже от прикрепленного образа жизни, становясь кочующими растениями — "перекати-поле". У травянистых одно- и многолетников аридной и степной зон эта способность достигает высокого совершенства.

Горизонтальная структура кустарниковых зарослей в большинстве случаев чрезвычайно сложна, поскольку при строгом подходе следует одновременно учитывать плотность и размещение и побегов, и кустов, и клонов. При условии, что размещение каждой из этих "целостностей" может иметь только три независимых состояния: регулярное, случайное или групповое, для горизонтальной структуры сообщества в целом по этому признаку оказываются возможными уже 27 состояний (3^3). На практике чрезвычайно распространено еще рядовое (и частный случай последнего — радиальное или кольцевое) размещение, так что число вариантов горизонтальной структуры кустарниковых сообществ еще более возрастает. С учетом же географического распространения, экологических потребностей, биологических особенностей и возрастной динамики кустарников, а также факта их широкого и разнообразного использования в культуре нет никаких оснований считать хотя бы одно из этих "надуманных" структурных состояний совершенно невероятным (запрещенным). К сожалению, никто с такими мерками к зарослям кустарников не подходил, в противном случае та же лесная таксация могла бы обогатиться новыми представлениями, в частности о структуре древостоев порослевого происхождения.

В противоположность горизонтальной структуре, вертикальная структура сообществ кустарников довольно проста. Побеги, как правило, снизу доверху покрыты листьями, протяженность полога колеблется

от нескольких десятков сантиметров (кустарнички) до нескольких метров. Коэффициенты заполнения пространства ветвями и листвой достигают максимальных значений в верхней части полога; таким образом, преобладающим типом вертикальной структуры следует считать "регулярную поверху" структуру (см. рис. 7, II). Вместе с тем в кустарниковых сообществах особое значение приобретает своеобразный тип вертикальной структуры сообществ, который можно условно назвать "волнистым". Суть его легко вообразить, если принять во внимание, что побеги в кустах обычно развернуты "веером" относительно начальной точки роста. Предельным выражением структуры данного типа являются сообщества кустарников типа Azorella selago, имеющих полусферическую форму и распространенных в субарктических областях. В тропическом поясе у кустарников очень часты явления каулифлории.

Классическим примером пионерных растительных группировок являются заросли мангров (Rhizophora, Bruguiera, Avicennia, Sonneratia), жизненная форма которых настолько своеобразна, что безоговорочно их нельзя отнести ни к древесным, ни к кустарниковым формациям. Во всяком случае, именно у мангров обнаруживается еще одно из замечательных приспособлений семенного размножения к экстремальным условиям — живорождение (вивипария). Зародыши при этом прорастают еще в плодах на родительском растении, достигают длины 60—70 см и немедленно укореняются, попадая в илистый субстрат. В умеренном поясе не столь эффектно, но в принципе почти аналогичным образом ведут себя семена ивовых. По наблюдениям А.П. Нечаева [1967], попадая на свежий аллювиальный субстрат, семена дальневосточных ив прежде всего прикрепляются обсыхающим хохолком к частицам субстрата, затем образуют так называемую колеоризу (влагалище для зародышевого корешка), состоящую из множества волосков, прочно удерживающих зародыши на месте, позднее под защитой колеоризы развивается стержневой корень. Весь этот процесс занимает лишь 3—4 дня, таким образом, ивовые оказываются весьма надежно приспособленными для освоения новых подвижных субстратов.

Подводя итог этому краткому очерку, следует заметить, что изученность кустарниковых формаций совершенно недостаточна. Особенно неудовлетворительны представления о возрастной структуре популяций кустарников. Последнее обстоятельство препятствует ясному пониманию динамических аспектов характеристики даже не столько самих кустарниковых сообществ, сколько тех специфических и, как правило, чрезвычайно подвижных элементов географического ландшафта, которым свойственна кустарниковая растительность.

СТРУКТУРА ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВ

Травами называются одно-, дву- и многолетние растения с неодревесневающими надземными стеблями. Как и любое другое, это определение характеризует группу в целом, на практике же встречается множество видоизменений стебля, а также переходных состояний одревес-

нения, затрудняющих классификацию. Выше цитировалось замечание А.Л. Тахтаджяна [1954], что травы произошли из деревьев путем прекращения активности камбия, путем постепенной утраты способности к росту в толщину. Такая точка зрения, несомненно, импонирует лесоведам, но ряд соображений заставляет принимать ее лишь как вполне вероятный, но частный случай. Прежде всего травянистыми были первобытные наземные растения. Таковыми и остаются до сих пор все споровые растения. "Расселение" меристем из полярных точек роста и междоузлий по всей поверхности стеблей могло происходить лишь в наземных условиях, занимало, по крайней мере, десятки миллионов лет и привело к пышному развитию древесной растительности в определенных климатических зонах земного шара. Появление лесных сообществ само по себе явилось мощным фактором эволюции форм, жизнедеятельность которых оказалась так или иначе связана со средой под пологом леса. При этом адаптационная способность травянистых растений, неизмеримо более высокая, чем у древесных, позволяла им находить свое место в структуре лесных сообществ благодаря именно устойчивости последней. Между тем громадные территории аридных и субарктических областей, а также разнообразные новообразующиеся (аллювиальные, вулканогенные и прочие) субстраты оставались ареной развития и безраздельного господства травянистых форм.

Современное видовое разнообразие травянистых покрытосеменных растений в подавляющей степени является функцией такого замечательного свойства, как короткая продолжительность жизни индивидов и соответственно высокая скорость смены поколений (так и напрашивается термин "оборачиваемость генофонда"). Сокращение продолжительности жизни растений само по себе оказалось возможным лишь на фоне общего морфофизиологического прогресса, на фоне высокоэффективного метаболизма ("оборачиваемости" вещества и энергии). Здесь нет возможности даже перечислить все прогрессивные приспособления цветковых травянистых растений к разнообразным условиям их жизнедеятельности. Важно подчеркнуть, что любое из этих приспособлений вырабатывалось в сообществах, на фоне неизбежного взаимодействия между особями и видами.

В предыдущих разделах данной главы можно было обойтись без упоминания о подразделении покрытосеменных на однодольные и двудольные, поскольку подавляющее большинство видов деревьев и кустарников относятся к двудольным. Из травянистых же растений к однодольным принадлежат, в частности, такие представительные и важные во всех отношениях семейства, как злаковые (более 6000 видов) и осоковые (около 3500 видов). Наиболее полный список различий между однодольными и двудольными растениями составлен П.Н. Жуковским [1964]. В числе этих различий упоминаются детали развития и строения зародыша, вторичное строение корня и стебля, расположение в стебле проводящих пучков, строение и жилкование листьев, характер отмирания листьев и наличие листовых следов на стеблях, продолжительность жизни растений и характер цветения, строение корневых меристем, строение стелы, цветка и пыльцы, тип цитокинеза (разделе-

ния цитоплазмы между дочерними клетками) при образовании микроспор, число клеток-антипод в зародышевом мешке, вязкость клеточного сока. Другие, в целом более краткие списки дополняются указанием на повышенную сложность биохимической природы двудольных [Жуковский, 1974]. Многие исследователи считают, что однодольные произошли от двудольных, хотя палеоботанические данные свидетельствуют об одинаковом геологическом возрасте этих классов растений. К сожалению, ни в одном из популярных списков не фигурируют какие-либо характерные фитоценологические особенности однодольных и двудольных растений, между тем подобное сравнение не лишено интереса, поскольку позволяет с новой позиции рассмотреть проблему их происхождения.

В табл. 22 сведены, на наш взгляд, наиболее существенные, вполне очевидные фитоценологические различия между однодольными и двудольными, т.е. различия между их сообществами. Разумеется, здесь только затрагивается обширная область исследований и элемент субъективизма в подборе признаков неизбежен, однако само внимание к деталям рассматриваемого порядка рано или поздно может привести к любопытным результатам. За основу взяты только более или менее контрастирующие признаки, поэтому на первый взгляд подбор их представляется случайным. Анализ этого списка, как и в большинстве аналогичных ситуаций, не дает однозначного ответа на вопрос, какой класс можно считать более подвинутым в эволюционном отношении. В целом создается впечатление, что сообщества, в которых доминируют однодольные растения, более динамичны и специализированы, структура их более однородна и устойчива, легко и быстро восстанавливается при всевозможных нарушениях, общая продуктивность и запасы фитомассы в них ниже (они обходятся в своей жизнедеятельности меньшим количеством органического вещества за счет высокой скорости его оборота), метаболизм и отношения особей в них организованы более рационально и экономно.

Табл. 22, несомненно, можно продолжить, но гораздо важнее конкретизировать ее пункты и наполнить их количественным содержанием, что и является благодарной задачей будущего. Возвращаясь к вопросам структуры сообществ травянистых растений, следует заметить, что им уже была посвящена полностью третья глава, где речь шла о споровых травянистых растениях. В настоящем разделе уместно будет провести параллель между структурными особенностями сообществ травянистых споровых и покрытосеменных растений. Эту параллель можно расценивать как итог эволюции структуры растительных сообществ одной жизненной формы на протяжении последних 500 млн. лет, но прежде рассмотрим один конкретный пример из жизни современного степного растительного сообщества.

В книге А.В. Калининой [1974], посвященной структуре и продуктивности основных типов пастбищ Монгольской Народной Республики, приводится серия планов, на которых показаны горизонтальные проекции некоторых степных сообществ. С любым из этих планов можно работать по методике, использованной в предыдущих главах. К сожа-

Таблица 22

Сравнительная характеристика фитоценологических особенностей однодольных и двудольных растений

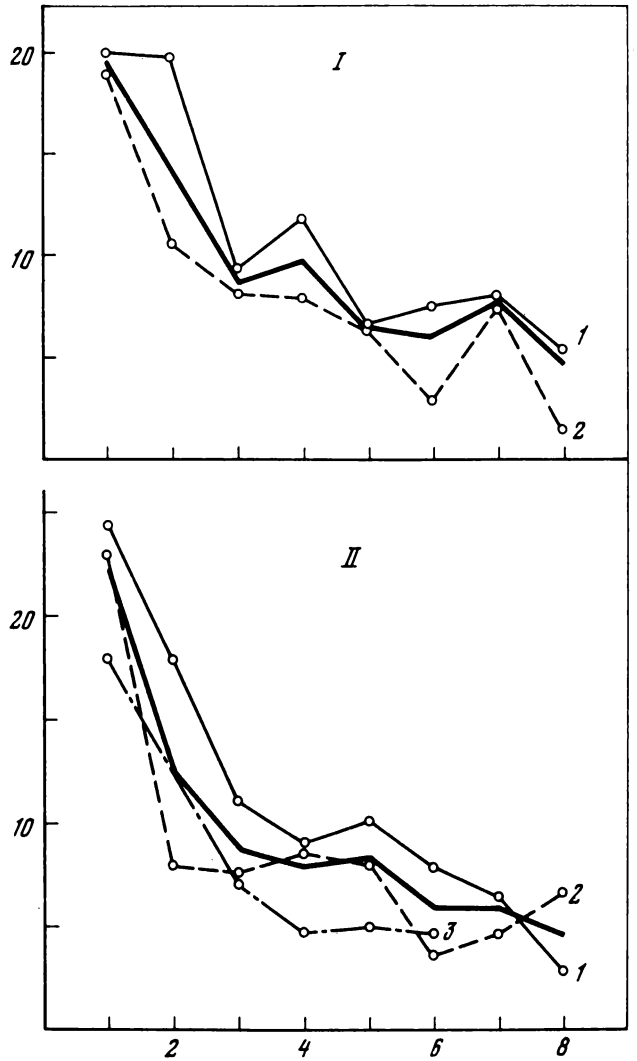
Однодольные	Двудольные
Формируют преимущественно травянистые сообщества, в том числе водные и болотные	Наибольше значение имеют древесные и кустарниковые сообщества
Много высокоспециализированных (эпифитных, сапрофитных и паразитических) видов, отдельные физиологические функции у представителей которых сильно редуцированы	Эпифитных, сапрофитных и паразитических видов сравнительного немного
Много видов-эфемеров (однолетников осенне-зимне-весенней вегетации) и эфемероидов (многолетников осенне-зимне-летней вегетации)	Эфемеры и эфемероиды практически неизвестны
Корневищные, клубнелуковичные и луковичные растения, многие из них образуют дернину	Растения преимущественно со стержневым корнем, дернину образуют немногие виды
Преобладают эндотрофная микориза	Преобладает экзотрофная микориза
Плотность популяций, как правило, чрезвычайно высокая, размещение особей преимущественно групповое	Плотность популяций обратно пропорциональна возрасту растений, размещение особей преимущественно случайное
Продолжительность жизни особей не превышает 100 лет (у пальм), есть монокарпические виды (растения зацветают один раз в жизни и затем погибают)	Продолжительность жизни отдельных организмов превышает 1000 лет, монокарпиков нет
Листья после отмирания не опадают (в сухом состоянии сохраняются на стебле, разрушаются постепенно). Соответственно поступление органики в почву более равномерно	Листья опадают сразу после отмирания с образованием отделительного слоя в основании черешка. Органика в почву поступает единовременно и крупными партиями
Листовые пластины ориентированы вертикально или наклонно. Фотосинтезирующий полог слабо стратифицирован в связи с вееро-, метельчато- или кистеобразным листорасположением	Листовые пластины ориентированы большей частью горизонтально. Фотосинтезирующий полог обычно хорошо стратифицирован благодаря интенсивному ветвлению и мозаичному расположению ветвей и листьев
В сукцессионных превращениях растительности занимают начальные этапы	В сукцессионных превращениях растительности занимают заключительные этапы
Пространственная структура сообществ более однородна и устойчива, более закрыта для внедрения новопоселенцев	Пространственная структура сообществ сложна и динамична, в ней находят свое место многие виды растений и животных
Продуктивность климаксовых сообществ сравнительно невелика, значительная доля фитомассы сосредоточена в подземной части	Продуктивность климаксовых сообществ весьма значительна, подавляющая часть фитомассы сосредоточена в надземных органах растений
Видовой состав сообществ обеднен, превалируют внутривидовые отношения	Видовой состав сообществ очень пестрый, большое значение имеют отношения между видами

лению, условные значки, которыми показано размещение особей большинства видов, не несут никакой информации о морфометрических параметрах каждой из этих особей. В этом смысле методика полевых геоботанических наблюдений нуждается в соответствующей корректировке. Уж если проделывается столь кропотливая и трудоемкая работа по съемке размещения особей, то стоит одновременно снять и какие-то элементарные морфометрические параметры каждой особи и показать их на плане в какой-либо удобной форме. Информативность в настоящее время сугубо иллюстративного материала после такой процедуры неизмеримо возрастет. Обработка количественных данных и формулировка соответствующих выводов не требуют особых затрат и естественно переходят в компетенцию непосредственного исполнителя работ. Как бы то ни было, а для дерновинных злаков на планах Калининой показаны горизонтальные проекции дерновин, с площадями которых как раз и можно еще поработать.

Вострецово-мелкодерновиннозлаковая степь (Aneurolepidium pseudoagropyrum — Poa botryoides + Koeleria gracilis) является вполне типичным и распространенным элементом формации горных степей Монголии. Основу ее травостоя составляют мятлик кистевидный (Poa botryoides) и тонконог стройный (Koeleria gracilis). Значительное участие в сложении травостоя принимает житняк гребенчатый (Agropyrum cristatum). Вострец (Aneurolepidium pseudoagropyrum) менее обилен, но его побеги довольно равномерно вкраплены в травостой, значительно возвышаются над ним, что и определяет характерный облик сообщества (на плане А.В. Калининой его особи показаны условными значками). Все это многолетники, причем мятлик, тонконог и житняк образуют рыхлый куст или дернину, проекции которых и показаны на плане. Всего в составе исследуемого сообщества участвует 14 видов (на площади 0,5 м^2).

Принимая геометрический центр проекции куста или дернины злаков за основу особи, естественно предполагать, что размеры проекций дернин определенным образом зависят от взаимного размещения особей (дернин или кустов). Как и во всех предыдущих, в данном случае нами исследовано распределение особей злаков по классам плотности и зависимость количественных характеристик особей (в данном случае площадей проекций их дернин) от плотности в точке. Присутствием сопутствующих видов разнотравья пришлось пренебречь.

На рис. 54, *I* показана зависимость площадей проекций дернин мятлика и тонконога от распределения особей по классам плотности. На рис. 54, *II* показана такая же зависимость, но с учетом и менее распространенного житняка, стебли которого на 5—10 см возвышаются над уровнем основного полога. Как видно из рис. 54, размеры дернин отдельных особей в злаковом сообществе весьма существенно зависят от их размещения. Собственно говоря, ничего другого и нельзя было ожидать, однако эти результаты лишний раз показывают, что жизнедеятельность сообществ подчиняется единым законам, независимо от того, состоят ли эти сообщества из бактерий, деревьев или трав. В данной ситуации результаты имеют особое значение, поскольку злаки издавна



Р и с. 54. Зависимость размеров злаковых дернин в степном сообществе от плотности в точке

I — Koeleria gracilis *(1)* + Poa botrioides *(2)*; *II* — Koeleria gracilis *(1)* + Poa botrioides *(2)* + Agropyrum cristatum *(3)*. По оси ординат — площадь дерновины (в $см^2$); по оси абсцисс — класс плотности. Жирной линией показаны усредненные показатели для всех видов

являются важнейшим объектом хозяйственного использования. В частности, интересно рассмотреть размеры затрат, с которыми связана организация сообществ данного морфологического типа.

Размещение злаковых дернин по площади в данном сообществе близко к групповому. Проективное покрытие составляет 27%. Расчет по-

казывает, что если это же самое количество злаковых дернин в таком же точно видовом соотношении распределить по площади регулярно, то, при прочих равных условиях, проективное покрытие в данном сообществе могло бы составить 65% (все особи находились бы в первом классе плотности и имели бы соответствующие параметры). Максимальная валовая урожайность сообщества данного типа оценивается в 11 ц с 1 га [Калинина, 1974]. Если урожай считать пропорциональным проективному покрытию, то потенциальную максимальную урожайность данного сообщества (при той же самой плотности и видовом составе растений) можно оценить в 26,5 ц/га. Этот весьма грубый расчет, тем не менее, вполне убедительно показывает, что до 60% потенциальной урожайности данного сообщества теряется за счет только одного сугубо биосоциального фактора — типа исходного размещения зачатков особей по площади. Не составляет особого труда рассчитать варианты, в которых бы учитывался видовой и возрастной состав окружения каждой особи, более того, все эти факторы можно учесть и в динамике (см. предыдущую главу). Разумеется, идеал, параметры которого при этом могут быть получены, практически недостижим, поскольку многое зависит от почвенных и гидроклиматических факторов (последние могут и не обеспечить столь высокой продуктивности сообщества). Во всяком случае какая-то часть потенциальных возможностей травянистого сообщества, несомненно, может быть реализована в результате сознательного вмешательства в его организацию (регулируемый выпас скота в определенные сроки, изъятие некоторых видов или, напротив, дополнение видового состава и т.п.). Важно подчеркнуть, что пропагандируемая нами методика позволяет и в данном случае рассчитать и предвидеть результаты того или иного вмешательства в структуру и динамику сообщества.

К сожалению, в нашем распоряжении нет материалов, позволяющих проанализировать взаимодействия между отдельными побегами травянистых растений в кусте. Чрезвычайно удобной моделью для подобного исследования могли бы быть заросли бамбука (Sasa kurilensis) или вейника (Calamagrostis). В связи с этой задачей особое значение приобретает исследование онтогенеза и возрастной структуры популяций покрытосеменных растений [Уранов, 1967], поскольку именно оно дает решающие предпосылки для проникновения в тонкую структуру сообщества, для перехода на новый уровень представлений.

В табл. 23 сведены, на наш взгляд, наиболее существенные структурные различия между сообществами травянистых споровых и цветковых растений. В основу характеристики сообществ споровых растений положены свойства моховых, плауновых, папоротниковых и хвощовых группировок, как правило, под пологом лесов умеренного пояса. Характеристика сообществ цветковых растений основана на признаках луговых и степных формаций.

При анализе табл. 23 трудно удержаться от некоторого разочарования. Казалось бы, за 500 млн. лет эволюции наземных травянистых растительных форм могли произойти гораздо более внушительные и кардинальные превращения структурной организации их сообществ. Но

Таблица 23

Фитоценотические особенности травянистых споровых и цветковых растений

Споровые	Цветковые
Существуют в подчиненных ярусах лесных формаций. Самостоятельные формации образуют в экстремальных физико-географических условиях (в субарктической зоне, в субальпийском поясе, на болотах, на молодых в геологическом отношении субстратах)	Образуют самостоятельные формации в различных ландшафтно-географических зонах (луга, степи, прерии, саванны и пр.) и в различных экологических условиях. Как составной элемент входят в структуру любых типов растительности. Широко используются в культуре
Группировки бедны по видовому составу. Как правило, монодоминантны	Группировки богаты по видовому составу. Полидоминантны
Консортные отношения с животными неизвестны. Как правило, облигатные микотрофы	Чрезвычайно зависимы от консортных отношений с насекомыми и животными других типов. Многие виды — облигатные микотрофы
Целостность особей низкая (границы особей неопределенные). Часто единственным видимым дискретным элементом сообщества является отдельный побег или лист (вайя)	Как правило, выделяются единицы трех уровней целостности: отдельный побег — система побегов (куст) — система кустов (клон)
Преобладает вегетативное размножение	Основное значение имеет семенной способ размножения
Плотность группировок чрезвычайно высокая	Плотность сообществ варьирует в широких пределах
Численность особей весьма стабильна во времени	Численность особей отличается характерной возрастной динамикой
Известны исключительно многолетние формы	Известны одно-, дву- и многолетние формы
Размещение особей групповое	Размещение особей случайное
Горизонтальные проекции группировок однообразные, монотонные, мозаичность и комплексность не выражены	Горизонтальные проекции сообществ пестрые, чрезвычайно выражены мозаичность и комплексность, но вполне обычно и случайное чередование особей разных видов
Скелетные осевые органы первого порядка обычно стелющиеся, часто подземные	Скелетные осевые органы растений чаще всего ориентированы вертикально
Вертикальная структура группировок однородная, фотосинтезирующий полог недифференцирован, корневые системы поверхностные	Параметры вертикальной структуры варьируют в широких пределах, ярусное распределение надземных и подземных органов растений разных видов

Таблица 23 (окончание)

Споровые	Цветковые
Возрастная структура группировок исключительно устойчива (сообщества "не стареют и не молодеют" на протяжении многих десятков лет)	В соответствии с онтогенетическими превращениями особей обычно выделяются возрастные аспекты сообществ
Для сообществ характерно расширяющееся воспроизводство органического вещества, с переработкой которого гетеротрофное население ценоза справляется не всегда. "Организационные" энергетические затраты сообществ	Значительная часть потенциальной продуктивности сообществ расходуется на поддержание оптимальной структуры (конкурентные отношения, возрастное самоизреживание популяций). Избыточного производства органического вещества не наблюдается

здесь уже неоднократно подчеркивалось, что биологические структуры любого ранга чрезвычайно устойчивы, и табл. 23 является вполне наглядной иллюстрацией этого тезиса. Большинство различий в структуре сообществ травянистых споровых и цветковых растений относится к числу количественным аспектам. Более того, само это противопоставление в значительной степени условно, поскольку во многих типах сообществ споровые и цветковые растения успешно согосподствуют. Например, в книге А.В. Калининой (1974) приводится план горизонтальной проекции беломятликово-овсяницево-плаункового степного сообщества (рис. Ц. Даважамца), в котором до 30% проективного покрытия приходится на долю плаунка (Selaginella sanguinolenta), а 40% — на долю представителей 23 видов цветковых растений. Совершенно очевидно, что в данном сообществе ни один из последних в отдельности не может быть для плаунка сколько-нибудь опасным конкурентом.

Существенный морфоанатомический и физиологический прогресс травянистых цветковых растений в структуре их сообществ обернулся прежде всего, так сказать, "облигатной полидоминантностью" (монодоминантные сообщества цветковых, как правило, неустойчивы), соответствующим расширением спектров специализации и форм взаимодействия между особями и видами, а также динамичностью структуры в сезонном (фенологическом), возрастном и историческом аспектах. Можно сказать, что жизнедеятельность сообществ споровых растений детерминирована преимущественно онтогенетическими факторами, а цветковых — фитоценотическими.

Способности планеты Земля к образованию принципиально новых типов физических субстратов и сред ограничены (пока в это не вмешивается человек). Поистине беспредельным является чередование на конкретных территориях в геологическом масштабе времени периодов увлажнения — осушения, потепления — похолодания, поднятия — опус-

кания и т.п. Не новые комбинации физико-географических условий, а постепенные превращения одних известных комбинаций в другие определяют, по-видимому, генеральную линию в эволюции биосферы. Вполне естественно, что некоторые виды цветковых растений на этом естественноисторическом фоне оказались весьма процветающими новопоселенцами в "колыбели жизни" – водной среде. Таковыми из двудольных являются кувшинки (Nymphaea), лотосы (Nelumbo) и знаменитая виктория (Victoria amazonica). Из однодольных это морские зморники (Zostera), пресноводные элодеи (Elodea), рдесты (Potamogeton) и ряски (Lemna). Даже в этом кратком списке можно выделить виды более "продвинутые" или менее "продвинутые" в освоении водной среды, однако наивно полагать, что это и есть та последовательность, в которой происходила "иммиграция" цветковых растений в воду. Вероятней всего, что первичными в этом потоке могли быть ископаемые болотные формы растений. Колоссальные возможности водных цветковых растений особенно отчетливо видны на примере элодеи канадской (Elodea canadensis), взрывоподобное расселение которой по водоемам земного шара чревато еще самыми неожиданными последствиями. Структура сообществ водных цветковых растений существенно упростилась в связи с постоянным дефицитом света и газа, но продуктивность их может быть очень высокой.

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ

Проблема классификации жизненных форм растений имеет громадную историю [Серебряков, 1962; Воронов, 1963; Шенников, 1964; Быков, 1970]. Не претендуя на полноту освещения, в настоящем разделе уместно рассмотреть некоторые аспекты этой проблемы, имеющие отношение к теме нашего исследования.

Концепция жизненных форм определенным образом перекликается с ботанической систематикой. И та и другая призваны облегчить ориентирование в разнообразии типов растений, населяющих Землю. И та и другая, в принципе, должны объяснить это разнообразие с эволюционных позиций. Сам факт построения за последнее столетие десятков независимых систем жизненных форм растений показывает, что проблема классификации последних не принадлежит к числу "проклятых тайн" природы, иными словами ее решение не может быть продуктом какого-то "озарения", а, вероятней всего, окажется результатом целоустремленного и последовательного синтеза известных представлений в области филогении, морфологии, физиологии, географии, экологии и "социологии" растений. Пренебрежение хотя бы одной из этих сторон практически низводит любую из предложенных классификаций жизненных форм в ранг искусственной. Прекрасной иллюстрацией состояния дел в данной области является критика Г.М. Зозулиным [1958] теоретических представлений И.Г. Серебрякова [1954, 1955]. Как известно, стержнем в классификации жизненных форм покрытосеменных растений Серебрякова является ряд: деревья – кустарники – кустарнички –

травянистые многолетники — однолетние травы, т.е. в основе подразделения лежит длительность жизненного цикла главной и заменяющих ее скелетных надземных осей растения.

В детализированном виде система Серебрякова в настоящее время является одной из наиболее популярных [Серебряков, 1974], но и замечания по ней Зозулина остаются в силе. В числе последних можно упомянуть и "замалчивание" роли фитоценологических отношений в становлении жизненных форм, и соответствующую искусственность исторических построений (новые жизненные формы будто бы вырабатывались при освоении новых территорий, а затем мигрировали в сообщества более примитивного типа, находя в них свободные экологические ниши), и несущественность классификационных морфологических признаков по отношению к основополагающей функции размножения, и неправомерность рассмотрения жизненных форм покрытосеменных в отрыве от "остального растительного мира".

Со всеми этими замечаниями трудно не согласиться, но столь же серьезной критике можно подвергнуть и схему, предложенную Г.М. Зозулиным [1959]. Прежде всего в ней вслед за Г.Н. Высоцким [1915] за основу классификации принята способность растений только к вегетативному размножению, а ведь желательно было бы учесть и более прогрессивные способы размножения. Затем совершенно неясно, как вся эта система согласуется с историей растительного покрова Земли, т.е. насколько верно в ней отражен принцип развития. В частности, "основной эволюционный путь" (по Г.М. Зозулину: реддитивные — рестативные — иррумптивные растения) можно "прочесть" и в обратном порядке, т.е. считать первичными, по крайней мере с момента внедрения растений на сушу, именно иррумптивные растения как наиболее агрессивные при освоении субстратов. Напомним: что реддитивными называются многолетние растения, которые не возобновляются при уничтожении их надземных частей, а иррумптивными — растения, не только возобновляющиеся, но к тому же и способные к вегетативному разрастанию с помощью подземных или надземных стелющихся побегов. Типичным примером последних являются как раз споровые растения, и в частности именно такими, по-видимому, были псилофиты. Наконец, на наш взгляд, в классификации Г.М. Зозулина неудобны наименования типов жизненных форм (реддитивные, иррумптивные, вагативные и инсидентные растения).

Международное признание получила система жизненных форм растений, разработанная в 1905—1913 гг. Раункиером [Raunkiaer, 1937] и дополненная впоследствии многими выдающимися ботаниками. Стержнем этой системы являются особенности расположения почек возобновления у растений при перенесении последними неблагоприятных периодов жизни, связанных с понижением температур или недостатком влаги. Раункиер имел в виду только покрытосеменные растения, но Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1951], учитывая тип среды обитания и способ прикрепления растений к субстрату, распространил систему Раункиера на все растительное царство. Схема Раункиера, существенно усовершенствованная Браун-Бланке, оказалась довольно компактной

и вполне обозримой: по существу, она сейчас представляет собой "краткую ботаническую энциклопедию".

Концепция жизненных форм как типов приспособления растений к разнообразным условиям физической среды основывается на морфологических признаках растений. Г.Н. Высоцкий [1915] впервые поставил и обосновал проблему исследования "фитосоциальных классов" как типов "социального" поведения растений, как типов приспособления растений к условиям фитоценотической среды. В дальнейшем фитосоциальные классы стали именоваться фитоценотипами или ценотипами. Как ясно из предыдущего обзора, жизненная форма является преимущественно морфологической категорией. Фитоценотип — категория структурно-функционального порядка. Большой вклад в развитие концепции фитоценотипов сделан И.К. Пачоским [1921], Г.И. Поплавской [1924], В.Н. Сукачевым [1926], Л.Г. Раменским [1938], С.Я. Соколовым [1947] и Б.А. Быковым [1957]. За рубежом наиболее активным пропагандистом этой концепции был Клементс [Clements, 1936].

На примере любой классификации нетрудно убедиться, что громадное разнообразие жизненных форм растений сводится к весьма небольшому числу фитоценотипов, и это вполне естественно, поскольку в основе фитоценотипа лежат наиболее существенные и по своей природе комплексные признаки растений, чего как раз и не хватает феноменологическим характеристикам жизненных форм. Для иллюстрации этого положения достаточно напомнить определение Раменским [1938] "силовиков" как наиболее мощных во всех отношениях растений, которые, "энергично развиваясь, захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды" [цит. по А.П. Шенникову, 1964, с. 265]. Это чрезвычайно емкое определение акцентирует внимание на функциональных особенностях растений, которые раскрываются именно в сообществах и реализуются в динамике последних.

Концепции жизненных форм и фитоценотипов не исключают, а дополняют одна другую. В той и другой важно установить преемственность объектов классификации, проследить пути их становления и развития в геологическом масштабе времени. Попытки генетической классификации жизненных форм предпринимались неоднократно [Серебряков, 1954, 1955, 1962; Зозулин, 1958, 1959], однако эта грандиозная задача, на наш взгляд, не может быть успешно решена в рамках чисто морфологических или даже морфогенетических представлений. Задача генетической классификации фитоценотипов столь прямолинейно не ставилась, однако ее решение представляется более реальным и перспективным.

К проблеме генетической классификации фитоценотипов может быть несколько взаимодополняющих подходов: во-первых, с позиций филоценогенезиса [Сукачев, 1944] или фитоценогенеза [Быков, 1970], т.е. на фоне исторического процесса формирования новых фитоценозов, формаций и типов растительности; во-вторых, с позиций эволюции важнейших физиологических функций, а также морфо-анатомических сис-

Р и с. 55. Основные моменты усложнения организации жизни на суше

тем и органов растений; и наконец, с позиций эволюции форм взаимодействий растений в сообществах, эволюции структурно-функциональной организации сообществ. В истории растительного покрова можно выделить основные этапы и узловые моменты, которые более или менее прослеживаются с любой из перечисленных позиций. Так, в фитоценогенезе отчетливо выделяются этапы океанической жизни, первичного освоения растениями суши, становления и развития лесных формаций антраколита, и, наконец, формирования близкого к современному дифференцированного растительного покрова. В части морфофизиологического прогресса растений бесспорно значение таких моментов, как расхождение автотрофных и гетеротрофных форм, развитие функции полового размножения, расцвет споровых, появление голосеменных, а затем и покрытосеменных растений. Для структурно-функциональной организации растительных сообществ чрезвычайно важными последствиями сопровождались, с одной стороны, становление таких морфологических типов, как накипные (слоевцовые) наземные формы, сосудистые травянистые растения, деревья и кустарники; а с другой стороны, функциональная дифференциация видов хотя бы на такие крупные подразделения, которые в терминах Л.Г. Раменского, Г.И. Поплавской и С.Я. Соколова можно обозначить как "силовики" (эдификаторы), "выносливцы" (субэдификаторы) и "выполняющие" (ассектаторы). На рис. 55 перечисленные здесь события и этапы истории растительного мира соотнесены в масштабе геологического времени, т.е. геохронологической шкалы.

Как и следовало ожидать, наибольшие затруднения возникли при попытке расположить в определенный ряд явления фитоценотического порядка, и их пришлось выделить и рассмотреть особо (рис. 56). Дело в том, что в процессе исторического развития растительного покрова Земли древние и примитивные формы, как правило, не исчезают, а узко специализируются и успешно сосуществуют с более прогрессивными формами. Некоторые структуры повторяются в новых сочетаниях, приобретая новые качества и функции: господствовавшие элементы становятся подчиненными, ведущие признаки оказываются второстепенными и т.д. Весьма характерно, например, что в ролях эдификаторов, субэдификаторов и ассектаторов в соответствующих условиях могут выступать споровые и покрытосеменные растения; автотрофы и гетеротрофы, древесные, травянистые и накипные, многоклеточные и одноклеточные формы. Один и тот же вид в одной среде является эдификатором, а в другой — довольствуется ролью ассектатора. В частности, было время, когда, вероятней всего, ассектаторы из водорослевых бентических сообществ литорали стали первопоселенцами суши, но при этом они возвысились в ранг эдификаторов. Позднее, с развитием более совершенных сосудистых форм, пионерные виды могли отступить сначала на позиции субэдификаторов, а затем и ассектаторов. На этих примерах отчетливо видно, что сама по себе концепция фитоценотипов в естественноисторических реконструкциях малоэффективна. Положение, однако, можно коренным образом изменить, если ее использовать в комплексе с морфогенетическими и физиологическими представлениями.

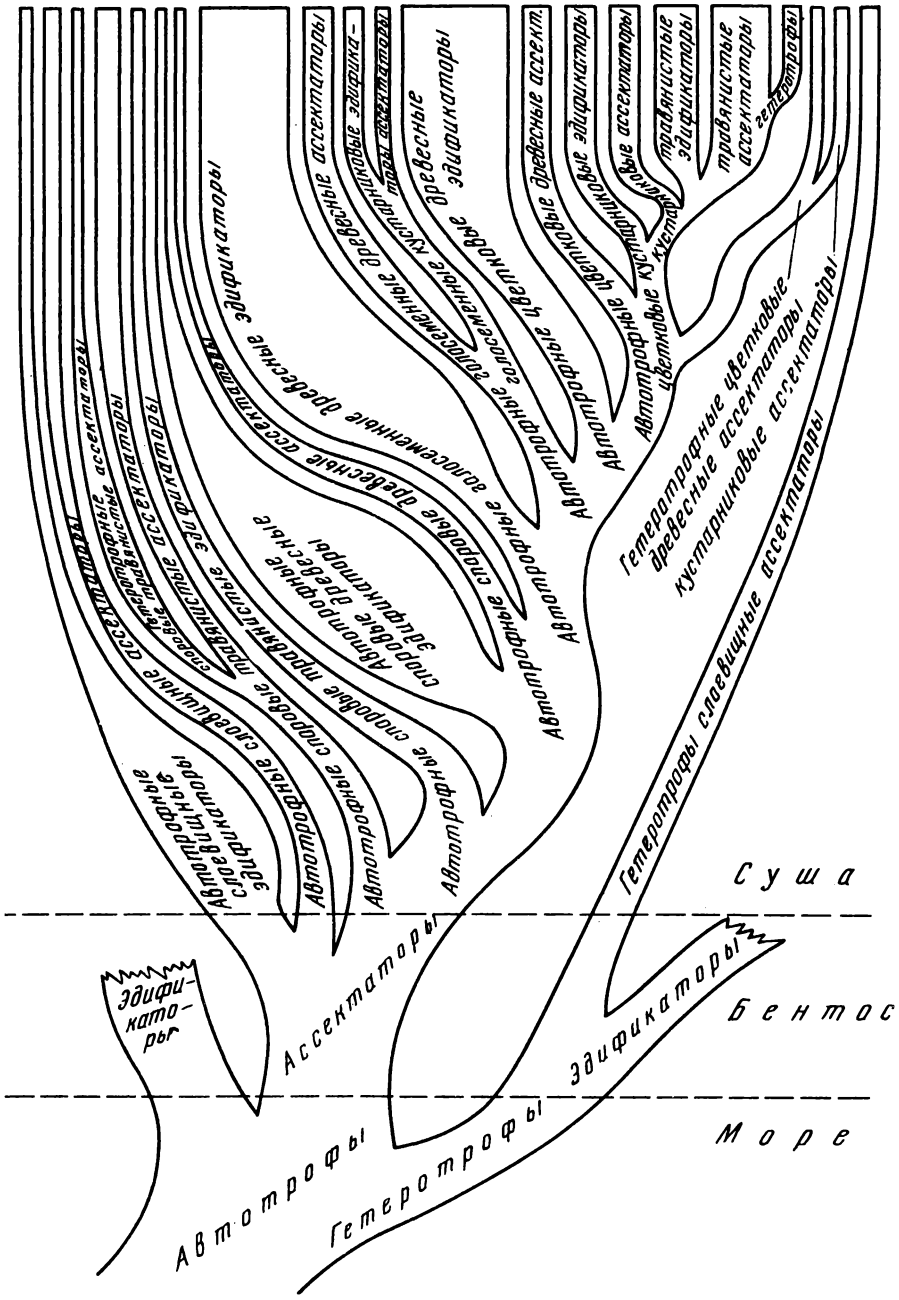


Рис. 56. Историческое развитие основных фитоценотипов

По способу питания организмов царство растений четко распадается на автотрофные и гетеротрофные формы. По способу размножения растения можно подразделить на споровые, голосеменные и покрытосеменные. Это подразделение совпадает с крупными таксономическими категориями и коррелирует с весовыми физиологическими различиями, что также немаловажно. В морфологическом отношении достаточно ограничиться выделением накипных или слоевищных, а также травянистых, древесных и кустарниковых форм, которые в известном смысле обладают исторической преемственностью. Затем для всех этих категорий растений можно принять в расчет подразделение их хотя бы только на два контрастирующих фитоценотипа: эдификаторы и ассектаторы. Теперь, наконец, можно попытаться рассмотреть в историческом плане все возможные комбинации названных физиологических, морфологических и фитоценологических свойств растений. На рис. 56 как раз и показаны результаты такого анализа.

На схеме отражено прежде всего то обстоятельство, что первичными в мире растений были автотрофы. Гетеротрофы во всех средах и в любых таксономических группах растений появлялись с некоторым запаздыванием. Становление бентических сообществ сопровождалось уже дифференциацией растений на фитоценотипы, поскольку прикрепленный образ жизни вызвал среди растений конкуренцию за свет (у автотрофов) и субстрат (у гетеротрофов). По своей морфологии и физиологии это были, по-видимому, слоевищные споровые растения. Первичное освоение растениями суши ознаменовалось взрывом видообразования и появлением сосудистых травянистых форм. Как уже было сказано, пионерами в освоении суши, вероятней всего, могли быть именно второстепенные компоненты бентических сообществ (субэдификаторы и ассектаторы), которые на суше оказались способны на самостоятельную роль эдификаторов. С учетом травянистых форм число возможных комбинаций рассматриваемых признаков растений и соответственно типов сообществ значительно возросло. Как и сейчас, разнообразие физико-географических условий и типов субстрата в тот далекий период было, по-видимому, безгранично велико, поэтому реализоваться в определенных обстоятельствах могли любые из рассматриваемых комбинаций. Следующим узловым событием явилось возникновение древесных форм растений, а вместе с ними и принципиально новых типов субстратов и сред. Древесная форма роста — продукт общественной жизни травянистых растений, результат напряженной конкуренции за пространство во всех его измерениях, включая и координату времени. В условиях лесных сообществ споровых растений зародился в конце и семенной способ размножения. Спектр возможных комбинаций рассматриваемых признаков у разных групп растений еще более возрос. Носители уже известных комбинаций признаков частью вписывались в структуру сообществ новых типов на второстепенных ролях, а частью вытеснялись в пограничные и неудобные местообитания. Непрерывные нарушения и перестройки литосферы постоянно открывали новые сферы для пионерных группировок примитивных растений. Последними крупными событиями было появление покрытосеменных растений и ре-

дукция некоторых древовидных форм до уровня кустарников и трав.

В предложенной схеме содержится ряд совершенно очевидных условностей. В частности, пришлось отступить от строго комбинативных принципов, исключив некоторые маловероятные или трудновообразимые сочетания, а также переходные состояния объектов. Тем не менее заключительный перечень комбинаций вполне объективно отражает специфику тех исторически разновозрастных и неравноценных "блоков", из которых сложены современные растительные сообщества. Разумеется, эта схема должна быть еще и еще раз продумана с различных точек зрения и во всех деталях, однако ближайшей задачей является анализ географии и экологии упомянутых "блоков".

В данной главе мы были вынуждены излагать материал особенно фрагментарно и конспективно, и здесь, по-видимому, в полной мере проявился субъективизм, неизбежный при освещении столь широкой и многоплановой темы, какой является структурно-функциональная организация современного растительного покрова. Думается, что исчерпывающий анализ предмета может быть задачей лишь крупного научного коллектива.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Растениеводство зародилось независимо в разных частях земного шара примерно 9—10 тыс. лет тому назад [Вавилов, 1926, 1940; "Возникновение и развитие земледелия", 1967; Жуковский, 1971]. В настоящее время площадь обрабатываемых сельскохозяйственных земель, по данным П. Дювиньо и М. Танга [1973], достигает уже 14,5 млн. км^2, что составляет около 10% поверхности суши. С учетом площадей окультуренных лугов, искусственных пастбищ и лесных культур эти цифры, вероятно, следовало бы удвоить. Но действительно потрясающее впечатление производит тот малоизвестный факт, что из 500 тыс. видов растений современной флоры возделывается всего немногим более 300 видов и что "... бóльшая часть человечества наших дней питается в основном за счет 13 видов растений" [Дювиньо, Танг, 1973, с. 201]. Естественно, что здесь не учитываются десятки тысяч видов растений, используемых эпизодически в садовых, лесных, огородных и комнатных культурах, а также возделываемых в научных, технических и коллекционных целях.

Основополагающей особенностью агрофитоценозов является их строгая функциональная специализация, узкоцелевое назначение, что пронизывает все аспекты их жизнедеятельности и определяет их структуру. С эволюционной точки зрения многовековой опыт земледелия представляет собой колоссальный экспериментальный материал, поскольку в этом смысле агрофитоценозы можно рассматривать как живые системы, моделирующие существенные моменты жизнедеятельности неизмеримо более сложных естественных фитоценозов. С другой стороны, и "у природы всегда есть чему поучиться", но для этого необходимо соотнести опыт и результаты земледельческой практики с основными эволюционными тенденциями. Попытки подобного рода составляют, по существу, одну из перманентных прикладных задач общей биологии. Мы в данном случае ограничимся анализом лишь нескольких наиболее актуальных моментов.

По предложению Ю.П. Бялловича [1936], раздел фитоценологии, посвященный искусственным фитоценозам, именуется культурфитоценологией. В пределах последней обычно выделяются агрофитоценология (учение о полевых культурфитоценозах), лесная культурфитоценология и городская культурфитоценология. За последние два-три деся-

тилетия созрели все предпосылки для самостоятельного оформления технической культурфитоценологии как биологических основ создания промышленных установок для получения технологического сырья, а также для очистки промышленных отходов, включая их рекультивацию. В ответ на запросы восстановления растительного покрова на преобразованных промышленностью землях, как правило, в черте или вокруг городов, зародилась новая отрасль культурфитоценологии — промышленная ботаника [Тарчевский, 1967, 1969; Штина, Шилова, Неганова, 1971]. Последняя в настоящее время рассматривается как составная часть "индустриальной биогеоценологии" [Лавренко, 1971; Колесников, Моторина, 1975; Колесников, 1976] или "индустриальной экологии" [Кулагин, 1974], что должно обеспечить комплексный подход к оценке явлений (с инженерных, биологических, географических и экономических позиций). Наконец, при соответствующей постановке вопросов, культурфитоценология может иметь выход в теорию создания замкнутых систем жизнеобеспечения человека в условиях космоса и других планет солнечной системы.

СТРУКТУРА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ

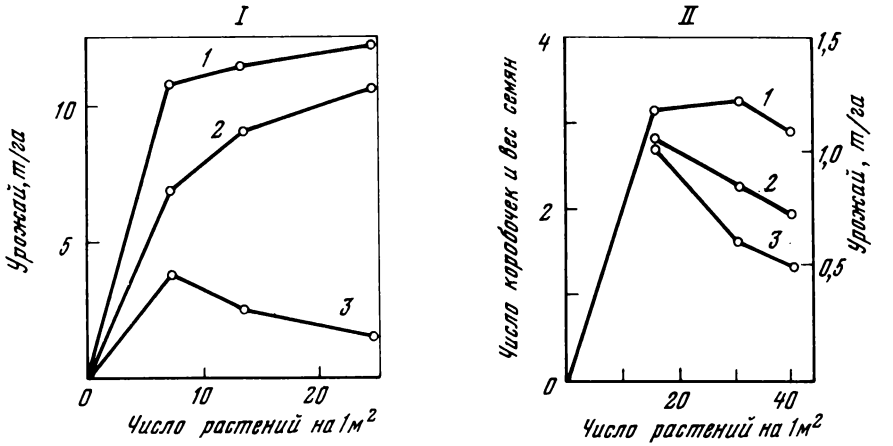
Инициатива теоретической постановки вопросов агрофитоценологии принадлежит В.Н. Сукачеву [1925]. Значительный вклад в разработку основ агрофитоценологии сделан М.В. Марковым [1972] и его учениками. Центральным моментом агрофитоценологии является убеждение, что "в агрофитоценозе находят свое выражение все свойства естественного фитоценоза. Подобно тому, как естественный фитоценоз вместе с населяющими его животными организмами входит в состав биоценоза и далее в состав биогеоценоза, точно так же и агрофитоценоз вместе с его животным населением образует агробиоценоз, входящий в состав полевого биогеоценоза — агробиогеоценоза" [Марков, 1972, с. 8]. В отличие от естественных фитоценозов структурно-функциональная организация агрофитоценозов всецело подчинена интересам человека. Функцию агрофитоценозов можно определить как максимальное производство на единице площади того или иного полезного для человека органического продукта при минимальных затратах человеческого труда. При этом та или иная естественная физиологическая способность растений многократно умножается посредством создания и поддержания соответствующей структуры агрофитоценозов. Исходя из своих интересов и биологических свойств культивируемых растений, человек может существенно видоизменять и физическую среду агрофитоценозов обработкой почвы, удобрением, орошением, поливом и т.д. Развиваемая в настоящее время концепция "энергетических субсидий" в земледелии [Одум, 1975] особенно наглядно показывает, что агрофитоценоз является категорией не только биологического, но и экономического порядка.

В большинстве случаев агрофитоценозы создаются возделыванием одного вида культурного растения. Значительно реже практикуются

смешанные посевы (вика с овсом, клевер с тимофеевкой, кукуруза или подсолнечник с бобовыми и т.п.). На практике же в состав агрофитоценозов непременно входят еще разнообразные высшие сорные растения, а также бактерии, грибы и водоросли. Во флоре СССР насчитывается около 1300 видов факультативных и более 100 видов облигатных сорняков — антропохоров, т.е. видов, сопутствущих сельскохозяйственной деятельности человека. Е.Н. Синская [1928, 1948] специально исследовала пути приспособления сорных растений к условиям агрофитоценозов и на многочисленных примерах показала громадное эволюционное значение фитоценотической среды. Непроизвольный отбор сорных форм растений в агрофитоценозах происходит одновременно по широкому спектру признаков, в громадных экологических и географических масштабах, с жесткой фенологической регулярностью и хронологической последовательностью, с использованием мощной сельскохозяйственной техники, а в последнее время и с помощью разнообразных химических средств. Но даже и на этом фоне среда агрофитоценозов оказывается весьма существенным фактором отбора для сорных и культурных форм.

Как показал Кан-Ихи Сакаи, дикорастущие растения обладают более слабой конкурентоспособностью по сравнению с культурными формами. По его мнению, "одна из возможных причин этого состоит в том, что среди дикорастущих растений происходил гораздо более интенсивный отбор на приспособленность к условиям внешней среды, чем на конкурентоспособность по отношению друг к другу, тогда как культурные растения, находящиеся под защитой человека, оказались вне влияния сурового естественного отбора, но подвергались действию взаимной конкуренции, поскольку в любой данной "линии' сосуществуют различные генотипы" [1964, с. 330]. Как бы то ни было, а представляется очевидным, что высшие сорные растения агрофитоценозов являются филогенетически наиболее молодыми и бурно эволюционирующими формами в современном растительном покрове и именно в этом смысле представляют глубокий теоретический интерес. К сожалению, конкурентоспособность диких и культурных растений в агрофитоценозах обычно исследуется лишь сравнением результатов выращивания их в чистых и смешанных культурах. Как было показано в предыдущих главах, новые и подчас неожиданные представления могут быть получены при сравнении средних значений признаков, вычисленных для отдельных особей разных видов в различных комбинациях соседства в одном и том же ценозе при их случайном размещении.

Плотность культурных растений в агрофитоценозах задается нормой высева семян, устанавливаемой эмпирически. Весьма содержательный анализ и обобщение представлений о зависимости величины урожая от плотности посева проделаны Дж. Харпером [1964]. На рис. 57, по данным Харпера, показаны характерные особенности рассматриваемой зависимости на примере кукурузы, выращенной на силос, и мака снотворного (Papaver somniferum). Резюмируя эти и многочисленные другие примеры, Харпер пишет: "Реакция культурных растений на плотность такова, что уменьшение веса отдельного растения при высоких



Р и с. 57. Влияние плотности стояния растений на общий урожай и его структуру, по Дж. Харперу [1964]

I — общий урожай надземных органов и вес початков кукурузы, выращенной на силос: *1* — сухой вес надземных частей; *2* — сухой вес надземных частей без початков; *3* — вес початков; *II* — урожай семян мака снотворного: *1* — урожай семян; *2* — вес семян на одну коробочку (в г); *3* — число коробочек на одно растение

плотностях почти сводит на нет эффект увеличения числа растений на единицу площади. Однако с увеличением плотности распределение продуктов ассимиляции по разным органам растений также изменяется и есть данные, позволяющие предполагать, что это перераспределение часто оказывает отрицательное влияние на урожай семян" [1964, с. 18].

Размещение особей в культурных посевах детерминируется возможностями использования машинной техники. На практике различаются следующие типы размещения: сплошной рядовой, перекрестный, узкорядный, широкорядный, ленточный, гнездовой и квадратно-гнездовой [Марков, 1972]. В большинстве опытов с различными вариантами размещения особей в чистой культуре (при постоянной плотности посева) существенных расхождений в урожаях не обнаружено, однако нередко высказывается мнение, что в смешанных посевах двух и более видов тип взаимного размещения особей может иметь решающее значение. Эта проблема, несмотря на ее кажущуюся простоту, принадлежит вообще к числу наиболее актуальных и комплексных проблем агрофитоценологии, во-первых, потому что ее решение должно быть конкретным для самых разнообразных видов в различных физико-географических, экологических и экономических условиях, а во-вторых, потому что ее решение будет связано с анализом биохимических, физиологических, морфогенетических, фенологических и генетических аспектов жизнедеятельности растений. Интересные подходы к теоретической разработке данной проблемы продемонстрированы С. де Витом [1964] и Ф. Милторпом [1964].

Представления о вертикальной структуре агрофитоценозов впервые и весьма удачно были формализованы А.И. Мальцевым [1909]. В над-

земной части элементарного агрофитоценоза им предложено выделять следующие четыре яруса [цит. по М.В. Маркову]:

1. "Культурный ярус (К), образованный высеянным культурным растением, как правило, играющий решающую роль в создании внутренней среды агрофитоценоза и условий существования сорных растений, живущих под пологом культурного яруса. В состав культурного яруса входят и сорные растения, не отличающиеся по высоте от культурного растения".

2. "Верхний ярус (В) поднимается над культурным ярусом и обычно представлен в агрофитоценозе небольшим количеством высокорослых растений. Эти растения обгоняют в росте культурное растение и в значительной степени ускользают от его отрицательного влияния".

3. "Средний ярус (С) располагает свой полог ниже культурного яруса, в условиях значительного влияния на него доминирующего в агрофитоценозе культурного растения. По всем показателям фитоклимата, и особенно по условиям освещения, средний ярус отличается от культурного яруса. Во время уборки урожая растения среднего яруса срезаются вместе с культурным растением, поскольку их высота превышает высоту среза культурного растения уборочными машинами (выше 25 см)".

4. "Нижний ярус (Н) включает в себя растения, поднимающие свои надземные части невысоко над почвой (ниже 25 см) и во время уборки урожая не срезаемые уборочными машинами" (1972, с. 159—160).

Как видно из этих определений, в них учтены не только фитоценотические, но и технологические моменты, причем последние в определенных обстоятельствах являются решающими. В характеристике каждого яруса указываются его протяженность по профилю ценоза, видовой состав, проективное покрытие, а иногда еще и воздушно-сухая масса, объем и поверхность листьев.

В работах А.А. Ничипоровича [1956, 1973], С. Дональда [1964], Х.Г. Тооминга и А.Г. Каллиса [1973] убедительно показано, что современные агрофитоценозы располагают значительными резервами для повышения своей продуктивности. В частности, большие надежды возлагаются на сознательное регулирование плотности культур и параметров фотосинтезирующей поверхности (площади листьев) в пространстве и во времени. "Мы пока еще не совсем понимаем взаимосвязи между максимальным урожаем с одного растения и максимальным урожаем с единицы площади" — так Дональд резюмировал сущность затруднений, возникающих на этом пути [с.356]. Действительно, если клевер (Trifolium subterraneum) при плотности посева 6 экз/м^2 дает сухого вещества 34 г на растение, а при плотности 1500 экз/м^2 (необходимой для получения максимального урожая на единицу площади) — 0,6 г; если гречиха при плотности 25 экз/м^2 дает урожай в пересчете на одно растение в 13 раз более высокий, чем при плотности 400 экз/м^2, также необходимой для получения максимального урожая на единицу площади, то здесь, как и во многих других случаях, можно вполне уверенно говорить о размерах именно "организационных затрат", об издержках конкретной структуры агрофитоценозов.

Возрастная структура агрофитоценозов, как правило, предельно проста. Чаще всего в полевой культуре используются однолетние растения, а если высеиваются (или высаживаются) двулетние (свекла) и многолетние (картофель) культурные растения, то они содержатся на поле также не более одного сезона. Значительно реже практикуются посевы многолетних трав, занимающих полевой участок в течение 2—3 лет. Многолетним компонентом агрофитоценозов являются некоторые сорные растения. Естественно, что в этих условиях особое значение приобретают сроки посева культурных растений, скорость прорастания семян, даты прополки и время жатвы: важно наилучшим образом использовать весь вегетационный период. Многолетние растения, в том числе и сорняки, получают в данном случае определенные преимущества, поскольку в начале сезона могут мобилизовать для жизнедеятельности ранее накопленные питательные вещества. По мнению Харпера, "... можно создать некоторое преимущество в смеси слабому виду, высевая его в более ранние сроки или же выработав особую схему расположения семян" [1964, с. 31].

Внутрисезонная динамика структуры агрофитоценозов с учетом их сорных компонентов, по справедливому замечанию М.В. Маркова [1972], не пользуется достаточным вниманием исследователей. Лишь в классической работе Х. Гамса [Gams, 1918], которая по многим поводам и постоянно цитируется в геоботанической литературе, проделан образцовый анализ "фено-экологического спектра" ржаного поля за полный календарный год. Развитие техники избирательного химического воздействия на структуру агрофитоценозов требует решительного прогресса представлений о динамике взаимодействия растений в агрофитоценозах.

Подводя итог этому краткому обзору структурных особенностей агрофитоценозов, в данном контексте можно выделить следующие основные моменты в их организации.

1. Объектом культуры в агрофитоценозах являются исключительно покрытосеменные растения, причем многие из них после длительной селекции уже неспособны существовать в дикой природе. Высшие сорные растения агрофитоценозов находятся под постоянным воздействием бессознательного, но чрезвычайно эффективного отбора по многим важнейшим параметрам их жизнедеятельности. Все это дает основания считать культурные и облигатные сорные растения агрофитоценозов новейшими флористическими элементами биосферы.

2. Структура агрофитоценозов организуется и поддерживается человеком, исходя из его интересов, с помощью современных технических и химических средств. Видовой состав, горизонтальная, вертикальная и возрастная структуры агрофитоценозов отличаются относительной простотой и однородностью. Экспериментальная практика показывает, что в силу именно этой простоты, варьируя в небольших пределах параметры плотности и размещения особей, можно достигнуть существенного усиления или ослабления отдельных функций агрофитоценозов. В частности, хорошо известно, что выращивание одной и той же культуры на получение максимального урожая кормовой фитомассы или на получение максимального урожая семян требует совершенно противоположных

структурных предпосылок. В целом можно говорить о вероятности достижения внушительных экономических эффектов при слабых воздействиях на структуру агрофитоценозов, что и возбуждает интерес к рассматриваемой проблеме.

3. Предоставленный сам себе агрофитоценоз оказывается неустойчивым и подвергается более или менее скорой, но неизбежной сукцессии в сторону естественных зональных типов растительности. Неуклонное и повсеместное расширение площадей сельскохозяйственных угодий за счет естественных типов растительности чревато самыми неожиданными последствиями. Уже сейчас значительная доля (более 10%) глобальных функций растительного покрова (поддержание газового состава и гидро-термического режима атмосферы) выполняется посевами культурных растений. Пропорционально этой доле возросла и мера ответственности за судьбу биосферы со стороны человека.

ЛЕСНЫЕ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗЫ

История лесокультурного дела насчитывает всего 3—4 столетия. Учитывая продолжительность жизни древесных растений, человеческий опыт лесоразведения можно считать "младенческим". Тем не менее начала этого опыта лежат много глубже современных биологических представлений и оказали на развитие последних определенное влияние.

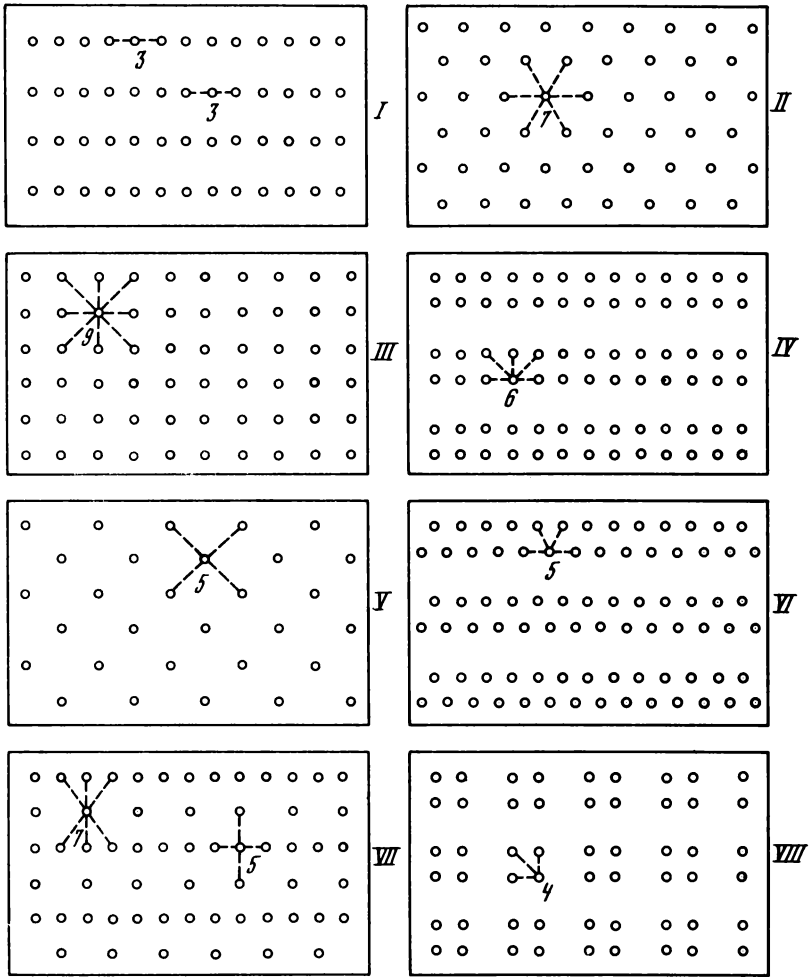
Интересы, которыми руководствуется человек при создании лесных культур, по крайней мере в настоящее время, неизмеримо шире функциональной направленности агрофитоценозов. По мнению английских специалистов, стоимость стволовой древесины составляет лишь около 3% от стоимости всех полезностей лесного биогеоценоза, а некоторые специалисты из ФРГ считают, что эта величина составляет всего 0,3—0,4% (см. в кн. Чижовой, Смирновой, 1977). С учетом длительности процесса лесовыращивания получение стволовой древесины никогда не могло быть единственной целью создания лесокультур. История степного лесоразведения в России [Бодров, 1961; Бельгард, 1971], например, отчетливо показывает, что в нем издавна доминировали защитные, озеленительные и даже стратегические цели. В лесной зоне лесокультуры призваны ускорить процесс лесовосстановления на вырубках и гарях, предотвратить нежелательные смены пород, улучшить видовой, возрастной и качественный состав лесов, а также оптимизировать распределение их в пространстве. В любых условиях лесокультурное дело характеризуется комплексным подходом. Так, по сообщениям периодической зарубежной печати, японские лесоводы в последние годы решительно отказываются от создания культур лиственницы, несмотря на высокую ценность ее древесины, поскольку в лиственничном лесу... плохо растут съедобные грибы.

В умеренных широтах объектами лесокультурной практики издавна являются всего несколько десятков видов диких голосеменных и покрытосеменных древесных и кустарниковых растений. Лишь в последние 2—3 десятилетия специально для культур выведены новые гибрид-

ные формы быстрорастущих тополей. Ю. Одум несколько неверно отразил ситуацию, утверждая, что "перед лесным хозяйством стоит дилемма: искусственный лес, т.е. монокультура, или естественный лес?" [1975, с. 527]. В действительности дилемма состоит в том, какими принципами руководствоваться при создании искусственных лесов: подражать ли природе, выращивая смешанные разновозрастные древостои с непрерывным циклом самовоспроизводства и многообразными функциями, либо последовать опыту сельского хозяйства и организовать "древесные фермы", т.е. производство древесины в плантационных культурах быстрорастущих сортов на индустриальной основе. Совершенно очевидно, что эта дилемма с профессиональной точки зрения разрешается самым банальным образом: нужно уметь делать и то, и другое, в зависимости от конкретных экономических, технологических и физико-географических условий. До сих пор в подавляющем большинстве и на громадных площадях создавались лесные монокультуры. Значительно реже встречаются смешанные из двух-трех видов насаждения. Лишь в защитном лесоразведении (особенно вдоль путей транспорта) практикуются посадки лесных полос иногда чрезвычайно сложной многовидовой структуры.

Лесные культуры создаются посевом семян или посадкой молодых растений, выращенных предварительно из семян в специальных питомниках. Посадки в большинстве случаев предпочтительней, поскольку при этом достигается лучшая приживаемость культур и значительная экономия семенного материала, а также регулярная структура насаждения, удобная при уходе за ним. На рис. 58 показано несколько схем посадки растений в лесных культурах и принципы определения в них максимальных классов плотности.

В табл. 24 дается динамика распределения численности деревьев по классам плотности для нескольких пробных площадей в чистых (одновидовых) культурах сосны обыкновенной, планы которых были опубликованы Г.Р. Эйтингеном [1959, 1962]. В лесоводственной литературе прошлых лет часто встречается выражение: "... растения были высажены по схеме "сам-пят". Это значит, что каждое растение находится как бы в центре квадрата, в вершинах которого и расположены его ближайшие соседи (рис. 58, *V*). Именно по такой схеме были высажены растения на пробной площади В. По аналогии схему посадки на пробной площади Б можно обозначить как "сам-сем", а на пробе Г — "сам-девять". Схемы "сам-пят" и "сам-девять" изоморфны, т.е. в одном и том же древостое можно применить либо ту, либо другую, в зависимости от его общей густоты, исходя из принципа удобства. Как видно из таблицы, на всех участках и в любом возрасте размещение особей, в связи с самоизреживанием древостоев, весьма существенно уклоняется от регулярного в сторону случайного. Естественно, что растения отвечают на неоднородность плотности определенной пластической реакцией, как это наблюдается и в естественных древостоях. Наилучшими показателями обычно отличаются деревья низших классов плотности, т.е. произрастающие в наиболее разреженном состоянии. Однако отсюда не следует, что именно к такому строению искусственных



Р и с. 58. Примеры подтипов (*I—VIII*) регулярного размещения особей. Пунктиром и цифрами показан принцип определения показателя плотности в точке

древостоев и надлежит стремиться. Как будет показано дальше при обзоре разнообразного экспериментального материала, для получения максимального лесоводственного эффекта, как правило, желательно присутствие в древостоях вспомогательного функционального элемента ("подгона"), т.е. необходимо своевременное дополнение культур.

В работе М. Буша [Buß, 1958] исследовались свойства сосны обыкновенной (Pinus silvestris) и сосны горной (P. montana) в смешанных посадках при облесении дюнных песков в Прибалтике. В этой работе приводится серия из девяти планов размещения деревьев с проекциями крон на пробных площадях размером 10 · 10 м. Пробы различаются между собой размещением и чередованием деревьев разных видов, возраст культур 22 года, смыкания древостоев, по крайней мере в над-

Таблица 24

Распределение численности особей по классам плотности на пробных площадях в чистых культурах сосны

Литер пробы	Возраст леса, лет	Численность особей по классам плотности				
		1	2	3	4	5
Б	28	3	21	67	105	83
	38	8	54	76	63	24
	46	36	55	40	5	0
	58	48	35	6	0	0
	75	47	12	0	0	0
В	15	—	1	1	18	80
	46	7	19	16	11	4
Г	15	—	—	—	—	1
	46	8	13	9	3	1

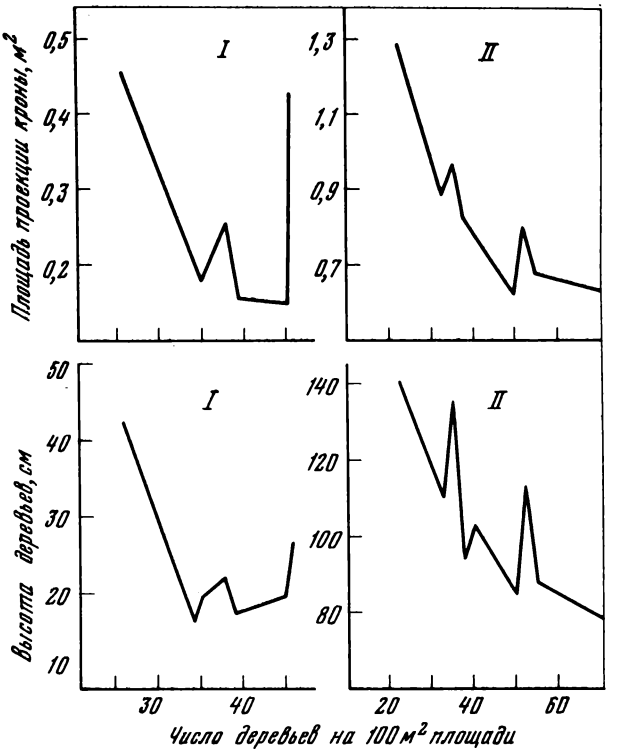
Таблица 24 (окончание)

Литер пробы	Возраст леса, лет	Численность особей по классам плотности				
		6	7	8	9	Итого
Б	28	37	0	—	—	316
	38	5	0	—	—	230
	46	0	0	—	—	136
	58	0	0	—	—	89
	75	0	0	—	—	59
В	15	—	—	—	—	100
	46	—	—	—	—	57
Г	15	3	14	50	72	140
	46	0	0	0	0	34

земной части, еще не наступило. Таким образом, в данном случае имеется уникальная возможность проследить взаимодействие в сообществе растений разных видов, но одного рода, т.е. довольно близких по общим биологическим свойствам.

Прежде всего следует заметить, что сосна горная в данных условиях резко отстает в росте от сосны обыкновенной. Так, площадь проекции кроны одного дерева сосны горной в среднем составляет 0,246 м^2 по сравнению с 0,787 м^2 у сосны обыкновенной. Соответственно средняя высота одного растения сосны горной составляет 21,5 см, а сосны обыкновенной — 100,0 см.

На рис. 59 показана зависимость средних площадей проекций крон и средних высот деревьев сосны горной и сосны обыкновенной от численности деревьев каждого вида на 100 м^2 площади. На этих графи-



Р и с. 59. Зависимость средних площадей проекций крон и средних высот деревьев от их численности на 100 м² площади, по материалам М. Буша [Buŝ, 1958]
I — сосна горная; *II* — сосна обыкновенная

ках просто упорядочены соответствующие данные автора. Общая тенденция проступает здесь вполне отчетливо. Некоторые уклонения от нее наблюдаются у сосны горной, поэтому рассмотрим имеющиеся данные более детально.

Для каждого дерева на пробных площадях М. Буша, исключая пограничные, можно установить класс плотности по принципу "сам-девять", т.е. учитывая убыль среди восьми его ближайших по схеме посадки соседей. Кроме того, в силу неоднородного чередования деревьев разных видов, можно выделить четыре категории деревьев по признакам их окружения. Из-за малочисленности данных сведения по отдельным пробным площадям уместно объединить. В табл. 25 приведено сводное распределение численности деревьев сосны горной и сосны обыкновенной по классам плотности и категориям окружения. Здесь же показаны и средние площади проекций крон.

Анализ табл. 25 показывает, что для сосны обыкновенной в данных условиях наступил момент, когда начинает проявляться взаимное угнетение индивидов (размеры крон с увеличением плотности снижаются). Для сосны горной в данном возрасте фитоценотический оптимум,

Таблица 25

Распределение числа деревьев на пробных площадях М. Буша по классам плотности

Категория окружения	Класс плотности			
	2	3	4	5
Сосна горная в окружении сосны горной	—	5* / 0,242	11 / 0,282	21 / 0,211
Сосна горная в окружении сосны обыкновенной	1 / 0,256	—	4 / 0,148	9 / 0,135
Сосна обыкновенная в окружении сосны обыкновенной	1 / 1,025	7 / 1,288	23 / 1,048	32 / 0,852
Сосна обыкновенная в окружении сосны горной	—	3 / 1,327	3 / 1,044	10 / 0,763

*В числителе — численность особей, экз. В знаменателе — средняя площадь проекции кроны, м^2.

напротив, находится где-то в высших классах плотности (в 7 и 8 м), точнее, для нее есть даже два оптимума: либо максимальная разреженность, либо максимальная сгущенность в размещении особей. Сосна обыкновенная обладает здесь наибольшей эдификаторной мощностью, так что рост ее в монокультуре происходит хуже, чем при смешении ее (подеревном или рядами) с сосной горной. Данные культуры были созданы с одинаковым размещением посадочных мест для обоих видов сосен. Следовало бы сосну горную высаживать гуще с тем, чтобы повысить и ее собственную продуктивность и продуктивность сосны обыкновенной. Смешанный древостой здесь явно предпочтительней, только соотношение численностей деревьев сосны обыкновенной и сосны горной должно быть примерно 1 : 2 или 1 : 3, причем следует избегать соседства сосны обыкновенной с ней же (наиболее интенсивный отпад произошел среди саженцев сосны обыкновенной). Таким образом, в данных условиях отдельные виды сосен выполняют разные фитоценотические функции, отчего сообщество в целом только выигрывает.

Вопросам взаимоотношений видов древесных растений в сообществах посвящено громадное число работ. Чаще всего анализируются парные сочетания пород: сосна и береза, ель и береза, сосна и ель и т.д. Серия постоянных пробных площадей, заложенных в лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии [Тимофеев, 1974; "Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862–

и категориям окружения

Класс плотности				Итого в среднем
6	7	8	9	
24 / 0,245	15 / 0,284	14 / 0,358	8 / 0,236	98 / 0,263
10 / 0,203	14 / 0,262	27 / 0,269	33 / 0,214	99 / 0,223
23 / 0,726	19 / 0,715	7 / 0,626	4 / 0,672	116 / 0,851
20 / 0,982	26 / 0,878	19 / 0,950	31 / 0,705	112 / 0,867

1962 годы", 1964], позволяет проследить весьма детально взаимодействие в смешанных культурах древостоев сосны, лиственницы и ели.

В табл. 26 показана динамика распределения числа деревьев сосны и лиственницы по классам плотности для пробной площади Ж[3], по результатам обработки материалов В.П. Тимофеева [1947]. В табл. 27 показано такое же распределение, но уже деревьев ели и лиственницы для пробной площади Е[5]. Пробные площади заложены в одинаковых экологических условиях, с одинаковым размещением посадочных мест и с одинаковой плотностью, только ель с лиственницей высаживались в соотношении 1 : 1, а сосна с лиственницей — 3 : 1. В процессе жизнедеятельности древостоев убирались только засохшие деревья. В книге Тимофеева есть данные, идентичные итоговым колонкам наших таблиц, и сделаны соответствующие выводы, поэтому нам остается дать только анализ динамики распределения числа деревьев по классам плотности. При сопоставлении данных табл. 26 и 27 видно, что, несмотря на внешне сходный лесоводственный эффект от применения сосны и ели в качестве "подгона" для лиственницы, дифференциация древостоев в этих случаях произошла по-разному.

При смешении лиственницы с сосной, причем значительно превосходящей лиственницу по первоначальной численности особей, все деревья лиственницы к 1936 г. в ходе самоизреживания древостоя перешли в первый класс плотности и имеют среднюю площадь проекции кроны

Таблица 26

Динамика распределения численности деревьев сосны и лиственницы по классам плотности в ходе самоизреживания древостоя на пробной площади Ж[3], по материалам В.П. Тимофеева [1947] (лиственница – ель)

Год наблюдений	Класс плотности					Итого
	1	2	3	4	5	
1875	–	–	–	–	44–134	44–134
1888	–	–	0–1	3–17	37–114	40–132
1893	–	0–2	1–7	6–23	32–93	39–125
1904	6–4	8–11	10–25	4–22	4–5	32–67
1912	16–10	13–15	1–7	0–1	–	30–33
1922	26–4	1–1	–	–	–	27–5
1932	26–3	1–1	–	–	–	27–4
1936	27–2	0–1	–	–	–	27–3

Таблица 27

Динамика распределения численности деревьев ели и лиственницы по классам плотности в ходе самоизреживания древостоя на пробной площади Е[5], по материалам В.П. Тимофеева [1947] (лиственница – ель)

Год наблюдений	Класс плотности					Итого
	1	2	3	4	5	
1875	–	–	–	–	68–68	68–68
1888	–	–	–	8–9	57–58	65–67
1893	–	–	1–1	17–20	43–43	61–64
1904	2–1	10–2	24–9	13–4	2–1	51–17
1912	3–1	17–5	16–5	6–2	–	42–13
1925	8–1	14–4	13–5	2–1	–	37–11
1932	7–1	15–4	13–4	1–0	–	36–9
1936	7–1	16–3	11–3	1–0	–	35–7

5,5 ± 0,1 м^2. Сосна практически уже к 1922 г. выполнила свою служебную функцию и выпала из состава сообщества. Древостой перешел в категорию одновидовых. Взаимоотношения между индивидами перешли в ранг внутривидовой конкуренции со всеми вытекающими последствиями. Последующая дифференциация древостоя будет происходить за счет гибели отдельных деревьев лиственницы.

Совсем иная картина наблюдается при смешении лиственницы с елью (табл. 27). Несмотря на то, что деревья этих видов в 1875 г. были высажены в равном соотношении, к 1936 г. ель из сообщества еще не выпала, она выполняет свою функцию, дифференциация древостоя еще не завершилась. Весьма любопытно, что деревья лиственницы, перешедшие к 1936 г. в первый класс плотности, имеют среднюю площадь про-

екции кроны 6,8 ± 0,09 м^2, деревья второго класса плотности — 5,1 ± 0,05 м^2 и третьего — 3,1 ± 0,07 м^2. В этом древостое пока еще сохранились существенные потенции для его саморазвития, поскольку представительной категории деревьев лиственницы предстоит еще переход в первый класс плотности, сопровождающийся повышением их продуктивности.

О том, насколько велики упомянутые потенции, можно судить по материалам пробной площади Ж^3. Как уже было показано (табл. 26), здесь все 27 сохранившихся деревьев лиственницы к 1936 г. оказались в первом классе плотности. Казалось бы, что флюктуации в их размерах следует объяснить случайными обстоятельствами, поскольку теперь они занимают равное положение в пространстве сообщества. Однако это не так. Анализ показывает, что деревья лиственницы, перешедшие в первый класс плотности до 1904 г., в 1936 г. имеют среднюю площадь проекции кроны 3,5 ± 0,1 м^2. Деревья, переход которых в первый класс плотности задержался до 1912 г., в 1936 г. имеют среднюю площадь проекции кроны 5,1 ± 0,1 м^2. И, наконец, деревья, которые перешли в первый класс плотности лишь к 1922 г. или позже, в 1936 г. имеют среднюю площадь проекции кроны 6,6 ± 0,1 м^2. Вполне очевидно, что эта тенденция не случайна. Логично предполагать, что в структуре сообществ данного типа необходимо постоянное присутствие подчиненного служебного элемента, действующего по принципу "подгона", а точнее — "буфера", предотвращающего ненужные "столкновения" между особями доминирующего вида (лиственницы). Вполне понятно, что сосна для этой цели менее пригодна: она стоит слишком близко к лиственнице по своим биологическим свойствам, в целом уступает ей по "видовой силе роста" [термин К.К. Высоцкого, 1962] и, преждевременно элиминируя из древостоя, слишком рано прекращает выполнять свою вспомогательную функцию. Ель отстоит дальше от лиственницы по своим биологическим свойствам, она более жизненна в сообществах данного типа и длительное время сохраняет свою функцию. Для того, чтобы эту функцию усилить, ель по отношению к лиственнице следует высаживать в значительно большем количестве. Можно полагать, что пихта на месте ели окажется еще более пригодной.

Уместно подчеркнуть, что анализ роста деревьев лиственницы и ели на пробных площадях З и Р^2 в аналогичных условиях [по материалам В.П. Тимофеева, 1947] подтверждает преимущества подеревного смешения лиственницы с елью: деревья лиственницы, ближайшим соседом которых являются также лиственницы, имеют среднюю площадь проекции кроны 7,9 ± 0,15 м^2, а те деревья лиственницы, ближайшим соседом которых были ели, имеют среднюю площадь проекции кроны 9,4 ± 0,4 м^2.

В данном разделе мы вынуждены останавливаться на довольно специальных подробностях, поскольку анализ подобного рода в лесоведении в общем-то не практикуется, а о других отраслях растениеводства нечего и говорить. Аналогичные выводы (нельзя думать, что их нет) делаются обычно путем сравнения результатов длительного выращивания растений на разных опытных участках. Наш подход в данном

случае можно считать экспресс-методом. Иной раз он приносит весьма неожиданные результаты. Рассмотрим еще один характерный пример.

На пробных площадях № 93–96 ("Итоги экспериментальных работ...", 1964) с 1883 г. испытывались смешанные посадки ели местного происхождения и сосны из семян, собранных в четырех разных губерниях России. Саженцы были размещены в культуре по схеме "сам-пят" со сторонами квадрата 2,13 м. Целью эксперимента было выявление селективных преимуществ по устойчивости и скорости роста у деревьев сосны различного географического происхождения. Хотя этот опыт и послужил в дальнейшем одним из оснований для заключения о преимуществе древостоев из семян местного происхождения, нетрудно убедиться, что результаты его нельзя трактовать столь однозначно. В табл. 28 показано распределение числа деревьев сосны и ели на рассматриваемых пробных площадях по классам плотности, установленное по опубликованным планам этих площадей. Как видно из таблицы, прежде всего не соблюдено условие первоначального равенства численности саженцев сосны и ели (в одном из вариантов деревьев ели было высажено почти вдвое больше чем сосны). Далее, схема посадки "сам-пят" предполагает, что всем индивидам, исключая расположенные на границах участков, задан показатель плотности в точке "5", который в дальнейшем может только уменьшаться. Из таблицы же мы видим, что в 1902 г. более 30% всех деревьев размещалось с плотностью 6 и более. Таким образом, второе условие строгого эксперимента — регулярность исходного размещения особей — также не соблюдено, а нам сейчас уже хорошо известно, что неоднородность плотности в динамике древостоев имеет существенное значение. Наконец, из истории данных пробных площадей известно, что на одной из них проводилась даже обрезка вершин у деревьев ели. Таким образом, судить о селективных преимуществах древостоев из семян различного географического происхождения по результатам этого почти 100-летнего эксперимента можно лишь с предельной осторожностью и множеством неизбежных оговорок.

Данные табл. 28, однако, представляют и некоторый самостоятельный интерес. При сопоставлении этих данных с табл. 26 и 27 нетрудно убедиться, что ель здесь выполняет вспомогательную роль, только теперь уже по отношению не к лиственнице, а к сосне. К 1950 г. ель здесь полностью выпадает из древостоев, но к тому времени она уже вполне "оправдала" свое существование. Весьма характерно, например, что в том варианте опыта, где ели было высажено вдвое больше, чем сосны, в 1937 г. средняя площадь проекции кроны для деревьев сосны равна 6,5 $м^2$, тогда как по всем остальным вариантам опыта, примерно с равным соотношением численности деревьев ели и сосны, средняя площадь проекции кроны для сосны равна всего лишь 3,3 $м^2$.

Подводя итог анализу всей этой серии экспериментальных данных, следует подчеркнуть, что здесь использованы уникальные материалы многолетних систематических наблюдений, проделанных на одних и тех же площадях несколькими поколениями лесоведов. Совершенно очевидно, что материалы подобного рода могут бесконечно долго служить науке, по мере появления новых задач и аспектов исследований. Далее

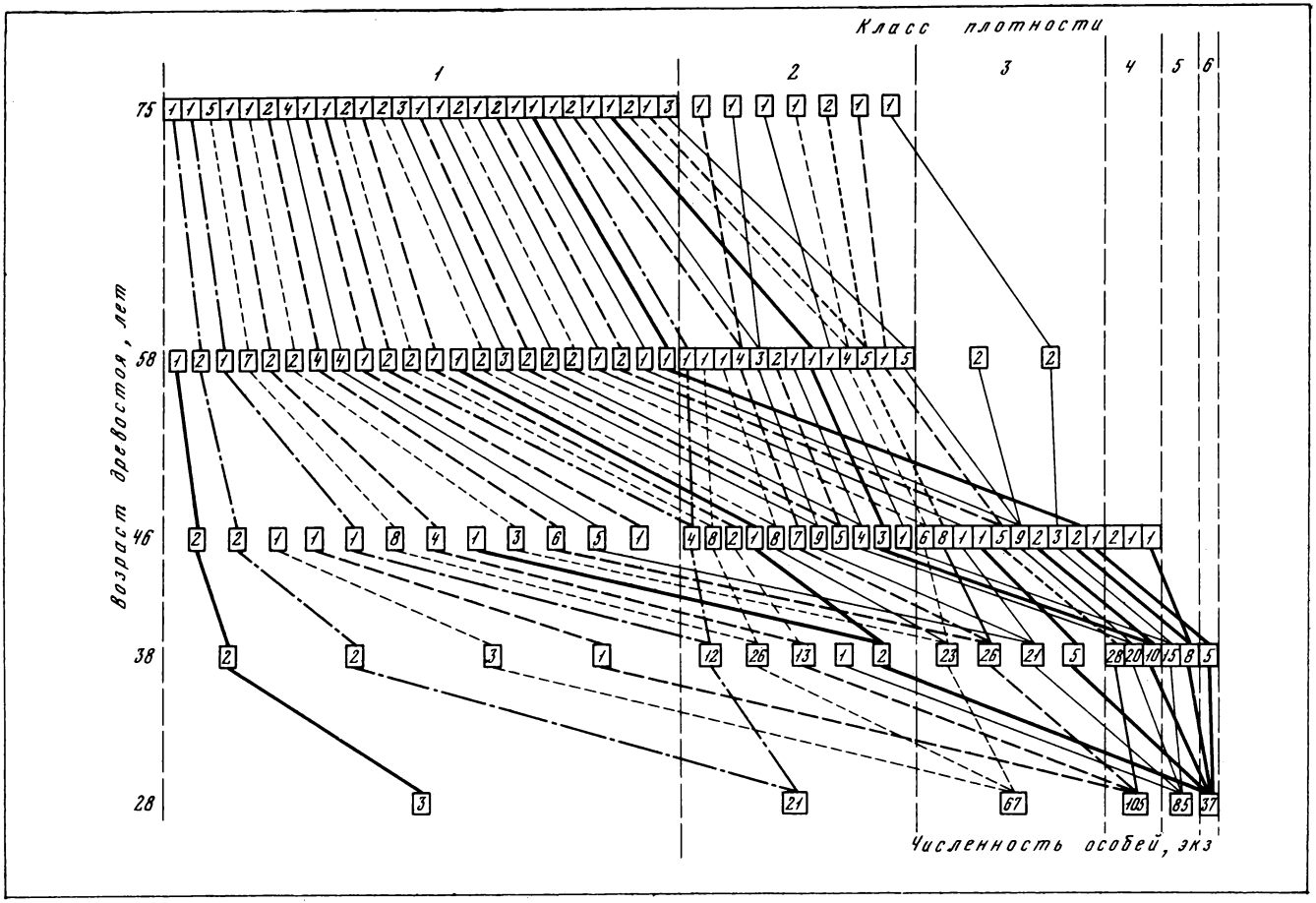
Таблица 28

Сводное распределение численности деревьев сосны и ели на пробных площадях № 93–96 по классам плотности (сосна – ель)

Класс плотности	Год		
	1902	1937	1950
1	–	36–11	91–0
2	–	71–40	1–1
3	11–8	55–50	–
4	76–69	24–36	–
5	210–328	9–14	–
6	82–133	–	–
7	29–69	–	–
8	4–18	–	–
9	2–10	–	–
Итого	414–635	195–151	92–1

следует заметить, что наши результаты нельзя понимать как прямые рекомендации лесоводству. Будет лучше, если их рассматривать как иллюстрацию алгоритмов, т.е. способов решения определенного круга задач в области не только лесоведения, но и фитоценологии вообще. Мы рассмотрели лишь наиболее типичные пластические реакции древесных растений на факторы горизонтальной структуры их сообществ. Так, по материалам И.Д. Юркевича [1960], например, придерживаясь тех же принципов анализа, можно убедиться, что в смешанных дубово-сосновых культурах и сосна и дуб реагируют на повышение плотности повышением продуктивности (пробные площади № 27 и 28 в книге И.Д. Юркевича). Громадный интерес представляет исследование зависимости качественных признаков растений от факторов горизонтальной структуры. Составители канадской национальной программы улучшения лесов, в частности, рассчитали, что улучшение качества древесины всего на 5% увеличивает прибыли предприятий по переработке древесины уже на 40% [Carlisle, 1970]. Разумеется, осуществление широких исследований в рассматриваемых аспектах немыслимо без развития техники моделирования основных фитоценотических процессов, связанных с динамикой численности и взаимоотношений особей.

Как видно из предыдущих материалов данного раздела, концепция "путей развития" деревьев в связи с динамикой их численности в сообществе может быть вполне применима и в случае лесных культур — фитоценозов. На рис. 60 характеристика пробной площади Б, показанная в табл. 24, развернута более детально, а именно: отражены способы перехода отдельных деревьев сосны из одного класса плотности в другой в связи с самоизреживанием искусственного древостоя. Картина оказалась весьма пестрой, однако именно в этой пестроте скрыто объяснение высокой морфометрической изменчивости деревьев в лесных культурфитоценозах, а поэтому в ней следует и получше разоб-

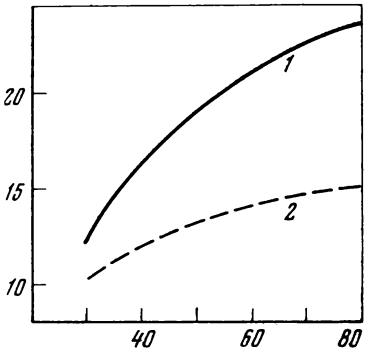

Класс плотности
1
2
3
4
5
6
75
58
46
38
28
Возраст древостоя, лет
Численность особей, экз

раться. В целом для 53 деревьев сосны, сохранившихся к моменту последнего наблюдения (к возрасту 75 лет), можно выделить 34 варианта путей их перехода из одного класса плотности в другой. Как видно из диаграммы, здесь учитывались не только окончательные результаты самоизреживания древостоя, но и промежуточные состояния окружения отдельных деревьев в разные сроки наблюдений (в каком именно возрасте происходили их передвижки из одного класса плотности в другой).

На рис. 61 показан средний ход роста по диаметру на высоте груди для двух категорий деревьев на данной пробной площади; для деревьев, переходивших из одного класса плотности в другой по схеме 5—3—1—1—1, и деревьев, проделавших путь по схеме 5—4—3—2—1. Цифры схем обозначают, что в первом случае в 28 лет деревья были в пятом классе плотности, в 38 лет оказались в третьем, в 46 лет — в первом, в 58 и 75 лет оставались в первом классе. Во втором случае в 28 лет деревья также были в пятом классе, к 38 годам они перешли в четвертый класс, к 46 годам — в третий, к 58 годам — во второй и лишь к 75 годам оказались в первом классе. Эти графики достаточно отчетливо свидетельствуют о том, что наилучшим ростом в лесном культурфитоценозе отличаются не просто деревья, сгруппировавшиеся в первом классе плотности в процессе самоизреживания древостоя, не деревья, которые всю жизнь росли в каком-либо одном классе, пусть даже наиболее соответствующем фитоценотическому оптимуму в статике, а деревья, переходившие из класса в класс, и не как-нибудь, а вполне определенными, оптимальными путями. Немногочисленность особей в заключительных вариантах их распределения на рис. 60 не позволяет проанализировать подобным образом сравнительную эффективность действительно всех возможных путей развития отдельных категорий деревьев и соответственно сообщества в целом. Совершенно очевидно, что для этих целей нужны пробные площади значительно больших размеров. Достаточно ясно, что последовательный анализ подобного рода на массовом материале будет способствовать переходу наших представлений из области интуитивных соображений в область комбинативного расчета и моделирования самых разнообразных и конкретных лесоводственных ситуаций.

Выше уже неоднократно упоминался термин "фитоценотический оптимум", но определение этого понятия целесообразно обсудить именно в данном контексте. М.В. Марков дает следующее определение: "Под фитоценотическим оптимумом понимаются такие сочетания и напряженность экологических факторов, при которых вид входит в состав фитоценоза и достигает в нем максимального обилия" [1972, с. 48]. Б.А. Быков определяет фитоценотический оптимум как "... наилучшие условия, в которых при сохранении нормальной жизненности растения данного вида могут играть наибольшую фитоценотическую роль, стано-

Р и с. 60. Пути развития деревьев сосны в связи с динамикой их численности в культуре на пробной площади Б [Эйтинген, 1962].
Цифры в квадратах — численность особей



Р и с. 61. Ход роста по диаметру на высоте груди деревьев, переходивших из одного класса плотности в другой по схеме 5—3—1—1—1 (кривая *1*) и по схеме 5—4—3—2—1 (кривая *2*), на пробной площади Б. По оси ординат — средний диаметр ствола на высоте груди (в см); по оси абсцисс — возраст

вясь, в частности, доминантами или субдоминантами" [1973, с. 128]. Оба эти определения противопоставляются концепции экологического оптимума, который, в свою очередь, трактуется как "... условия, в которых наблюдается наилучшая жизненность растений" [Быков, 1973, с. 128]. Основной упор в этих высказываниях сделан на экологические факторы жизнедеятельности видовых популяций в сообществах, а чисто внутренние, т.е. фитоценотические условия, упоминаются в них лишь как следствия внешних причин. Иными словами, подобные формулировки не соответствуют интересам исследования структурно-функциональной организации фитоценозов. Весь опыт культурфитоценологии, геоботаники и лесоведения показывает, что, изменив норму высева семян или размещение посадочных мест, дополнив состав ценоза какими-то видами или, напротив, изъяв из него второстепенные компоненты, можно существенно усилить или ослабить определенные функции сообщества в целом в одних и тех же экологических условиях. Исходя из этого бесспорного положения, а также из всей логики данного исследования, можно предложить следующее более конструктивное определение: фитоценотический оптимум есть такое состояние параметров структуры фитоценоза (видового состава, соотношения численности особей, плотности, размещения, вертикальной и возрастной структур), при которых та или иная функция фитоценоза в одних и тех же экологических условиях достигает наивысшего выражения и максимальной устойчивости. Именно в такой трактовке нами и употребляется обсуждаемый термин.

В первой главе мы обсуждали вопросы классификации функций фитоценозов (см. рис. 8). Эта сугубо умозрительная схема тем не менее вполне конкретно определяет круг и очередность задач, которые следует решить при отыскании фитоценотического оптимума по отношению к той или иной интересующей нас функции. Действительно, продумывая, например, вопросы повышения семенной продуктивности какого-либо сообщества (или сообществ какого-либо типа), мы должны установить: какие категории особей являются в данном случае выполняющими и корректирующими функциональными элементами; далее должны определить, в каком масштабе времени (сезонном, возрастном или историческом) мы намерены оптимизировать рассматриваемую функцию сообщества; и, наконец, должны подобрать (на основе известных

эмпирических обобщений) наиболее соответствующие всем требованиям морфологические (структурные) параметры такого сообщества, с учетом запросов выполняющего и корректирующего функциональных элементов. Анализ подобного рода следует в принципе поручать машине и лишь на его основе (с учетом экономических факторов) принимать решения о технологии создания фитоценозов или ухода за ними.

"Нельзя допускать совместной посадки сосны с тополем и осиной, веймутовой сосны — со смородиной, лиственницы — с березой, ирги — с рябиной, можжевельника — с яблоней, грушей, иргой, рябиной и боярышником, так как эти породы имеют общих вредителей" [Бодров, 1961, с. 67]. Лесокультурной практикой накоплен громадный фонд эмпирических обобщений подобного типа, и надо отдавать себе ясный отчет, что все это обобщения биогеоценологического порядка. Благодарной задачей будущего является сведение таких представлений в единую комбинативную систему.

Возвращаясь к вопросам структуры лесных культурфитоценозов, следует заметить, что все ее параметры, в противоположность структуре агрофитоценозов, чрезвычайно зависят от возраста культур. Глубокий и разносторонний анализ структуры некоторых лесных культурфитоценозов разного возраста с учетом зоокомпонентов и физико-химических свойств почв проделан Н.В. Дылисом с сотрудниками [1970, 1973]. Из этих материалов отчетливо видно, как по мере своего старения лесной культурфитоценоз насыщается новыми естественными компонентами и в структурно-функциональном отношении все более приближается к естественным лесным сообществам.

До сих пор речь шла о лесных культурфитоценозах, сложенных дикими видами растений. По продуктивности они обычно сопоставимы с лучшими естественными сообществами, произрастающими в аналогичных условиях. Продуктивность плантаций культурных гибридных и полиплоидных сортов древесных растений может быть неизмеримо выше. Так, в 20-летней культуре гибридных тополей запас древесины достигает 400 $м^3$/га. Такими же показателями характеризуются насаждения триплоидной (гигантской) осины, первоначально найденной в природе и клонированной в массовых масштабах. Естественно, что столь интенсивное хозяйство требует определенных материально-энергетических "субсидий" со стороны человека, а сообщества подобного типа по своей структуре приближаются к агрофитоценозам. Из-за высокой порослевой способности древесных растений плантационных сортов можно полагать, что плотность таких ценозов с каждым оборотом рубки будет экспоненциально возрастать (без ухода), отчего продуктивность и качества древесины могут ухудшиться. Стало быть, в плантационном лесном хозяйстве должно быть предусмотрено нечто вроде севооборотов.

Различия между лесными культурфитоценозами и естественными лесными сообществами состоят не столько в структурной, сколько в их функциональной природе, поскольку все основные жизненные отправления культурфитоценозов детерминированы интересами человека. Например, сплошь и рядом культуры сосны создаются в лесорастительных

условиях, отвечающих экологическим особенностям ели (иногда просто после рубки ельников). Естественно, что в подобных случаях рассчитывать на последующее самовозобновление соснового насаждения не приходится. Таким образом, осуществление одной из важнейших органических общих сложных функций сообщества, каковой является естественное возобновление, в данной ситуации становится заботой человека. Удачный подбор видов, напротив, обеспечивает успех самовозобновления культур, но при этом, как правило, возникают другие проблемы, требующие постоянного внимания лесовода.

ГОРОДСКИЕ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗЫ

Около трех тысяч лет назад под влиянием эстетических запросов и тщеславия властителей независимо в разных частях земного шара — в Египте и Китае, а также, вероятно, на территории древней цивилизации майя, зародилось искусство декоративного садоводства. В противоположность плодовому садоводству как доходной отрасли земледелия, декоративное садоводство изначально было призвано благоустроить, оздоровить и украсить среду существования избранных представителей человеческого общества. В превосходной популярной книге Н.М. Верзилина "По садам и паркам мира" [1961] хорошо показано, как в ходе глубоких социальных преобразований общества возрастала общественная значимость садового искусства. В настоящее время, в связи с растущей урбанизацией ландшафтов и чудовищной концентрацией населения в городах, функции городских садов и парков многократно умножились, причем оптимальное осуществление этих функций становится актуальным для каждого человека. По отношению к фитоценологии садоводство представляет собой трехтысячелетний экспериментальный опыт создания многовидовых сообществ травянистых, кустарниковых и древесных, чаще всего экзотических или специально выведенных растений на самых различных субстратах и в самых разнообразных сочетаниях.

В повседневной практике наименования "сад" и "парк" нередко употребляются как синонимы, но это неверно. Сад является действительно искусственным фитоценозом, тогда как парк нередко создается на основе каких-то уже существующих элементов естественной растительности того или иного ландшафта. Сад может быть разбит на крыше, на стене и внутри дома; парк размещается под открытым небом, достигает внушительных размеров (сотен и тысяч гектаров), в нем могут содержаться "на воле" довольно крупные животные. В сущности, сад или даже несколько садов могут быть элементами одного и того же парка.

Поскольку сад и парк являются прежде всего произведениями искусства, принято говорить в первую очередь об их художественном стиле, а не о структуре. На протяжении многих веков в Египте, а затем и в европейском садоводстве господствовал так называемый регулярный, геометрический или архитектурный стиль. Основу этого стиля составляют прямоугольная и симметричная планировка насаждений и аллей, регулярное размещение растений, художественная стрижка крон деревьев

и кустарников, обилие регулярно размещенных архитектурных украшений, типа статуй, колонн, арок и ваз. Создание и содержание таких садов требовало большого искусства и громадных материальных затрат прежде всего потому, что культивировались формы, чуждые дикой природе. Образцом садовой архитектуры данного стиля является Версальский парк в окрестностях Парижа, созданный во второй половине XVII в. в течение 20 лет на площади 6,0 тыс. га, под руководством выдающегося художника А. Ленотра. Характерной фитоценологической особенностью садов и парков подобного типа является их причудливый видовой состав, в котором в самых разнообразных сочетаниях, но регулярно повторяются растения, совершенно чуждые друг другу и природе данной местности. Немалый эстетический эффект достигается ценой "грубого насилия" над физиологической природой растений многих видов. Пожалуй, самым ценным для фитоценологии в опыте садоводства архитектурного стиля являются именно многочисленные пробы и ошибки в подборе и сочетании на одном и том же субстрате и в тесном взаимодействии растений из разных географических пунктов и с различными потребностями. Несомненно, в частности, что некоторые явления аллелопатического порядка были известны садоводам еще в глубокой древности.

В древнем Китае изначально, а в Европе начиная с середины XVIII в. (не без влияния китайской культуры) развивался другой стиль садового искусства — естественный, или пейзажный. В противоположность архитектурному стилю, здесь за эталон красоты приняты не измышленные воображением художника конструкции, а естественные элементы тех или иных ландшафтов. Основой этого стиля является решительный отказ от прямоугольных, симметричных и регулярных планировок насаждений и дорожек, подражание структуре "пасторальных" (идиллических и поэтизированных) элементов естественных ландшафтов (куртин, полян, скал, пещер, оврагов, озер и водопадов), умеренные воздействия на онтогенез растений посредством стрижки крон и весьма осторожное использование в культуре экзотических видов растений. Образцом произведений подобного стиля может служить Павловский парк под Ленинградом, созданный гением Ч. Камерона, А.Н. Воронихина, П. Гонзаго, Д. Кваренги, К.И. Росси, И.П. Мартоса, М.И. Козловского и многих безвестных садоводов в конце XVIII и начале XIX вв. в течение более 50 лет. Для древнего китайского садового искусства, помимо всего прочего, была характерна предельная миниатюризация форм. Для фитоценологии в пейзажном садоводстве наиболее ценным является его многовековой опыт моделирования отдельных фрагментов природных ландшафтов.

В книгах А.И. Колесникова [1958, 1962], И.И. Галактионова, А.В. Ву и В.А. Осина [1967] рассматриваются биологические особенности и декоративные свойства более 500 видов древесных, кустарниковых и лиановидных растений, используемых в зеленом строительстве. С учетом травянистых форм как объемов цветоводства общая численность культивируемых в декоративных посадках видов измеряется, по-видимому, десятками тысяч. Из биологических особенностей всех этих растений главным образом учитывается их отношение к чисто экологическим фак-

торам (морозостойкость, жаровыносливость, солеустойчивость, пыле-дымо-газоустойчивость и т.п.), а их фитоценотические свойства (отношение к факторам плотности и видового состава ценозов, а также размещения и сочетания особей разных видов) известны гораздо хуже, что, несомненно, удорожает стоимость создания посадок. Весьма ценным для общей биологии обстоятельством является то, что растения многих видов и сортов хорошо испытаны разнообразными воздействиями на их морфогенез (стрижка, прививки, пересадки и т.д.). Достаточно упомянуть древнее японское искусство выращивания "бонсаи" — карликовых деревьев. В данном случае эффективно используется колоссальная морфогенетическая пластичность растений. Опыт садоводства в этом смысле совершенно уникален, и глубоко прав Н.П. Кренке, утверждая, что "... многие явления регенерации и срастания вследствие ясной для всех практической значимости их зафиксировались человечеством едва ли не как одни из самых первых в области эксперимента с растением. Действительно, вопросы регенерации и трансплантации неизбежно сопутствуют садоводству" (1950, с. 27).

С ростом городов изменилось отношение к регулярному стилю садового искусства. Прямолинейные формы городской архитектуры и ограниченность площадей, пригодных для создания посадок, в большинстве случаев вызывают необходимость регулярной планировки садов, аллей и скверов. Впрочем, и раньше большинство садов и парков было создано в смешанном стиле, чем нередко достигался высокий художественный эффект. В последние десятилетия естественный, или пейзажный стиль садоводства получил новый и на этот раз чрезвычайно мощный стимул для дальнейшего развития в связи с бурным наступлением промышленной цивилизации на пригородные зоны.

Анализируя проблемы рекультивации (возрождения) нарушенных промышленностью земель, Б.П. Колесников и Л.В. Моторина пишут: "Современные неоландшафты, созданные и существующие в результате реконструктивных и разрушающих воздействий на биосферу средств, сил и орудий современной техники, заслуживает выделения в особую категорию техногенных ландшафтов, а слагающие их биогеоценозы — техногенных биоценозов как специфичных образований эпохи научно-технической революции. Техногенные ландшафты в наши дни сменяют и вытесняют естественные и классические антропогенные (производные) ландшафты; их упорядоченные и рационально-организованные типы в ближайшем будущем займут ведущее место в биогеоценотическом покрове Земли, в структуре технобиосферы или ноносферы (по Вернадскому), идущей на смену голоценовой биосферы недавнего прошлого" (1975, с. 63).

С фитоценологической точки зрения, пожалуй, самой характерной особенностью промышленной цивилизации является то, что она порождает множество новых типов физических сред и субстратов, в значительном большинстве не имеющих аналогов в дикой природе. Площадь таких субстратов в настоящее время составляет уже около 3% по отношению к поверхности суши и к 2000 году должна по крайней мере удвоиться [Рябчиков, 1972]. В отдаленном геологическом прошлом ареной грандиозных эволюционных преобразований являлась территория

литорали (в современную эпоху ее площадь достигает 29,0 млн. км^2). Надо полагать, что развитие техногенных и антропогенных ландшафтов сопровождается столь же внушительными эволюционными последствиями, только наука еще далеко не всегда способна их различать. "Каждое крупное изменение биотопа представляет собой эволюционный эксперимент" [Майр, 1974, с. 394], и одной из теоретических задач индустриальной биогеоценологии в свете этого может стать эволюционное истолкование подобных экспериментальных данных.

Интересы населения промышленных городов требуют, чтобы каждый свободный от застройки и коммуникаций квадратный метр городской площади был покрыт растительностью. Полагаться в этом деле на свойства естественных группировок растений не приходится, поскольку их состав случаен, скорость формирования и расселения мала, а устойчивость против экстремальных факторов низкая. Наряду с этим, как показали Е. Ромедер и А. Шенборн [Rohmeder, Schönborn, 1965], в естественных популяциях растений, произрастающих (и катастрофически гибнущих) в экстремальных техногенных условиях, почти всегда находятся особи, обладающие наследуемым иммунитетом против того или иного неблагоприятного фактора. Отбор в природе и массовое разведение таких форм представляются одним из основных путей решения рассматриваемой проблемы, если ее оценить с точки зрения только фитоценологии, но такой подход в данном случае оказывается уже недостаточным, поскольку в центре проблемы на этот раз стоят интересы человека в условиях громадной концентрации сложных систем его жизнеобеспечения в современных городах, т.е. на первый план выступают социологические, демографические и экономические аспекты.

"Урбанизация продолжает оставаться в центре внимания социологических исследований, так как население городов растет во много раз быстрее, чем население в целом. Однако лишь недавно социологи стали широко изучать экологическую проблему ... и начали понимать, что главная беда — ухудшение качества жизненного пространства, а не снабжение энергией или ресурсы" [Одум, 1975, с. 646]. Весьма характерно, что даже в книге Дж. Форрестера "Динамика развития города" [1974], предельно насыщенной новейшими кибернетическими подходами, об экологической обстановке городов, и тем более о ее динамике, не говорится ни слова. "Мы проигрываем битву за чистоту воздуха", — утверждают американские специалисты [см. в кн. В.А. Чичварина, 1970, с. 246], и у них действительно есть все основания для пессимизма.

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРАНИЦЫ И БАРЬЕРЫ, ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ФИТОЦЕНОЗАМИ

Границы фитоценозов являются, несомненно, категориями структурного (морфологического) порядка, причем в современных условиях едва ли не важнейшими в практическом и теоретическом отношениях, поскольку любое фитоценологическое исследование и хозяйственное мероприятие начинаются с установления размеров и протяженности, т.е. пространственных пределов того или иного ботанического объекта.

Небольшой, но содержательный очерк двух противоборствовавших методологических концепций в вопросе о границах фитоценозов (теории континуума и дискретности растительного покрова) сделан В.Д. Александровой [1966], и надо полагать, что идея диалектического единства непрерывности и дискретности в организации растительного покрова в настоящее время стала действительно общепризнанной. В.И. Василевичем предложено следующее определение: "Граница — это линия, разделяющая две соседствующие совокупности объектов как в реальном, так и в абстрактном пространстве, оси которого представляют какие-либо характеристики изучаемых объектов. Но это не математическая линия, и ширина границы определяется в реальном пространстве размерами объектов, а в абстрактном — точностью определения их координат" [1974, с. 8].

Постановка настоящего раздела именно в данной главе продиктована тем обстоятельством, что с момента овладения человека огнем и топором он стал, так сказать, главнейшим "межевальщиком" растительного покрова Земли, во многом превосходя в этом отношении естественные геологические силы. Достаточно взглянуть на аэрофотоснимок любого участка суши, чтобы увидеть подчас неизгладимые следы этой непроизвольной деятельности. Вырубки, горельники, пастбища, просеки, сенокосы, пашни, посевы, посадки, сады, плантации, огороды, пустоши, карьеры, водохранилища, города, линии связи и электропередач, газопроводы, дороги, каналы, канавы, усадьбы, свалки, изгороди, заводы, шахты, пляжи, дамбы, плотины, аэродромы, поля сражений... — все эти сугубо антропогенные территориальные элементы неизбежно дробят растительный покров, пересекая естественную сеть геологических, геохимических, ландшафтно-географических, биохорологических и исторических границ, создают пеструю мозаику реальных отдельностей, из которых состоит материковая часть биосферы. Каждая из этих отдельностей, разумеется, совершенно уникальна даже в статике. В рамках этих отдельностей фитоценозы и составляют еще более дробные элементы.

Во введении обсуждались различные определения понятия "фитоценоз", но в данном контексте, т.е. в вопросе о границах фитоценозов, уместно вернуться к ним еще раз. Некоторым образом резюмируя результаты данного исследования, определение фитоценоза можно сформулировать так: фитоценоз — это участок растительного покрова, однородный по структуре и единый в смысле его функциональной организации и динамики. Наиболее очевидными признаками фитоценоза являются параметры его структуры (видовой состав, горизонтальная, вертикальная и возрастная структуры), по ним и устанавливаются границы фитоценоза. Естественные границы фитоценозов, как правило, совпадают с какими-либо орографическими, гидрологическими, микроклиматическими и эдафическими рубежами, поэтому они одновременно являются и надежной основой для выделения биогеоценозов (экосистем) суши. На практике же фитоценозы все чаще оказываются ограничены и расчленены искусственными преградами, не говоря уж о том, что появились и умножаются фитоценозы либо совершенно искусственного происхождения, либо существенно нарушенные в своих основных отправлениях деятельностью

человека. Все это порождает ряд принципиально новых подходов к природе объектов фитоценологии. В частности, особое значение приобретают вопросы целостности и, так сказать, "регенерационной способности" фитоценозов, непосредственно связанные с теорией границ, которая сама по себе требует всемерного развития.

Начало развитию учения о сменах фитоценозов (сукцессиях) положено трудами В.Н. Сукачева [1915а] и Г.Н. Высоцкого [1915], и теперь оно стало одним из центральных разделов геоботаники. У нас нет возможности обсуждать основные положения учения о сменах фитоценозов, но хочется уделить некоторое внимание вопросам целостности фитоценозов, поскольку наличие таковой подразумевается непременной их принадлежностью во всех превращениях. "Признание биоценоза целостной системой" К.М. Завадский [1966] относит к числу изменений способа мышления, "имеющих революционное значение".

Если подходить к делу сугубо практически, то целостность фитоценозов можно рассматривать в двух аспектах: в структурно-функциональном и в территориальном. В первом отношении фитоценоз можно считать целостным, если все его существенные компоненты и признаки находятся в естественном состоянии, т.е. вполне соответствуют условиям данной физической среды. Структурно-функциональная целостность фитоценоза может быть нарушена самыми разнообразными способами (выборочным изъятием отдельных элементов ценоза, дополнением его состава, воздействиями на морфогенез отдельных растений и т.п.), и наиболее актуальной является в данном случае задача количественного выражения меры целостности. Вполне очевидно, что динамика фитоценоза с нарушенной структурно-функциональной целостностью каким-то образом подчиняется интересам ее восстановления [демутации, по Г.Н. Высоцкому, 1915]. Регенерационная способность фитоценозов в этом смысле представляется вполне реальной принадлежностью их характеристики и требует всестороннего изучения.

В территориальном отношении фитоценоз, на наш взгляд, можно считать целостным, если он ограничивается исключительно естественными (экологическими, орографическими, гидрологическими и пр.) рубежами. Количественное выражение меры целостности в данном случае не представляет особых затруднений. Ее можно обозначить единицей. Если все границы фитоценоза искусственные, то территориальную целостность его можно принять равной нулю. Наконец, если часть границы фитоценоза является искусственной, то степень его территориальной целостности можно выразить дробью, характеризующей протяженность естественной границы фитоценоза по отношению к его полному периметру. Никто этого не исследовал, но можно предполагать, что естественные фитоценозы обладают некоторой регенерационной способностью и по отношению к территориальной целостности.

Конфигурация фитоценоза в плане (картографический образ) несет определенную информацию о его происхождении, структуре и динамике, в связи с чем предпринимаются попытки классификации типов картографических образов фитоценозов [Богомолов, 1960; Мазинг, 1962]. Аналогичная задача назрела и в ландшафтоведении.

Анализируя ситуацию, В.С. Преображенский предлагает различать элементарные картографические образы по следующим признакам. "1. По близости к правильным геометрическим формам (например, природные комплексы, связанные с конусами выноса и дельтами рек, имеют форму, близкую к треугольнику, долинные — обычно вытянуты); эта часть классификации особенно сложна, поскольку при переходе от масштаба к масштабу возможно превращение площадных изображений в точку или линию. 2. По площади, которая может выступать как показатель степени благоприятности условий для развития комплексов данного типа. 3. По конфигурации границ; извилистые границы простых контуров часто свидетельствуют о связи с экзогенными геоморфологическими процессами, а прямолинейные — о связи генезиса комплекса с тектонической или гидрологической основой" [1966, с. 30]. Все эти соображения, несомненно, можно перенести и на фитоценозы, только в последнем пункте уместно добавить о связи прямолинейных контуров с антропогенными факторами.

Как уже было сказано раньше, биологическую границу любого ранга можно уподобить мембране. Как всякая биологическая мембрана, граница обладает избирательной и несимметричной проницаемостью (для организмов, вещества и энергии). Развивая аналогию, можно полагать, что в развитии естественного фитоценоза, если этому не препятствуют какие-либо экологические факторы, соблюдается принцип, так сказать, минимизации протяженности границ. Поэтому, собственно, в природе и преобладают округлые формы. Искусственные и нарушенные, например, рубками естественные фитоценозы имеют, как правило, прямолинейную конфигурацию, что увеличивает относительную протяженность границ (при одной и той же площади ценоза), а соответственно и уязвимость фитоценозов по отношению к отдельным неблагоприятным экологическим факторам. В особенно неблагоприятном положении оказываются фитоценозы, имеющие в плане форму лент или полос, поскольку относительная протяженность их границ максимальна. Повторяя все эти, в сущности, банальные моменты, необходимо подчеркнуть, что с развитием антропогенных ландшафтов и техники воздействия на естественный растительный покров они приобретают весьма принципиальное значение.

В заголовке раздела помимо границ упомянуты "фитоценотические барьеры". К обсуждению этой категории также структурного порядка и следует сейчас перейти. Дело в том, что опять же в связи с деятельностью человека естественные фитоценозы все чаще оказываются поделены на части различными искусственными преградами (канавами, просеками, дорогами, линиями электропередач и т.п.). Целостность фитоценозов при этом как будто не нарушается, однако ряд симптомов показывает, что это не так. Общеизвестны случаи, когда неверно проложенная дорога дает начало эрозионным процессам, когда трасса газопровода оказывается непреодолимым препятствием на пути мигрирующих животных, когда прокладка временной лесовозной узкоколейной железной дороги способствует массовому заболачиванию и вымочке леса на прилегающих территориях, когда "безобидная" канава вызывает усыхание прилегающих

древостоев. Число примеров можно было бы бесконечно умножить, но и так уже ясно, что все это явления одного порядка, явления непредвиденного нарушения территориальной целостности биогеоценозов, так сказать, "изнутри". К эффектам подобного рода мы и применяем понятие "фитоценотического барьера". Можно согласиться, что эти явления в миниатюре аналогичны геохимическим барьерам А.И. Перельмана [1961, 1977]. Фитоценотические барьеры несомненно способствуют дивергенции некогда единых фитоценозов и направляют развитие их отдельных частей по новым и далеко не всегда желательным путям. Практическое значение рассматриваемых явлений вполне очевидно. Научная сторона дела, по-видимому, должна развиваться как составная часть общей теории биологических границ (и мембран). В частности, полезно выяснить, какими популяционно-генетическими последствиями для отдельных типов организмов сопровождается массовое "межевание" растительного покрова громадных территорий в современную эпоху. Союзником биолога в этом деле может стать географ. Мы глубоко разделяем убеждение И.М. Забелина, что "история развития органического мира в такой же степени проблема физико-географическая, как и биологическая. Искусственный разрыв между физической географией и биологией в решении эволюционных проблем лишь вредил и продолжает вредить делу. Преодоление его уже в ближайшем будущем необходимо и пойдет на пользу эволюционному естествознанию" [1970, с. 37].

Отношения между фитоценозами сравнительно хорошо изучены только во временном плане, т.е. в аспекте сукцессий, в аспекте смен фитоценозов на одной и той же территории. Что касается отношений между смежными или территориально разобщенными фитоценозами, то исследование их еще почти не начато. Некоторые исходные теоретические положения недавно были высказаны Ю.П. Бялловичем [1973], а первые экспериментальные данные опубликованы Н.В. Дылисом [1973]. Весьма характерно, что при обсуждении проблемы межбиогеоценозных связей упомянутым авторам пришлось мобилизовать и географические и эволюционные концепции. Надо полагать, что именно на этом пути получит должное развитие еще один из актуальнейших и интереснейших разделов современного естествознания.

Заканчивая раздел и главу в целом, следует заметить, что здесь удалось затронуть лишь малую часть вопросов, которыми живет современная культурфитоценология, да и те в основном оказались лишь перечислены. Прогрессирующие техногенные воздействия на биосферу в первую очередь и с особой силой отражаются на растительности. В этих условиях культурфитоценология выдвигается на передний план, а ее теоретические основы требуют неотложной разработки. На первое место встает проблема устойчивости и самовоспроизводимости культурфитоценозов со всеми свойственными им функциями. Благодаря тысячелетнему опыту земледелия на фоне общей биологии культурфитоценология, пожалуй, ближе всего стоит на пути к выработке собственной надежной и эффективной аксиоматики, и это действительно грандиозная задача.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Центральную задачу нашего исследования можно определить как попытку проследить превращения структуры сообществ автотрофных организмов на фоне геологической истории, морфоанатомического и физиологического прогресса растений, а также эволюции видов и растительного покрова планеты. Теоретической основой послужил принцип актуализма, диалектическое развитие которого на современном этапе связано с идеями В.И. Вернадского. Методической основой, так сказать, стержнем исследования послужил тот очевидный факт, что структурно-функциональная организация сообществ растений, независимо от таксономического ранга последних, может быть описана и проанализирована в одних и тех же показателях, доступных для количественного выражения. В свете общей задачи существенное значение имеют представления о функциях, специфических именно для систем биоценологического (экосистемного) уровня интеграции жизни на Земле.

Функциональная природа сообществ как элементарных территориальных подразделений биосферы не оставалась неизменной на протяжении эволюции жизни, а неуклонно усложнялась, следуя за развитием морфоанатомических и физиологических приспособлений организмов к меняющимся условиям их существования, за повышением их видового разнообразия и специализации. На этом магистральном пути можно выделить по крайней мере пять этапов, к обсуждению которых на основании данного исследования и следует сейчас перейти.

Первый этап в эволюции структурно-функциональной организации сообществ автотрофных организмов начался с момента зарождения жизни на Земле и продолжался около полутора-двух миллиардов лет, вплоть до момента приобретения организмами способности к половому размножению. Функциональную природу сообществ этого периода, вероятно, можно определить одним словом: выжить. В этот период становилось клеточное строение организмов, отрабатывались механизмы деления клеток, а также обмена веществ. Сообщества представляли собой гигантские клоны, в которых продолжительность жизни отдельных "особей" измерялась сначала секундами, а затем минутами. В подходящих условиях сообщества выживали в виде скоплений броуновских частиц. Плотность сообществ регулировалась через частоту делений биохимическими механизмами. Спектр пригодных местообитаний был жестко ограничен, поскольку

ку степень генотипического разнообразия особей-клонов была невелика. Вероятно, уже на этом этапе зародилась способность идентичных организмов группироваться в устойчивые агрегаты. Значение этой способности для "броуновских частиц" трудно переоценить. Объединенные метаболиты постепенно стали формировать вокруг агрегатов слизистые полупроницаемые капсулы. Между наружными и внутренними клетками агрегата должны были неизбежно возникать некоторые различия (по доступу питательных веществ и световой энергии, а стало быть, и по скорости деления, и по степени развития клеточных оболочек). Так наметилась функциональная специализация клеток, которая в конце концов и привела к обособлению клеточного ядра, к появлению эукариотов и типичного полового процесса, а также — через колониальность — к подлинной многоклеточности. Надо полагать, что на уровне именно агрегатов оказались возможны симбиогенетические явления, так же как и явления паразитизма и хищничества (появление вирусов). Все эти гипотетические соображения при соответствующей заинтересованности, вероятно, нетрудно проверить экспериментально, воспитывая агрегирующиеся одноклеточные организмы в смешанных культурах.

Появление полового процесса ознаменовало начало второго этапа в эволюции структурно-функциональной организации сообществ, завершившегося к началу палеозойской эры. Основным достижением этого этапа явилось возникновение многоклеточных и прикрепленных к субстрату бентических форм растений. Функцией живого, реализующейся именно на уровне сообществ, стало уже не просто "выжить", но и "...дать жизнеспособное потомство". Половой способ размножения предполагает наличие "партнеров", а стало быть, осуществим только в сообществе организмов, когда вероятность контактов достаточно велика. Половое размножение резко усилило полиморфизм, а соответственно и адаптационные способности организмов. Вместе с бесполым размножением оно обеспечило неуклонное повышение плотности популяций и продуктивности сообществ. Самим фактом своего существования жизнь стала оказывать все большее влияние на планетарные процессы. Так, к началу кембрия за счет жизнедеятельности автотрофных организмов был достигнут 1%-ный по отношению к современному уровень содержания в атмосфере Земли кислорода ("точка Пастера"), что явилось решающей предпосылкой для возникновения наиболее эффективного аэробного фотосинтеза и для зарождения озонового экрана как препятствия на пути губительного для жизни на суше космического ультафиолетового излучения [Беркнер, Маршалл, 1966].

Морфоанатомический прогресс организмов ознаменовался становлением многоклеточной организации (через агрегаты и колониальность), развитием дифференциации и специализации тканей и органов. Появлением прикрепленных к субстрату форм водорослей был сделан первый решительный шаг в сторону "растекания" жизни на сушу. В сообществах гипонейстона, а также пены и пленок морской среды, с одной стороны, и в сообществах донных илистых отложений литорали — с другой, созревали основные функциональные компоненты будущих первобытных почв. Высокопродуктивные бентические сообщества водорослей способствовали развитию гетеротрофного населения биосферы и установлению облигат-

ных мутуалистических отношений между отдельными видами. Увеличилась продолжительность жизни особей, а вместе с тем и конкуренция их за пространство (поверхность субстрата, толща воды по вертикали), появились виды, адаптированные к специфическим условиям приливно-отливной полосы, протяженность которой, как и сейчас, была громадной. Способность растений образовывать споры обеспечивала занос их репродуктивных зачатков в самые разнообразные экотопы, а способность растений агрегироваться повышала их шансы на выживание даже в крайне неблагоприятных экологических условиях. Жизнь накопила силы, достаточные для распространения ее на сушу.

Третий этап в эволюции структурно-функциональной организации растительных сообществ начался с момента "растекания" жизни на сушу и продолжался до появления голосеменных растений. Функции сообществ умножились и определить их можно следующим образом: выжить, дать жизнеспособное потомство и обеспечить элементарные условия для его существования. Действительно, в водной среде последнее обстоятельство не имело особого значения, поскольку толща воды обеспечивала и надежную защиту от неблагоприятных атмосферных факторов, и доступ питательных веществ ко всем клеткам и тканям организмов, и отвод разнообразных "отходов" жизнедеятельности. На суше обстановка изменилась кардинальнейшим образом, и защитные системы уже не только организмов, но и их сообществ приобрели решающее значение. На уровне организмов наземный образ жизни потребовал решительного развития защитных, механических и проводящих тканей, совершенствования запасающих и проводящих (коммуникационных) систем, завершившегося появлением сосудов. На уровне сообществ потребовалось завоевание живым пологом растений приземного слоя атмосферы, сопровождающееся трансформацией физических свойств последней в благоприятную для жизнедеятельности организмов сторону, потребовалась надежная координация автотрофного и гетеротрофного циклов метаболизма сообществ.

Жизнь распространилась на сушу не из-за перенаселения океана, а в силу присущего ей свойства "слепого растекания" в пространстве, сопряженного с морфоанатомическим и физиологическим прогрессом элементарных носителей жизни во времени. Благодаря жизнедеятельности морских фототрофных организмов к началу силура был достигнут 10%-ный по отношению к современному уровень содержания кислорода в атмосфере, и это обстоятельство оказалось решающей предпосылкой для закрепления жизни на суше, поскольку мощность озонового экрана стала достаточной для защиты жизни на суше от смертельных доз ультрафиолетового излучения.

Земноводный и тем более наземный образ жизни поставил организмы и все системы жизнеобеспечения растений в сферу мощного воздействия разнообразных мутагенных факторов (космическое излучение, резкие перепады температуры и влажности воздуха, повышенные концентрации физиологически активных соединений в субстрате и т.п.), что повысило генотипическое разнообразие растений и соответствующие возможности отбора. Эволюционную роль просто соматических мутаций в этом смысле следовало бы еще и еще раз продумать. Процесс редукции гаметофита,

начавшийся еще у морских водорослей, завершился абсолютным доминированием спорофита в жизненном цикле организмов у большинства видов растений. Именно в этот период выработался единый принцип строения спорофита сосудистых растений, выдержавший все последующие испытания. На границе земноводных сообществ примитивных слоевищных мхов и, вероятно, лишайников появились, судя по всему, сначала заросли листостебельных мхов, а затем и псилофитов.

Тело первых псилофитов, типа ринии, укрывалось в толще ила и детрита, выбрасывая на дневную поверхность лишь органы спороношения, вегетативно разрасталось в субстрате и вело, по существу, полусапрофитный образ жизни. Потребовались, вероятно, десятки миллионов лет, прежде чем весь спорофит оказался способным растекаться по дневной поверхности, заполняя своими фотосинтезирующими и спороносными органами надземный слой атмосферы толщиной до 20—30 см. Экспоненциальный тип нарастания фитомассы в сообществах поздних псилофитов вместе с обильным спороношением сообщал им черты подлинных "землепроходцев", чрезвычайно агрессивных при освоении новых субстратов. Сообщества подобного типа должны были быть монодоминантны (в части продуцентов), представляя собой гигантские распростертые по субстрату клоны. Фактор плотности сообществ имел сугубо положительное значение, позволяя организмам "выстоять" в суровой экологической обстановке. Надо полагать, что взаимодействие псилофитов с их гетеротрофными партнерами осуществлялось, так сказать, по территориальному принципу: в зонах чрезмерной плотности вертикальных и горизонтальных побегов псилофитов из-за исчерпания ресурсов субстрата происходила их массовая гибель, тогда в этой зоне оказывалось возможным пышное развитие гетеротрофов (грибов и бактерий); после переработки детрита гетеротрофами субстрат становился снова пригодным для псилофитов, растекавшихся сюда из смежных зон. Сообщество в целом представляло из себя пеструю мозаику автотрофных и гетеротрофных синузий, находящихся в различных стадиях развития. Агрегация, таким образом, и в этих условиях, на наш взгляд, была непременной предпосылкой для нормальной жизнедеятельности сообщества. Разумеется, это сугубо умозрительная схема, но ее подкрепляют представления о жизнедеятельности отдаленных аналогов псилофитов — современных плаунов. Путем аналогий можно заключить, что годичная продукция псилофитовых зарослей составляла не более 2—3 ц/га сухого вещества. Продукция наземных экосистем была незначительной.

Событием, имевшем громадные последствия для судьбы биосферы, оказалось приобретение спорофитом некоторых видов растений способности развиваться не в горизонтальной, а в вертикальной плоскости. Укороченная главная ось спорофита претерпела цепь превращений, в ходе которых она покрылась сплошным чехлом камбиальных меристем — вечно эмбриональных тканей. Так зародилась древовидная форма роста, и сообществам растений открылся путь к освоению третьего измерения наземного пространства, к развитию по вертикали в слое атмосферы толщиной до 30—40 м. Начиная со второй половины девона лесные формации стали господствующими в материковой части биосферы.

Структура лесных сообществ, сложенных споровыми растениями, была весьма своеобразной, и данные палеоботаники позволяют реконструировать ее лишь в самых общих чертах.

Наиболее вероятно, что первобытные лесные сообщества были монодоминантны, т.е. господствующий ярус сообществ в определенных лесорастительных условиях был сложен каким-либо одним видом. Подеревное чередование в составе древостоев деревьев разных видов представляется крайне маловероятным. В пользу этого обстоятельства говорит достаточно очевидный факт, что в первобытных сообществах древесных споровых растений преобладал вегетативный способ размножения (отводками, корневыми отпрысками, выводковыми почками и т.д.), поскольку жизнеспособность спор при всем их обилии могла быть лишь весьма невелика. К тому же проросток из споры, разумеется, не мог конкурировать с мощным вегетативным побегом того же вида и возраста. Более примитивные травянистые растения (споровые) могли найти свое место под пологом леса в качестве его подчиненных эпифитных и сапрофитных компонентов. Попытка реконструировать ход роста и динамику численности особей в сообществах лепидодендронов показывает, что плотность их древостоев могла варьировать от нескольких десятков экземпляров до нескольких десятков тысяч экземпляров деревьев на гектар, в зависимости от возрастной структуры популяций. В любом случае продуктивность таких сообществ была чрезвычайно высокой, измеряясь несколькими тысячами кубометров стволовой фитомассы на гектар. Характерной особенностью ботродендроновых, лепидодендроновых и сигиллариевых древостоев было то, что молодые деревья в них представляли собой лишенные ветвей "мачты", достигающие высоты 30 м, а стало быть, и могли размещаться с громадной плотностью. В возрастной динамике численности особей в них присутствовал критический момент, связанный с началом массового дихотомического ветвления стеблей и соответствующим экспоненциальным возрастанием фитомассы крон. В разновозрастных древостоях никаких катаклизмов в связи с этим не возникло. В одновозрастных древостоях процесс формирования крон деревьев сопровождался массовой гибелью подавляющей части особей и гетеротрофное население сообществ с такими "дозами" детрита, разумеется, уже не справлялось. Таксационные реконструкции ископаемых лесов вообще чрезвычайно перспективны, поскольку позволяют именно с биологических позиций осветить некоторые условия углеобразования. Слабым местом таких реконструкций является отсутствие сведений о возрастах деревьев и возрастных структурах вымерших древостоев, но в некоторых случаях, при специальном подходе, эти затруднения, по-видимому, можно все-таки преодолеть. Развитие палеолесоведения в этом аспекте представляется весьма актуальным.

Вечнозеленый, весьма плотный и однородный полог первобытных лесов обеспечивал надежную защиту молодых генераций растений от неблагоприятных атмосферных факторов. Мощные корневые системы старых деревьев гарантировали вегетативному потомству на первых порах устойчивое минеральное питание. От своих пионерных травянис-

тых предков древесные споровые растения, вероятно, унаследовали некоторый "иммунитет" против фактора повышенной плотности и в стабильных физико-географических условиях могли долгое время действительно процветать. И все-таки благополучию лесных сообществ эпохи антраколита угрожал ряд внешних и внутренних факторов. Прежде всего о стабильности физико-географических и лесорастительных условий, как и сейчас, не могло быть и речи, а это требовало от растений адаптаций к широкому спектру превращений внешней среды. Пластичность же споровых растений в вегетативно размножающихся линиях весьма невелика. В их жизнедеятельности всегда присутствуют элементы автоматизма начиная с предпосылок для прорастания спор (споры некоторых видов сохраняют жизнеспособность буквально лишь в течение нескольких дней) и кончая строгой последовательностью в прохождении отдельных фаз онтогенеза. Определенное значение имела и зависимость полового процесса от наличия капельно-жидкой воды как субстрата для транспортировки гамет. На уровне сообществ обстановка усложнялась их монодоминантным строением: с одной стороны, эти сообщества были как бы закрыты для новопоселенцев, а с другой — в них неизбежно должны были возникать разнообразные коллизии, связанные с перепроизводством или хроническим недостатком каких-либо веществ и соответствующей напряженностью гетеротрофной фазы в цикле их примитивного метаболизма. Все эти противоречия благополучно разрешились на следующем этапе эволюции, когда появились семенные растения.

Функциональную природу растительных сообществ на четвертом этапе эволюции можно определить, усилив предыдущие формулировки следующим образом: выжить, дать жизнеспособное потомство, обеспечить элементарные условия для его существования и "дать жить другим", т.е. упрочить предпосылки для сосуществования многих видов в обстановке одного и того же сообщества. Возможно, последнее обстоятельство звучит несколько неожиданно, поэтому его придется обосновать более детально.

Семенной способ размножения растений открыл новые перспективы для эволюции биосферы в самых разнообразных аспектах. По отношению к структурно-функциональной организации сообществ эти перспективы так или иначе связаны с повышением надежности полового потомства растений. Прежде всего независимость полового процесса при семенном размножении от водной фазы резко повысила вероятность его успешного осуществления. Наличие в семенах собственного запаса рафинированных питательных веществ и многоклеточного высокодифференцированного зародыша обеспечивало повышение жизнеспособности растений в самой критической фазе их онтогенеза. Соответственно этому возросла и доля участия в составе популяций ювенильных особей. Вместе с повышением генотипического и модификационного разнообразия особей в популяциях многократно расширился фон для естественного отбора и дивергенции видов. Так, на смену сообществам гигантских клонов споровых растений пришли сообщества нового типа, характерной особенностью которых стала высокая степень индивидуали-

зации особей. Сосуществование в эдификаторном ярусе сообщества организмов даже одного вида, но с различной генетической конституцией неизбежно повышало их зависимость от фактора, который можно обозначить понятием "качество индивидуального окружения". Адаптация к этому фактору и выразилась в колоссальной модификационной изменчивости (морфогенетической пластичности) особей. Последнее обстоятельство оказалось решающей предпосылкой возникновения полидоминантных растительных сообществ. Возросла доля материально-энергетических затрат на поддержание их пространственно-временной структуры.

Ангиоспермизация (процесс исторического становления покрытосеменных растений) происходила под воздействием не только аридизации и похолодания климата, но и сугубо биоценологических факторов. Пожалуй, впервые столь очевидную роль в эволюции живых систем сыграли животные. А. Мюнтцинг характеризует ситуацию следующим образом: "Быстрая эволюция покрытосеменных... объясняется, помимо других факторов, появлением пчел и других переносящих пыльцу насекомых, а также развитием фауны птиц, которые распространяли семена. В то же самое время начали вымирать гигантские растительноядные динозавры. Некоторые ученые считают, что эти чудовища играли существенную роль в уничтожении флоры папоротников и голосеменных, которая отличалась плохой возобновляемостью" [1963, с. 390]. Из факторов структурного порядка ангиоспермизации несомненно способствовали и насыщение видового состава всех ярусов лесных сообществ, и дисперсное размещение особей одного вида, и устойчивая стратификация фитоценотической среды. В частности, можно предполагать, что в первую очередь ангиоспермизация происходила именно в подчиненных ярусах лесных сообществ, под пологом господствующего яруса, поскольку именно там, в трансформированных сообществом и соответственно наиболее стабильных экологических нишах, давление естественного отбора должно было быть максимальным.

Разнообразие и специализация видов (включая животных) с появлением покрытосеменных растений чрезвычайно умножились. Специализированные группы растений освоили самые разнообразные местообитания. В биосфере практически не осталось "белых пятен". Некоторые виды покрытосеменных растений расселились даже "обратно", в водную среду. Именно за счет узкой специализации у некоторых жизненных форм растений могли произойти явления неотении. Путем неотении образовалось большинство современных кустарников и трав, к явлениям того же порядка принадлежит апомиксис. Можно полагать, что процесс неотении в некоторых случаях обратим, как обратимы даже самые редкие мутации.

Основным достижением эволюции растительных сообществ на четвертом этапе можно считать именно отработку механизмов устойчивого сосуществования и воспроизводства множества биологических видов с разлиными физиологическими потребностями на фоне ограниченных внешних ресурсов (включая сюда пространство). Механизмы эти еще далеко не познаны, и тем более трудно сказать, как события развивались бы дальше, если бы на арене жизни не появился человек.

Итак, пятый (текущий) этап в эволюции структурно-функциональной организации растительных сообществ мы отсчитываем с момента появления человека, а точнее с момента овладения человека огнем. Многие типы фитоценозов с тех пор просто созданы человеком и без его поддержки не могут существовать. Другие преобразованы им настолько, что возврат их к исходному состоянию маловероятен. Человек все более ощутимо способствует исчезновению, возникновению и расселению видов растений и животных. Человек все более активно преобразует физическую оболочку Земли и распространяет свое влияние на прилегающее космическое пространство. Наконец, человек стал консументом высшего порядка, расточительно расходующим не только текущую продукцию биосферы, но и колоссальный энергетический потенциал, накопленный на протяжении сотен миллионов лет.

Функциональная природа сообществ на пятом этапе (витке) эволюции дополнилась еще одним специфическим элементом, который можно определить как "удовлетворение разнообразных и растущих потребностей человека". Вполне очевидно, что эта функция распространяется не только на искусственные сообщества. По отношению к естественным сообществам ее еще можно сформулировать "в страдательном залоге", например, как "сохранение в условиях косвенного воздействия и прямой эксплуатации человеком".

В настоящее время уже трудно найти фитоценоз, в котором бы не ощущалось прямое или косвенное влияние современной цивилизации, и сам по себе этот факт не должен кого-либо смущать, поскольку процесс этот неотвратим [Колесников Б.П., 1976]. Обсуждая эту ситуацию, С.С. Шварц писал: "Признание неизбежности антропогенного изменения природных компонентов должно быть положено в основу реалистической политики по охране природной среды. В основу этой политики могло бы быть положено следующее утверждение: экологические системы в индустриальном и урбанизированном мире не могут быть сохранены в первозданном, естественном состоянии. Изменение природной среды, т.е. ее отход от "естественного" состояния, нет никаких оснований считать ухудшением среды" [1976, с. 89].

Человек "пришел к власти" в тот момент, когда строение биосферы еще отнюдь не идеально: треть поверхности суши занята пустынями, четверть — парализована вечной мерзлотой. Располагая достаточными энергетическими ресурсами и взяв на себя функцию управления структурно-функциональной организацией растительных сообществ, человек может и должен существенно повысить продуктивность биосферы. Разумеется, речь идет вовсе не о том, чтобы "подменить" естественные механизмы гомеостаза в исправно функционирующих экосистемах, а о том, чтобы научиться "запускать" такие механизмы во вновь создаваемых, искусственных или в основательно нарушенных естественных экосистемах. Перед лицом именно этой грандиозной задачи и полезно еще и еще раз исследовать и продумать принципы, на которых основана жизнедеятельность естественных растительных сообществ, принципы, которые вырабатывались на протяжении сотен миллионов лет.

ЛИТЕРАТУРА

Энгельс Ф. Диалектика природы. — *К. Маркс, Ф. Энгельс.* Сочинения, 2-е изд., т. 20.

Александрова В.Д. О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966.

Александрова В.Д. Классификация растительности. М.; Л.: Наука, 1969.

Алексеев В.А. Взаимосвязь исторического и системно-структурного подходов к исследованию сущности и уровней биологической организации. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975.

Алексеев В.А., Галанин А.В. Сквозистость полога древостоев и ее измерение. — В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту, 1969.

Алехин В.В. Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1924, т. 32, вып. 1—2.

Анохин П.К. Функциональная система как универсальный принцип изучения уровней биологической организации. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.

Аугуста И., Буриан З. По путям развития жизни. Прага: Артия, 1966.

Африкян Э.Г. Аэробные спорообразующие бактерии. Род бациллюс (Bacillus). — В кн.: Жизнь растений, т. 1. М.; Просвещение, 1974.

Бабинская Е.А., Березин А.М., Трунов И.А. Дешифрирование лесов на разнотипных аэроснимках в условиях горного рельефа Тувы. — В кн.: Методы дешифрирования лесов по аэроснимкам. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.

Барахорн Э.С. Древнейшие органические остатки на Земле. — Природа, 1972, № 5.

Бароян А.В. Здоровье человека. В союзе с микробами против инфекций. — Курьер ЮНЕСКО, 1975, апрель.

Беклемишев К.В. Биотипы морских биоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.

Бельгард А.Л. Степное лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1971.

Березин А.М., Трунов И.А. Корреляционная связь диаметров деревьев на высоте груди с диаметрами крон для древостоев различных районов Советского Союза. — Уч. зап. лесной группы лаборатории аэрометодов АН СССР. Л., 1957.

Березин А.М., Трунов И.А., Харин Н.Г. Выявление зависимости между диаметрами крон и стволов деревьев. — В кн.: Методы дешифрирования лесов по аэроснимкам. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.

Беркнер Л., Маршалл Л. Кислород и эволюция. — Земля и вселенная, 1966, № 4.

Бернал Д. Возникновение жизни. М.: Мир, 1969.

Биологическая продуктивность северных озер. 2. Озера Зеленецкое и Акулькино. — Труды Зоол. ин-та, 1975, т. 57.

Богданов Д.В. Тропический океан. М.: Наука, 1975.

Богомолов Л.А. Некоторые закономерности изображения природных ландшафтов на аэроснимках на примере тундры. — Труды Московского ин-та инженеров геодезии, аэросъемки и картографии, 1960, вып. 42.

Бодров В.А. Лесная мелиорация. М.: Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1961.
Быков Б.А. Геоботаника. Изд. 2-е Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957.
Быков Б.А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970.
Быков Б.А. Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973.
Бяллович Ю.П. Введение в культурфитоценологию. — Сов. ботаника, 1936, № 2.
Бяллович Ю.П. Биогеоценотические горизонты. — Сборник работ по геоботанике, бот. географии, систематике растений и палеогеографии. (Труды МОИП, отд. биол., 1960, т. 3.)
Бяллович Ю.П. О кинетике биогеоценоза. — Журн. общ. биологии, 1969, т. 30, № 1.
Бяллович Ю.П. Системы биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.
Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. — Труды по прикл. бот. и сел., 1926, т. 16. вып. 2.
Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. — Сов. наука, 1940, № 2.
Вальт Л.О. Соотношение структуры и элементов. — Вопр. философии, 1963, № 5.
Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969.
Василевич В.И. Формализация понятия границы и методы ее количественного анализа. — В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974.
Веденов М.Ф., Кремянский В.И., Шаталов А.Т. Концепция структурных уровней в биологии. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.
Вейль П. Популярная океанография. Л.: Гидрометеоиздат, 1977.
Верзилин Н.М. По садам и паркам мира. Л.: Детгиз, 1961.
Вернадский В.И. Биосфера. Л.: Научн. хим.-техн. изд-во, 1926.
Вернадский В.И. Об условиях появления жизни на Земле. — Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук., 1931, № 1.
Вернадский В.И. Биогеохимические очерки. М.: Изд-во АН СССР, 1940.
Вернадский В.И. Очерки геохимии. — Избр. соч., т. I. М.: Изд-во АН СССР, 1954.
Вернадский В.И. Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе. М.: Наука, 1975.
Вибе У.Дж. Перспективы экологии микроорганизмов. — В кн.: Основы экологии (Ю. Одум). М.: Мир, 1975.
Виленкин Н.Я. Комбинаторика. М.: Наука, 1969.
Вилли К., Детье В. Биология (биологические процессы и законы). М.: Мир, 1974.
Виноградов В.И. Сколько лет океану? — Природа, 1975, № 12.
Виноградов М.Е. Изучение биогеоценозов пелагиали океана. — Природа, 1971, № 4.
Виноградский С.Н. Микробиология почвы. Проблемы и методы. Пятьдесят лет исследований. М.: Изд-во АН СССР, 1952.
Вит. С. Пространственные взаимоотношения в популяциях одного или нескольких видов растений. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964.
Возникновение и развитие земледелия. М.: Ин-т археологии, 1967.
Вологдин А.Г. Земля и жизнь. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1963.
Высоцкий Г.Н. Ергеня (культурно-фитологический очерк). — Труды Бюро по прикл. ботанике., 1915, т. 8, № 10—11. СПб.
Высоцкий К.К. Закономерности строения смешанных дервостоев. М.: Гослесбумиздат, 1962,
Галактионов И.И., Ву А.В., Осин В.А. Декоративная дендрология. М.: Высшая школа, 1967.
Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л.: Наука, 1976.
Гарибова Л.В. Группа порядков гименомицеты. — В кн.: Жизнь растений, т. 2. М.: Просвещение, 1976а.
Гарибова Л.В. Семейство агариковые или шампиньоновые (Agaricaceae). — В кн.: Жизнь растений, т. 2. М.: Просвещение, 1976б.
Герасимов М.В. Кавказская пихта. М.: Гослестехиздат, 1948.

Гительзон И.И., Фиш А.М., Чумакова Р.И., Кузнецова А.М. Максимальная скорость размножения бактерий и возможность ее определения. — Докл. АН СССР, 1973, т. 211, № 6.

Голенкин М.И. Победители в борьбе за существование. М.: Ассоц. н.-и. ин-тов при физ.-мат. фак. I МГУ, 1927.

Голлербах М.М. Распространенность водорослей в современных водоемах, их биомасса и продукция. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977а.

Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977б.

Голубкова Н.С. Компоненты лишайников и их взаимоотношения. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977.

Горленко М.В. Отдел Грибы. Общая характеристика. — В кн.: Жизнь растений, т. 2. М.: Просвещение, 1976.

Горожанкин И.Н. Лекции по морфологии и систематике архегониальных растений. I. Bryophyta. Печеночники и мхи. 1897.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967.

Гурвич И.Я. О геологической роли леса (к истории лесов Земли). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, вып. 5.

Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М.: Мир, 1972.

Данилов М.Д. Научные основы классификации деревьев. — Труды Марийск. политехн. ин-та, 1972, вып. 59.

Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение Salix polaris Whlb. и Salix phlebophylla Anderss. — Бюл. Моип, отд. биол., 1965, т. 20, вып. 6.

Дональд С. Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964.

Дудка И.А. Ценотическая роль грибов в экосистеме водотоков. — В кн.: Современные успехи микологии и лихенологии в советской Прибалтике. Тарту: Тартуск. ун-т, 1974.

Дудка И.А. Водные гифомицеты. — В кн.: Жизнь растений, т. 2 М.: Просвещение, 1976.

Дудка И.А., Береговая В.И. Пена и пленка пресных водоемов как экологическая ниша водных гифомицетов. — Гидробиол. журн., 1975, т. XI, № 5.

Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969.

Дылис Н.В. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.

Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н. и др. Опыт сравнительного биогеоценологического изучения искусственных лесных насаждений. — Труды МОИП, т. 38. "Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии". М.: Наука, 1970.

Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н. и др. О влиянии эдификаторных синузий на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.

Дыренков С.А. Возрастная структура и строение древостоев некоторых типов еловых лесов бассейна реки Вычегды. — В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала и ведение хозяйства в них. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1967.

Дыренков С.А. О структуре древостоев девственных ельников на востоке европейской части среднетаежной подзоны. — Лесной журн., 1969, № 1.

Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека (экологические системы и биосфера). М.: Прогресс, 1973.

Егоров А.И. Пояса углеобразования и нефтегазоносные зоны земного шара. Ростов-н/Дону, Изд-во Ростовск. ун-та, 1960.

Егорова С.В., Алексахина Т.И. Микрофлора и альгофлора почв в некоторых фитоценозах Теллермановского опытного лесничества. — Экология, 1974, № 4.

Ершова Э.А. К экологии папоротника-орляка в Средней Сибири. — Экология, 1975, № 3.

Жданов В.М., Выгодчиков Г.В., Ершов Ф.И. и др. Занимательная микробиология. М.; Знание, 1967.

Жуков А.Б. Ближайшие теоретические задачи лесной науки. — Лесное хозяйство, 1970, № 3.

Жуков Н.И. Идея трехплановости отражения в живой природе и ее методологическое значение. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.

Жуковский П.М. Ботаника. М.: Высшая школа, 1964.

Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Наука, 1971.

Жуковский П.М. Что такое растение. — В кн.: Жизнь растений, т. 1. М.: Просвещение, 1974.

Забелин И.М. Физическая география и наука будущего. М.: Мысль, 1970.

Завадский К.М. Основные формы организации живого и их подразделения. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966.

Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. Киев: Наукова думка, 1970.

Залесский М.Д. Заметка о растительных остатках из каменноугольных отложений Мугоджарских гор. — Изв. Геол. комитета, 1909, т. 28, № 150, 158.

Залесский М.Д. Гондванская флора бассейна р. Печоры. I. Река Адзьва. — Зап. УОЛЕ, 1913, т. 33.

Залесский М.Д. Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас. — Труды Геол. комитета, новая серия, 1918, вып. 174.

Залесский М.Д. Распространение ископаемой флоры, родственной Гондванской, в пределах северной части Евразии. М.: Изд-во АН СССР, 1930.

Залесский М.Д., Чикова Е.Ф. Об ископаемой флоре среднего карбона Донецкого бассейна и о подразделении его на основании ископаемой флоры. — Палеофитологический сборник. М.: Изд-во АН СССР, 1937.

Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф. Ископаемая флора среднего отдела каменноугольных отложений Донецкого бассейна. — Труды ЦНИГРИ, 1938, вып. 98.

Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наукова думка, 1972.

Зозулин Г.М. К вопросу о путях и направлении эволюции жизненных форм растений (по поводу работы И.Г. Серебрякова "Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений", 1955). — Бюл. МОИП, серия биол., 1958, т. 63, № 6.

Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — Труды Центрально-Черноземного заповедника, 1959, вып. 5. Курск.

Ипатов В.С. Исследования структуры растительных сообществ. Автореф. докт. дис. Тарту, 1971.

Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862—1962 годы. М.: Мин-во СХ СССР, Московская с.-х. академия, 1964.

Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969.

Кайрюкштис Л.А. Формирование елово-лиственных молодняков. Каунас: Литовск. НИИЛХ, 1959.

Кайрюкштис Л.А. Научные основы формирования высокопродуктивных еловолиственных насаждений. М.: Лесная промышленность, 1969.

Калинина А.В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики (их структура и продуктивность). Л.: Наука, 1974.

Кальвин М. Химическая эволюция. М.: Мир, 1971.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974.

Карта угленосных месторождений мира. Под ред. А.К. Матвеева. М.: ГУГК, 1974.

Касинов В.Б. О симметрии в биологии. Л.: Наука, 1971.

Кедров Б.М. Структурные уровни материальных систем и пути их познания (опыт моделирования познавательного процесса). — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.

Кендрью Дж. Нить жизни. М.: Мир, 1968.

Киреев Д.М., Рубцов Н.И. Ландшафтный метод лесного дешифрирования аэроснимков. Новосибирск: Наука, 1976.

Коваль И.П. Формирование дубово-сосновых молодняков на сплошных вырубках. — Сборник работ по лесному хозяйству, вып. 45, М.: Гослесбумиздат, 1962.

Козо-Полянский Б.М. Новый принцип биологии. Очерки теории симбиогенеза. М.; Л.: Пучина, 1924.

Колесников А.И. Декоративные формы древесных пород. М.: Изд-во Министер. коммунальн. хозяйства РСФСР, 1958.

Колесников А.И. Декоративная дендрология. М.: Госстройиздат, 1962.

Колесников Б.П. О кустарниковой форме тиса остроконечного (Taxus cuspidata S. et Z.). — Вестн. ДВФ АН СССР, 1935, № 13.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. — Труды ДВФ АН СССР, серия бот., 1959, т. 2'(4). М.: Изд-во АН СССР.

Колесников Б.П. Проблемы охраны растительного мира. — Журн. общей биологии, 1976, т. 37, № 5.

Колесников Б.П., Моторина Л.В. Проблемы рекультивации земель. — Природа, 1975, № 4.

Комаров В.Л. Происхождение растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1943.

Комаров В.Л. Происхождение растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Комин Г.Е. Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1970, вып. 67. Свердловск.

Кондратьева Е.Н. Фототрофные бактерии. — В кн.: Жизнь растений, т. I. М.: Просвещение, 1974.

Кордэ К.Б. О находках в докембрии. — Природа, 1972, № 5.

Корчагин А.А. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии. — В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.; Новая деревня, 1929.

Красилов В.А. К вопросу об общем законе эволюции живых систем. — Материалы эволюционного семинара. I. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973.

Красилов В.А. Предки цветковых растений. — Природа, 1976, № 1.

Красильников Н.А., Дуда В.И. Общая характеристика бактерий и актиномицетов. — В кн.: Жизнь растений, т. I. М.: Просвещение, 1974.

Красильников Н.А., Коринелли Т.В. Род микобактериум (Mycobacterium). — В кн.: Жизнь растений, т. I. М.: Просвещение, 1974.

Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений. М.: Сельхозгиз, 1940.

Кренке Н.П. Регенерация растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957.

Кроми В. Тайны моря. Л.: Гидрометеоиздат, 1968.

Крылов П.Н. Тайга с естественноисторической точки зрения. — В кн.: Научные очерки Томского края. Томск, 1898.

Кузьмичев В.В. Оценка продуктивности древостоев на основе анализа их строения. — В кн.: Вопросы лесоведения, т. I. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1970.

Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974.

Кулаков К.А., Сидоренков Н.С. Планета Земля. М.: Наука, 1977.

Кэррингтон Р. Биография моря. Л.: Гидрометеоиздат, 1966.

Лавренко Е.М. Основные проблемы биогеоценологии и задачи биогеоценологических исследований в СССР. — Журн. общей биологии, 1971, т. 2, № 4.

Леваковский Н.Ф. К вопросу о вытеснении одних растений другими. I. Отношение семян растений к влаге. — Труды О-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те, 1971, т. 1, вып. 2.

Леваковский Н.Ф. К вопросу о вытеснении одних растений другими. II. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве. — Труды О-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те, 1976, т. 3, вып. 2.

Левин В.И. К вопросу о закономерной связи и варьировании некоторых таксационных элементов в одновозрастных сосняках-зеленомошниках Архангельской области. — Труды Архангельского лесотехн. ин-та, 1956, вып. 16.

Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976.

Лесков Н.Д. Особенности таксационной характеристики и структуры биогрупп в

типе леса бор-брусничник. — Сборник трудов по лесному хозяйству, вып. 4. Свердловск: Уральск. лесотехн. ин-та, 1956.
Лобашев М.Е. Генетика. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1967.
Локинская М.А. Некоторые данные о составе зольных элементов в лишайниках рода Cladonia северо-востока Сибири. — В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, ч. 1. Новосибирск: Наука, 1970.
Лурия С., Дарнелл Дж. Общая вирусология. М.: Мир, 1970.
Любищев А.А. Значение и будущее систематики. — Природа, 1971, № 2.
Мазинг В.В. Некоторые вопросы крупномасштабного картирования растительности. — В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.
Мазинг В.В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.
Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
Мальцев А.И. Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. — Труды Бюро по прикл. ботанике, 1906, т. 2.
Мамзин А.С. Понятие функции в биологии и структурные уровни организации живого. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.
Марков М.В. Общая геоботаника. М.: Высшая школа, 1962.
Марков М.В. Агрофитоценология. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972.
Мартин Ю.Л. Лихенометрическая индикация времени обнажения каменистого субстрата. — Экология, 1970, № 5.
Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). — Труды Геол. ин-та АН СССР, 1966, вып. 150.
Мейен С.В. Из истории растительных династий. М.: Наука, 1971а.
Мейен С.В. Современная палеоботаника и эволюционная теория. — Природа, 1971б, № 2.
Мейен С.В. Эволюция растений в документах. — Природа, 1971в, № 8.
Мейер К.И. Происхождение наземной растительности. — Труды Бот. научн.-исслед. ин-та при физ.-мат. фак. I МГУ, 1929.
Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909а.
Мережковский К.С. Конспективный курс споровых растений, ч. I—II. Казань. 1909б.
Милторп Ф. Природа и анализ конкуреции между растениями разных видов. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964.
Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.
Миронов В.В. О двух закономерностях процесса естественного изреживания в культурах сосны. — Сборник работ по лесному хозяйству, вып. 50. М.: Лесная промышленность, 1965.
Морозов Г.Ф. Содержание и задачи общего лесоводства. — Изв. Лесного ин-та, 1904, вып. 11.
Морозов Г.Ф. Дарвинизм в лесоводстве. — Лесной журн., 1913, № 1—2.
Мэтьюз Р. Вирусы растений. М.: Мир, 1973.
Мюнтцинг А. Генетические исследования. М.: ИЛ, 1963.
Наумов Н.П. Экология животных. М.: Сов. наука, 1955.
Нащокин В.Д. Принцип актуализма в современной палеогеографии. — В кн.: История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1975.
Нейбург М.Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. — В кн.: Палеонтология СССР, т. 12, ч. 3, вып. 2, 1948.
Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
Нестеров В.Г. Вопросы современного лесоводства. М.: Сельхозгиз, 1961.
Нестеров Н.С. Очерки по лесоведению. М.; Л.: Гослестехиздат, 1933.

Нестерова Д.А., Полищук Л.Н. Соотношение фито- и зоопланктона в приповерхностном слое Черного моря. — Гидробиол. журн., 1975, XI, № 3.
Нечаев А.П. Семенное возобновление ивовых на галечниках р. Буреи. — Лесоведение, 1967, № 1.
Никитин Д.И. Экология бактерий. — В кн.: Жизнь растений, т. I. М.: Просвещение, 1974.
Ничипорович А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. — X Тимирязевское чтение, М.: Изд-во АН СССР, 1956.
Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность и первичная продуктивность фитоценозов на современном этапе эволюции биосферы. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.
Новик Е.О. Каменноугольная флора европейской части СССР. — В кн.: Палеонтология СССР, новая серия, т.1, М.: Изд-во АН СССР, 1952.
Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.
Оммани Ф.Д. Океан. Л.: Гидрометеоиздат, 1963.
Опарин А.И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
Пачоский И.К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921.
Перельман А.И. Геохимия ландшафта. М.: Географгиз, 1961.
Перельман А.И. Биокосные системы Земли. М.: Наука, 1977.
Петров Ю.Е. Бентосные водоросли. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977а.
Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли (Phaeophyta). — В кн.: Жизнь растений, т. 3, М.: Просвещение, 1977б.
Петров Ю.Е. Происхождение, родственные связи и эволюция водорослей. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977в.
Пешков М.А. Сравнительная цитология синезеленых водорослей, бактерий и актиномицетов. М.: Наука, 1966.
Плотников В.В. О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ.— Лесоведение, 1968, № 5.
Плотников В.В. Возможный способ оценки влияния пространственного размещения деревьев на их рост и развитие в лесных сообществах. — В кн.: Динамика и строение лесов на Урале. (Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1970, вып. 77.). Свердловск.
Плотников В.В. Анализ продуктивности подроста лесного сообщества в связи с факторами фитоценотической среды. — Экология, 1970б, № 5.
Плотников В.В. Возможный способ формализации представлений о вертикальной структуре древесного яруса лесных сообществ. — Экология, 1971, № 6.
Плотников В.В. О путях развития древесных растений в связи с динамикой их численности в сообществе. — Экология, 1973, № 3.
Плотников В.В. Морфология сообществ древесных растений — новый раздел лесоведения. — Вестн. АН СССР, 1974, № 8.
Плотников В.В. Онтогенез и строение спорофита Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (Huperziaceae) на Южном урале. — Бот. журн., 1977а, т. 62, № 7.
Плотников В.В. Онтогенез спорофита Lycopodium annotium L. (Lycopodiaceae) и структура его популяций. — Бот. журн., 1977б, т. 62, № 8.
Пономарева В.В. Лес как элювиально устойчивый тип растительности. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 11.
Поплавская Г.И. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова. — Журн. Русск. бот. о-ва, 1924, № 9.
Преображенский В.С. Ландшафтные исследования. М.: Наука, 1966.
Прокофьева-Бельговская А.А. Строение и развитие актиномицетов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963.
Проскуряков М.А. Закономерности формирования пространственной структуры древостоя горных лесов Тянь-Шаня. — Лесоведение, 1971, № 6.
Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 3, 1950, вып. 6.
Работнов Т.А. Консорция как структурная единица биогеоценоза. — Природа, 1974, № 2.

Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ. — Экология, 1975, № 3.
Радченко Г.П. Ископаемая флора кольчугинской свиты угленосных отложений Кузнецкого бассейна. — Труды Геол. ин-та, 1953, № 3.
Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.
Раздорский В.Ф. Архитектоника растений. М.: Сов. наука, 1955.
Раменский Л.Г. Исследование лугов Воронежской губернии. — Материалы по естественноисторическому исследованию Воронежской губернии, 1918, отд. 1, вып. 1, М.
Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938.
Раутенштейн Я.И. Бактериофаги и актинофаги. — В кн.: Жизнь растений, т. I. М.: Просвещение, 1974.
Рейвин А. Эволюция генетики. М.: Мир, 1967.
Рефли Т. Чудеса Большого Барьерного рифа. М.: Географгиз, 1960.
Ричардс П.В. Тропический дождевой лес. М.: ИЛ, 1961.
Ричардс П.В. Угроза влажнотропическим лесам в мире. — Курьер ЮНЕСКО, 1975, ноябрь.
Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1975.
Ростовцев С.И. Морфология и систематика печеночников и мхов. М., 1913.
Рубцов И.А. Исторические факторы в динамике численности организмов. — Журн. общей биологии, 1947, т. 8, № 3.
Рябчиков А.М. Теоретические проблемы физической географии. М.: Мысль, 1972.
Сакаи Кан-Ихи. Конкурентоспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964.
Самойлович Г.Г. Опыты и исследования по применению аэрометодов при лесоустройстве и изучении лесов. — Труды Ленингр. лесотехн. академии, 1970, № 30. "100 лет хозяйства и лесного опытного дела в Охтинской даче".
Свидерский В.И., Зобов Р.А. Уровни организации в свете представлений об элементах и структуре. — В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972.
Седова Т.В. Сожительство водорослей с другими организмами. — В кн.: Жизнь растений, т. 3, М.: Просвещение, 1977.
Селиванова-Городкова Е.А. Баранец — Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., наименование, морфология, биология и сравнение с плаунами. — Труды Ленингр. хим.-фарм. ин-та, 1968а, т. 26, № 5. "Вопросы фармакогнозии".
Селиванова-Городкова Е.А. Возможно ли использование спор баранца — Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schuank et Mart. — Труды Ленингр. хим.-фарм. ин-та, 1968б, т. 26, № 5. "Вопросы фармакогнозии".
Семененко В.Е. Способы питания водорослей и других хлорофиллоносных растений. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977.
Семечкин И.В. Динамика возрастной структуры древостоев и методы ее изучения. — В кн.: Вопросы лесоведения, т. I. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1970.
Семечкин И.В. Основные методологические вопросы исследования динамики древостоев. — В кн.: Методологические вопросы лесоведения. Новосибирск: Наука, 1975.
Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973.
Серебряков И.Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. — Уч. зап. Московск. пед. ин-та им. В.П. Потемкина, 1954, т. 37, вып. 2.
Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. — Бюл. МОИП, серия биол., 1955, т. 60, вып. 3.
Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962.
Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника, т. 3, М.; Л.: Наука, 1964.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы растений. — В кн.: Жизнь растений, т. I. М.: Просвещение, 1974.
Симон Ф.Ф. Опыт исследования естественного возобновления сосны. — Изв. Казанск. ин-та сельского хозяйства и лесоводства, 1936, вып. 5.
Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ, 1948.
Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963.
Синская Е.Н. Масличные и корнеплоды сем. Cruciferae. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1928, т. 19.
Синская Е.Н. Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948.
Сковрон С. Развитие теории эволюции. Варшава: Польское гос. мед. изд-во, 1965.
Скрябин М.П. Некоторые современные задачи лесоведения. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 2.
Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971.
Соколов С.Я. Фитоценотические типы. — Докл. АН СССР, 1947, т. 55, № 20.
Соколов С.Я., Связева О.А. Хорология древесных растений. М.; Л.: Наука, 1965.
Сорокин Ю.И. Применение C^{14} для изучения питания водных животных. — В кн.: Плактон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука, 1966.
Сочава В.Б. Этюды по экспериментальной фитосоциологии. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1926а, № 3.
Сочава В.Б. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидами некоторых луговых растений. — Журн. Русск. Бот. о-ва, 1926б, т. 2, № 1—2.
Стент Г. Репродукция и мутации. — В кн.: Вирусы и природа жизни. М.: ИЛ, 1963.
Степанов П.И. Некоторые закономерности стратиграфического распределения геологических запасов ископаемых углей на земном шаре. — Труды XVII сессии Междунар. геол. конгресса, 1939, т. I.
Страхов Н.М. Основы теории литогенеза. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
Стэнли У., Вэлвенс Э. Вирусы и природа жизни. М.: ИЛ, 1963.
Сукачев В.Н. Введение в учение о растительных сообществах. Пг., 1915а.
Сукачев В.Н. Страница для будущей истории фитосоциологии. — Лесной журн., 1915б, вып. 1—2.
Сукачев В.Н. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1925, № 2.
Сукачев В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства. Л.: Ленингр. лесной ин-т, 1926.
Сукачев В.Н. Руководство к изучению типов леса. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931.
Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в фитоценологии. — Журн. общей биологии, т. 5, № 4.
Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса. — В кн.: Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
Сьюорд А.Ч. Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов. М.; Л.: 1936.
Тархова Т.М. О влиянии почвенных факторов на развитие мхов. — Экология, 1970, № 4.
Тархова Т.Н., Ипатов В.С. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых видов мхов. — Экология, 1975, № 1.
Тарчевский В.В. Закономерности формирования фитоценозов на промышленных отвалах. Автореф. докт. дис. Томск, 1967.
Тарчевский В.В. Взаимоотношения растений как основа формирования фитоценозов на промышленных отвалах. — В кн.: Растения и промышленная среда, вып. 2. Свердловск, 1969.
Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954.
Тахтаджян А.Л. Высшие растения. 1. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. М.: Наука, 1970.
Тахтаджян А.Л. Четыре царства органического мира. — Природа, 1973, № 2.

Тахтаджян А.Л. Растения в системе организмов. — В кн.: Жизнь растений, т. 1. М.: Просвещение, 1974а.
Тахтаджян А.Л. Флористические деления суши и океана. — В кн.: Жизнь растений, т. 1. М.: Просвещение, 1974б.
Тимофеев В.П. Лиственница в культуре. М.; Л.: Гос. лесотехн. изд-во, 1947.
Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
Толмачев А.И. Об арктических формах Lycopodium selago L. s.J. — Бот. материалы гербария БИН, 1960, вып. 20. М.; Л.
Тооминг Х.Г. Связь геометрической структуры листвы с радиационным режимом, фотосинтезом и свойствами растительного покрова в географическом разрезе. — Уч. зап. Тартуск. ун-та, 1968, вып. 211 (Труды по ботанике, № 8).
Тооминг Х.Г., Каллис А.Г. Значение и некоторые результаты исследования КПД растений и растительного покрова. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.
Трасс Х.Х. Лишайники. — Природа, 1973, № 3.
Трасс Х.Х. Физиологические и экологические особенности лишайников. — В кн.: Жизнь растений, т. 3. М.: Просвещение, 1977.
Третьяков Н.В. Закон единства в строении насаждений. М.; Л.: Изд-во "Новая деревня", 1927.
Третьяков Н.В. Методика учета среднего и текущего прироста древостоев. — В кн.: Вопросы лесной таксации. — М.; Л.: Гослестехиздат, 1931.
Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952.
Тюрюканов А.Н. Биосфера и человечество. М.: Знание, 1973.
Уатт. К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971.
Уильямс Р.С. Гигантские молекулы. — В кн.: *У. Стенли, Э. Вэленс.* Вирусы и природа жизни. М.: ИЛ, 1963.
Уолд Дж. Детерминизм, индивидуальность и проблема свободной воли.— Наука, и жизнь, 1967, № 1—2.
Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 15, вып. 3.
Уранов А.А. Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники, т. I. М.: Наука, 1965.
Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967.
Уткин А.И., Бязров Л.Г., Дылис Н.В., Солнцева О.Н. Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогоризонтов в лесных биогеоценозах. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 24, вып. 1.
Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.
Флора европейской части СССР, т. I. Под ред. Ан.А. Федорова. М.: Наука, 1974.
Форрестер Дж. Динамика развития города. М.: Прогресс, 1974.
Фрей Т.Э.-А. Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе. — Уч. зап. Тартуск. ун-та, 1968, вып. 211 (Труды по ботанике, № 8).
Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. — В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964.
Хильми Г.Ф. Биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса. М.; Изд-во АН СССР, 1955.
Холл М. Комбинаторика. М.: Мир, 1970.
Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975.
Хуршудян П.А., Германян Н.М. Онтогенетическое изменение массы корней и площади листьев у некоторых кустарников и деревьев. — В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1970.
Цыбань А.В. Бактерионейстон и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. Киев: Наукава думка, 1970.

Цыбань А.В. Морская пена как экологическая ниша для бактерий. — Гидробиол. жун., 1971, т. 7, № 3.
Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969.
Черемисинов Н.А. Общая патология растений. М.: Высшая школа, 1973.
Чжан Ши-цзюй. Связь прироста дерева по диаметру с особенностями его кроны как основа для классификации деревьев в лесу (на примере ясеня обыкновенного в Теллермановской нагорной дубраве). — В кн.: Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970.
Чижова В.П., Смирнова Е.Д. Слово об отдыхе. — Человек и природа, 1977, № 7, М.: Знание.
Чичварин В.А. Охрана природы и международные отношения. М.: Международные отношения, 1970.
Шварц С.С. Эволюция и биосфера. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973.
Шварц С.С. Экология человека: новые подходы к проблеме "Человек и природа". — Наука и жизнь, 1976, № 11.
Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964.
Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
Шмальгаузен И.И. Интерграция биологических систем и их саморегуляция. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 2.
Шмальгаузен И.И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964.
Шмитхюзен И. Общая география растительности. М.: Процесс, 1966.
Штейнбух К. Автомат и человек. М.: Прогресс, 1967.
Штина Э.А., Шилова И.И., Неганова Л.Б. Начальный этап сингенеза растительности на шламовых отвалах алюминиевых заводов Урала. — Экология, 1971, № 4.
Эйтинген Г.Р. Лесоводство. М.: Сельхозгиз, 1944.
Эйтинген Г.Р. Лесоводство. М.: Гос. изд-во с.-х. литературы, 1959.
Эйтинген Г.Р. Избранные труды. М.: Изд-во с.-х. литературы, 1962.
Юдович Я.Э. "Каменный лес" на воркутинской шахте. — Природа, 1972, № 9.
Юркевич И.Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Минск: Изд-во АН БССР, 1960.
Arnold C.A. An introduction to paleobotany. N.Y., 1947.
Bertalanffy L. von. Problems of life. London, 1962.
Biological review of the Camdridge philosophical society, 1970, v. 45, N 3.
Blanckmeister J. Die räumliche und zeitliche Ordnung im Walde des mitteleuropäischen Raumes. Neumann Verlag, Leipzig, 1956.
Bonner I.T. Morphogenesis: an essay on development. N.Y.: Princeton Univ. Press, Princeton, 1952.
Braun-Blanquet I. Pflazensoziologie. Wien, 1951.
Brunig E.F. Stand structure, physiognomy and environmental factors in some lowland forests in Sarawak. — Trop. Ecol., 1970, v. 11, N 1.
Buss M. Kalnu priedes noderīgums kāpu smiltāju apmežošanai. Mežsaimniecības problemu instituta raksti. XIV. Rīgā, 1958.
Carlisle A. Tree improvement programs and their role in canadian forestry. — Forest. Chronicle, 1970, v. 46, N 6.
Clements F.E. Nature and structure of the climax. — J. Ecol., 1936, v. 24, N 1.
Culberson W.L. Chemosystematics and ecolgy of lichen-forming Fungi. — Annual. Rev. Ecol. Syst., 1970, N 1.
Currie R.I. Some observations on organic production in the Northeast Atlantic. — Rapp. et proces verbaux. Cons. intern. explor. mer., 1958, v. 144.
Duddington C.L. The friengly fungi. London, 1957.
Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahrsch. — Naturforsch. Ges. Zürich, 1918, Bd. 63.
Glass B. Future of biology. N.Y., 1966.
Hirmer M. Handbuch der Paläobotanik, Bd.I. Munchen und Berlin, 1972.
Jeffrey C. Thallophytes and kingdoms — a critique. — Kew Bull., 1971, v. 25, N 2.

Kappen L. Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. — Flora, 1965, Bd. 156A, N 1.
Köstler I. Waldbau. Berlin und Hamburg, 1950.
Lee Peng Choong. The use of aerial photographic interpretation on forest ecology and forest inventory in Malaya. — Malayan Forester, 1966, v. 29, N 4.
Mägdefrau K. Paläobiologia der Pflanzen. Jena, 1953.
Margulis L. Origin of eucaryotic cells. New Hawen; London: Yale Univ. Press, 1970.
Matthew. Nature's law of selection. — The Gardener's chronicle and agricultural gazette 18 for 1960.
Merkel O. Der Einfluss des Baumabstandes auf Aststärke der Fichte. — Algem. Forst- und Jahdzeitung, 1967, Bd. 138, N 6.
Monod J. Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes. Paris, 1942.
Monod J. La technique de culture continuée: theorie et applications. — Amer. Inst. Pasteur, 1950, v. 79.
Muiste L. Hoolduszaietest männikutes. — Сборник трудов Эстонской с.-х. академии, 1963, вып. 33. Тарту.
Novic A., Szilard L. Description of the chemostat. — Science, 1950, v. 112.
Osborn H. The age of mammals in Europe, Asia and North America. N.Y., 1910.
Petri H. Standraumregulierung von Mischbestanden am Beispiel Buche-Fichte. — Forstarchiv, 1972, Bd. 43, N 9.
Prodan M. Einzelbaum, Stichprobe und Versuchfläche. — Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 1968, Bd. 139, N 11.
Raunkiaer C. Plant life forms. Oxford, 1937.
Richards P.W. The tropical rain forest. Cambridge, 1952.
Rohmeder E., Schönborn A. Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigung durch Industrieabgase. — Forst-wiss. Cbl., 1965, t. 1/2.
Sagar G.R. The biology of some sympatric species of Grassland. D. Phill. Thesis, Univ. Oxford, 1960.
Sakai Kan-Inchi, Hayashi Shigesuke, Tomita Kojl. Clone analysis and genetical study of quantitative characters in a natural forest of Cryptomeria japonica.—Silvae genet., 1970, v. 19, N 4.
Schneider S. Die Luftbildinterpretation auf dem XI Internationalen Kongress für Photogrammetrie in Lausanne vom 8—20 Juli 1968. — Ber. Dtsch. Landeskunde, 1968, Bd. 41.
Schönbach H. Aufgabenstellung des Instituts für Forstwissenschaften Tharandtn auf dem Gebiet der waldökologischen Forschung. — In: Probleme der Waldökologie unter desonderer Berücksichtigung der Fichtenwirtschaft im Mittellgebirge. Berlin, 1962.
Schultz B. Programm zur Berechnung des Standraumes in einshichtigen Beständen (APAC).— Allgem. Forest- und Jagdzeitung, 1968, Bd.130, N 10.
Spurr S.H. Photogrammetry and photo-interpetation with a section on applications to forestry. N.Y., 1960.
Stern K. Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. IV. Phänotypische Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Alterstufen. — Theor. Appl. Genet., 1968, Bd. 38, N 1—2.
Tansley A.G. Introduction to plant ecology. A Guide for begginner in the study of plant communities. London, 1946.
Van Niel C.B. On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. — Arch. Mikrobiol., 1931, Bd. 3, H.1.
Vinš B. Struktura a vyvoj přirozenych porostů s jedli. — Práce výzkumnych ústavů lesnickych. ČSSR, t. 23. Praze, 1961.
Weyland H. Die Flora des Elberfelder Mitteldevons in ihrer Bedeutung für die Kenntnis der gesamten Devonflora. — Jahrb. Naturwiss. Verein, Elberfeldt, 1925, t. 15.
Wood E.I.F. Marine microbial ecology. London, 1965.
ZoBell C.E. Domain of the marine microbiologist. — Symposium on Marine Microbiology, Springfield, 1963.
Zwoff A. Problems of morphogenesis in ciliates. N.Y., 1950.
Zwoff A. Lysogeny. — Bacteriol. Rev., 1953, v. 17.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Введение 5

Глава I. **Методические аспекты исследования** 15

Горизонтальная структура 16
Модификация понятия "плотность" 23
Вертикальная структура сообществ 27
Динамика численности особей, морфогенез и функциональная природа сообществ 37

Глава II. **Структура группировок простейших организмов** 41

Структура группировок вирусов . . . . . —
Бактериальные ценозы 52
Сообщества водорослей 62
Группировки грибов 71
Структурные особенности лишайников 76
Биоценологические предпосылки для проникновения растений на сушу 81

Глава III. **Структура сообществ первобытного растительного покрова суши** 86

Сообщества материковой отмели и приливно-отливной полосы . . 87
Моховые сообщества 90
Группировки современных плаунов как аналоги псилофитовых зарослей 95
Группировки хвощей 110
Группировки папоротников 120
Некоторые итоги развития растительности на суше в период от кембрия до девона 133

Глава IV. **Структурные особенности растительных сообществ карбона и перми** . 136

География растительности второй половины палеозоя . . . . . —
Состав растительных сообществ карбона и перми 143
Структурные особенности лесных сообществ антраколита 146

Глава V. **Структурно-функциональная организация сообществ голосеменных растений** 161

Горизонтальная структура сообществ . . . . . —
Вертикальная структура древостоев 174
Динамика численности особей в сообществах голосеменных растений 177
География и экология голосеменных 187

Глава VI . **Структура сообществ покрытосеменных растений** 193
Структура сообществ древесных покрытосеменных растений . . . 195
Структура кустарниковых зарослей 205
Структура травянистых сообществ 208
О генетической классификации жизненных форм растений 217

Глава VII . **Структурно-функциональная организация искусственных фитоценозов** 225
Структура агрофитоценозов 226
Лесные культурфитоценозы 231
Городские культурфитоценозы 246
Фитоценотические границы и барьеры, отношения между фитоценозами 249

Заключение 254

Литература 262

Владимир Васильевич Плотников

ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Утверждено к печати
Институтом экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР

Редактор издательства
В.Х. Марусич

Художественный редактор
И.Ю. Нестерова

Технический редактор
Н.А. Посканная

ИБ № 16399

Подписано к печати 06.03.79. Т – 01351
Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная № 1
Усл.печ.л. 17,3. Уч.-изд.л. 20,4
Тираж 900 экз. Тип. зак.915.
Цена 3р. 10к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 94а;
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

ИСПРАВЛЕНИЯ В КНИГЕ В.В. ПЛОТНИКОВА "ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ"

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
33	6 сн.	одинакова	неодинакова
46	Рис. 9, вторая графа	Желтые	Жесткие
81	2 сн.	видов	видовых
84	3—4 сн.	агрегат – это симбиотические отношения	агрегат – это семья (дем.). Именно в агрегатах, вероятнее всего, могли зародиться симбиотические отношения
116	6 св. 3 графа	496	0,496
121	4 св.	папоротники	прапапоротники
176	8 сн.	растениями из разных ярусов.	индивидами одного яруса, чем между растениями из разных ярусов.
199	16 сн.	размещения	размножения
223	5 св.	весовыми	весомыми
–"–	9 сн.	зародился в конце	зародился в конце концов
238	4 св.	ель	сосна
248	10 сн.	ионосферы	ноосферы