

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
БАШКИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. М.АКМУЛЛЫ**

Л.Г. Наумова

СИНЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Уфа 2016

УДК 581.5
ББК 28.58я73
Н 34

Печатается по решению учебно-методического совета БГПУ

Наумова, Л.Г.

Синэкология растений [текст]: учеб. пособие. Л.Г. Наумова. – Уфа: Изд-во БГПУ, 2016. – 92 с.

В данном учебном пособии показано место синэкологии растений в междисциплинарном комплексе «Наука о растительности». Рассмотрены взаимные отношения растений, влияние на растения гетеротрофов, концепция экологической ниши растений и концепция стратегий жизни растений. Показано, что красной нитью синэкологии являются представления о роли синергий, которые формируются между взаимодействующими видами растений и в их отношениях с гетеротрофами. Кратко охарактеризованы отношения растений с абиотическими факторами среды и особенности их популяций.

Рекомендовано студентам старших курсов вузов (бакалаврам и магистрам), обучающимся по направлениям (и профилям): экология и природопользование (природопользование, охрана природы), биология (биоэкология, генетика), педагогическое образование (биология, география, химия). Кроме того, учебное пособие может быть полезным аспирантам и научным сотрудникам, работающим в области биологических наук, а также рационального природопользования и сохранения биоразнообразия.

Рецензенты:

Ш.Р. Абдуллин, канд. биол.наук, доцент БГУ);
М.Г. Мигранов, д-р биол.наук, профессор (БГПУ).

ISBN 978-5-87978-936-2

© Изд-во БГПУ, 2016
© Наумова Л.Г.,

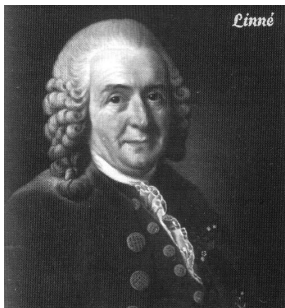
ПРЕДИСЛОВИЕ

Синэкология является важной составляющей междисциплинарного комплекса «Наука о растительности» (МДК НОР). Она изучает взаимоотношения видов растений и их отношения с гетеротрофными консортами, а также синтетические характеристики растений – экологические ниши и типы стратегий.

Часто в литературе термин «синэкология» рассматривается как синоним термина «фитоценология», например, в учебнике В.Г. Онопченко (2013). Объем синэкологии растений, принятый в данном пособии, достаточно узкий и охватывает четыре задачи:

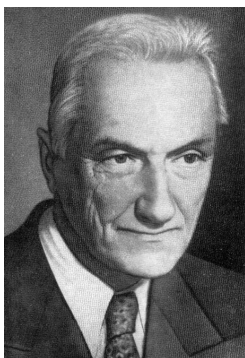
- 1) изучение разнообразия взаимных отношений видов растений в растительных сообществах;
- 2) изучение взаимных отношений растений и их консортов-гетеротрофов;
- 3) ознакомление с концепцией экологической ниши у растений;
- 4) освоение учения о стратегиях поведения растений.

Кроме того, поскольку взаимные отношения между видами зависят от их отношений к абиотическим факторам среды, а любые виды взаимодействуют в форме популяций, в пособие включены краткие главы по аутэкологии и популяционной экологии видов.



Истоки синэкологии лежат в трудах великого биолога Карла Линнея (1707–1778), сформулировавшего принцип «экономии природы», синонимом которого стало понятие «экологическое равновесие». При экологическом равновесии гарантировано сохранение всех взаимодействующих видов, связанных отношениями конкуренции и эксплуатации.

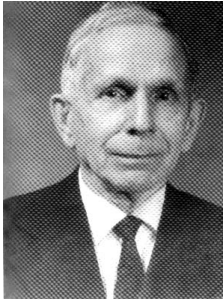
В XX в. вклад в синэкологию внесли следующие выдающиеся ученые.



Л.Г. Раменский (1884–1953) сформулировал принцип непрерывности растительного покрова, объясняющий индивидуальность экологии разных видов растений. Его работы стали основой концепции континуума растительности, которая является методологией синэкологии растений. Этот ученый открыл систему биоценологических типов растений.



Дж.Ф. Грайм (J.F. Grime, род. 1935), английский ученый, который переоткрыл систему биоценологических типов растений Л.Г. Раменского, назвав ее системой типов стратегий растений, и детально развил ее в нескольких монографиях. Эта система стратегий растений получила широкое хождение в экологии.



Т.А. Работнов (1904–2000), российский эколог растений, внесший вклад в теорию науки о растительности. Он является основателем популяционной экологии растений, развил представления об экологической нише у растений и их отношениях с гетеротрофами.



Д. Тилман (D. Tilman, род. 1949), американский эколог растений, который внес вклад в развитие теории конкуренции между растениями.



В.Г. Онипченко (род. 1957), российский ученый, который внес вклад в развитие экспериментальной экологии растений. Он исследовал факторы, влияющие на отношения между растениями в высокогорных сообществах Северного Кавказа. Является автором учебника-монографии (Онипченко, 2013), уникального по полноте изложения проблем синэкологии растений.

В настоящем пособии кратко рассматриваются основные проблемы синэкологии растений. В заключающий пособие список литературы включены не все цитированные издания, а лишь самые важные работы для синэкологии растений. Полный список цитированных изданий можно найти в монографии Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой (2012).

ГЛАВА 1. МЕСТО СИНЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В МЕЖДИСЦИПЛИНАРНОМ КОМПЛЕКСЕ «НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ» И ЕЕ ЗАДАЧИ

Междисциплинарный комплекс «Наука о растительности» (НОР, Миркин, Наумова, 2012, 2014) исследует отношения растений и условий среды (абиотических и биотических) на всех уровнях – от особей растений до крупных фитохорий¹. Этот комплекс наук является теоретической основой для разработки рекомендаций рационального использования биологического разнообразия и подходов к его сохранению. При этом фиторазнообразии (биологическое разнообразие растений) выступает в роли «биотической матрицы», которая предопределяет распространение видов гетеротрофной биоты и экологических систем.

Синэкология растений – важная составляющая НОР, которая изучает взаимоотношения видов растений и их отношения с гетеротрофными консортами², а также синтетические синэкологические характеристики растений – экологические ниши и типы стратегий.

Синэкология растений связана с другими науками НОР (рис. 1):

– с **аутэкологией растений**, дающей информацию об отношениях видов к условиям абиотической среды (распределении видов по градиентам среды, экологических группах и жизненных формах);

– с **фитоценологией**, которая использует результаты синэкологических исследований для характеристики растительных сообществ (их видового состава, структуры, разнообразия, динамики);

– с **популяционной экологией растений**, изучающей синэкологические закономерности на популяционном уровне: взаимных отношений особей в популяции, динамики плотности популяций, а также внутривидового разнообразия;

– с **географией растений**, которая использует данные синэкологии для характеристики ареалов видов и состава флор.

Красной нитью синэкологии являются представления о роли синергий, которые формируются между взаимодействующими видами растений и при их отношениях с гетеротрофами.

¹ Фитохория – это контур растительности. Элементарной фитохорией является контур растительного сообщества. Фитохориями более высокого уровня являются территориальные единицы – сочетания растительных сообществ разного масштаба.

² Консорт – это гетеротроф, связанный с популяцией автотрофного растения и использующий его вещество и энергию.

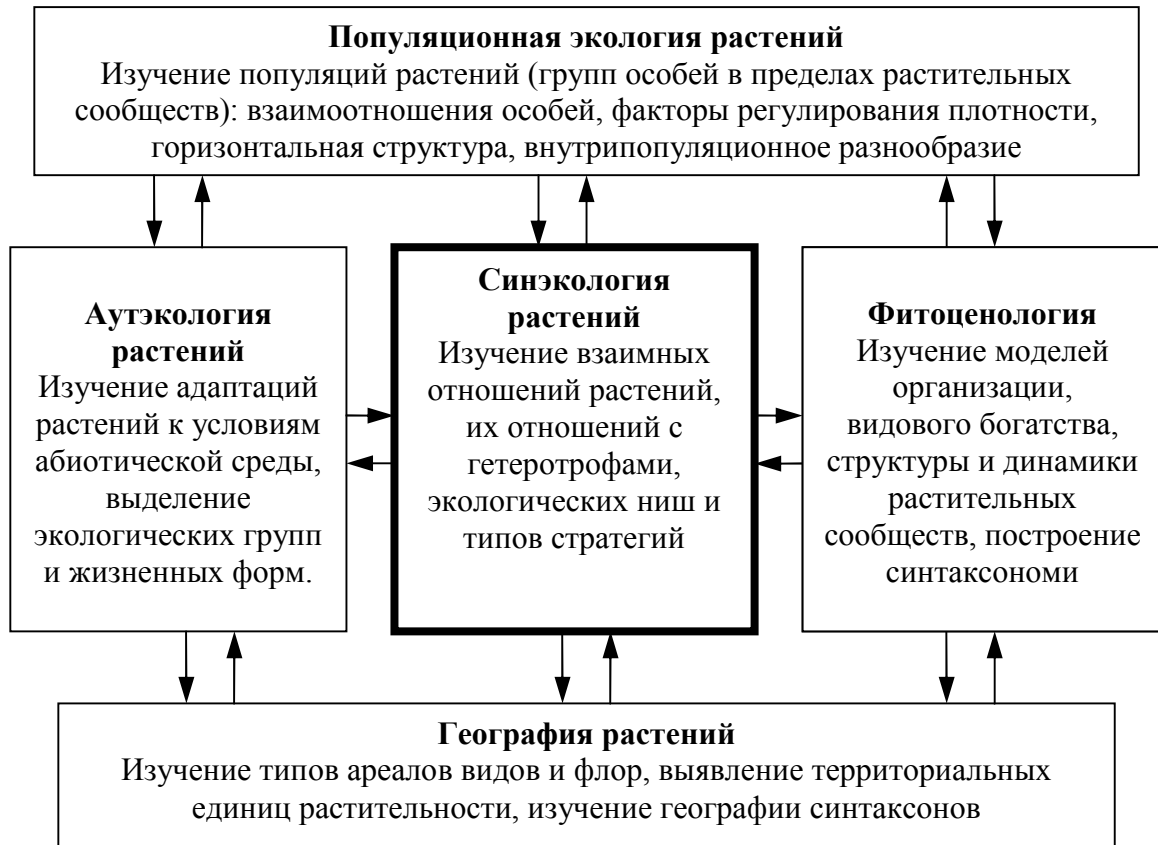


Рис. 1. Место синэкологии растений в составе междисциплинарного комплекса «Наука о растительности»

Синергией называются взаимные отношения между какими-либо объектами, в результате которых происходит их усиление. В растительных сообществах синергии могут усиливать особи растений, популяции или все растительное сообщество.

Таким образом, синергии способствуют формированию экологического равновесия в растительных сообществах и отражают принцип «экономии природы» Карла Линнея.

Вопросы для контроля усвоения материала главы 1

1. Какие задачи решает синэкология растений?
2. Как связана синэкология растений с аутэкологией растений?
3. Поясните роль результатов синэкологических исследований для решения задач фитоценологии?
4. Охарактеризуйте вклад синэкологии растений в ботаническую географию.

ГЛАВА 2. ОТНОШЕНИЕ РАСТЕНИЙ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Отношение видов растений с условиями абиотической среды изучает аутэкология. В состав аутэкологии входят:

- факториальная экология;
- теоретическая аутэкология;
- представления об адаптивных синдромах признаков растений, отражающих их приспособленность к жизни в разных условиях среды.

Аутэкология играет важную роль при изучении синэкологических закономерностей растений, так как их взаимоотношения и отношения с гетеротрофами по-разному реализуются в разных условиях среды.

2.1. Факториальная экология растений

Факториальная экология характеризует экологические факторы – элементарные составляющие среды обитания (табл. 1) и сред жизни (главных совокупностей факторов среды обитания растений, табл. 2), которые составляют основу жизни особей растений, их популяций и растительных сообществ.

Среди факторов различаются прямые и косвенные (действуют непосредственно или опосредованно), ресурсы (потребляются растениями) и условия (не потребляются растениями, но влияют на их жизнь). Кроме того, различаются факторы абиотические и биотические (они рассматриваются в главах 4 и 5). Отдельную группу представляют антропогенные факторы, роль которых резко возросла в современном мире.

В отличие от географических наук, исследующих окружающую среду (климатологии, геоморфологии, почвоведения и др.), факториальная экология рассматривает все факторы среды через их влияние на растения. Особое внимание факториальная экология уделяет ведущим (лимитирующим) факторам и комплексным градиентам среды.

Лимитирующие (ограничивающие) факторы – это те компоненты среды, которые находятся в максимуме или минимуме и в бóльшей мере влияют на жизнь растений, чем другие факторы среды. К примеру, в степной зоне лимитирующий фактор – увлажнение, в лесной зоне – богатство почвы элементами минерального питания, в тундре и высокогорьях – тепло. Представления о лимитирующих факторах среды сформулировал Ю. Либих (1803–1873).

Комплексные градиенты – это совокупности взаимосвязанных факторов среды, совместно влияющих на растения (Уиттекер, 1980). Главными комплексными градиентами являются географическая широта и высота над уровнем моря, с которыми связаны климат, режимы увлажнения и богатства почвы (рис. 2).

Классификация экологических факторов

Группа факторов среды	Характер влияния на растение	Причины, порождающие фактор		
		абиотические	биотические	антропогенные
Ресурсы (потребляются растениями), а также другие организмы, содействующие жизнедеятельности растений	Прямое, снабжают организмы веществом и энергией, способствуют размножению и распространению	Вода, свет, углекислый газ, элементы минерального питания, кислород, пространство	Опылители, распространители диаспор, микоризные грибы, биологические азотфиксаторы; для растений-паразитов – ткани разных растений-хозяев.	Минеральные и органические удобрения, азот кислотных дождей; для гидрофитов – элементы минерального питания в промышленных, коммунальных и сельскохозяйственных стоках
Условия – не потребляются растениями, но необходимы для их жизни	Прямое – непосредственно влияют на растения	Температура, рН среды; для наземных растений – атмосферное давление, гравитация, ветер, пожары; для водных – давление водяного столба, прозрачность воды, течение	Конкуренты, фитофаги, паразиты, мутуалы (микоризные грибы, азотфиксирующие бактерии); растения, преобразующие среду, в первую очередь деревья; животные и прочая биота, участвующие в почвообразовательном процессе	Изменение климата, химическое, физическое (электромагнитное, шумовое, радиационное) и биологическое (привнесение чужеродных организмов) загрязнение сред жизни, разрушение экосистем, сбор растений, заготовка древесины, выпас, влияние рекреации
	Косвенное – влияют на растения через прямые факторы	Экспозиция склона, высота над уровнем моря, географическая широта, удаленность от океана, механический состав почвы	Уплотнение почвы крупными фитофагами; влияние через посредников: подавление конкурентов, мутуалов и паразитов	Строительство водохранилищ, формирование антропогенных ландшафтов при горных разработках и строительстве городов, создании дорог, рекреационное влияние и т.д.

Сравнение сред жизни растений

Характеристика	Среды жизни			
	Водная	Почвенная	Наземно-воздушная	Организменная
Плотность	Высокая	Сравнительно высокая	Низкая	Высокая
Разнообразие условий среды	Низкое	Умеренно высокое	Высокое	Очень низкое
Лимитирующие факторы	Кислород, ЭМП, свет, токсичные соли, рН, давление водяного столба	Вода, ЭМП, токсичные соли, кислород, рН	Вода, температура, гравитация, свет	Иммунный ответ хозяина
Основные группы растений	Планктон (микроскопические водоросли), цианобактерии, макрофиты (сосудистые растения)	Корни растений, заростки споровых растений, протонемы и ризоиды мхов	Растения: цветковые, голосеменные, папоротники, плауны, хвощи, мхи. Лишайники	Растения-паразиты и полупаразиты, эпифиты, лианы
Разнообразие видов	Невысокое	Высокое	Высокое	Низкое

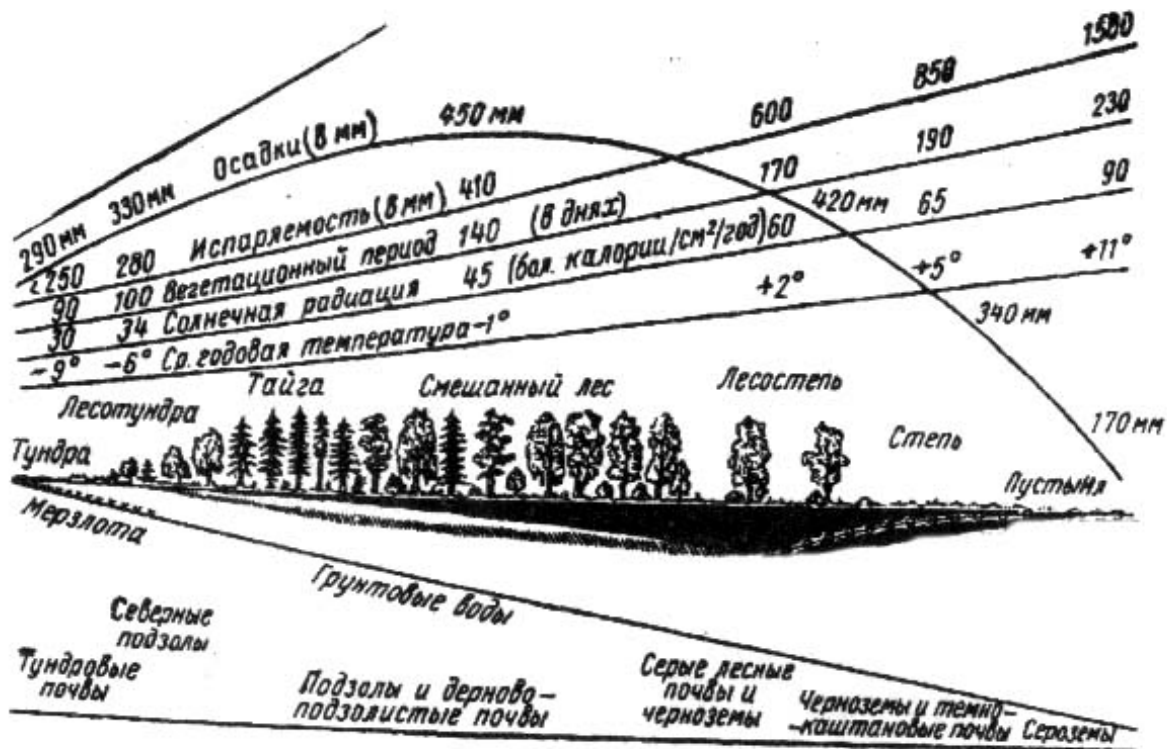


Рис. 2. Комплексный градиент широтной зональности в европейской части России

2.2. Основные теоретические установки аутоэкологии растений

Фундамент аутоэкологии составляют три принципа:

- принцип индивидуальности экологии видов, сформулированный Л.Г. Раменским и Г. Глизоном, который лежит в основе современного понимания экологического разнообразия видов растений и растительных сообществ как частей континуума растительности;
- закон толерантности В. Шелфорда гласит, что по каждому фактору среды вид имеет пределы распространения (рис. 3);



Рис. 3. Схема распределения вида на градиенте среды
(1 – степень благоприятствования условий среды для организма,
2 – величина энергозатрат на поддержание жизнедеятельности)

- закон лимитирующих факторов Ю. Либиха подчеркивает неоднозначность влияния на растения разных факторов. Наибольшее влияние оказывают факторы, находящиеся в максимуме или в минимуме.

Главная задача аутоэкологии – изучение адаптивных синдромов, т.е. комплексов признаков, отражающих приспособленность вида к экотопу (совокупности абиотических факторов среды).

Основными типами комплексов адаптивных признаков видов растений являются:

- **жизненная форма** – тип «экологического облика» (габитуса) растения, в котором отражается его приспособленность к условиям среды (см. раздел 2.3.);

- **экологическая группа** – совокупность видов растений, обитающих в сходных экологических условиях (см. раздел 2.4);

- **эколого-фитоценотическая стратегия** – тип поведения растений по отношению к степени благоприятности (неблагоприятности) экотопа и к нарушениям (см. главу 7);

- **тип географического ареала** (распределения вида растений по земной поверхности, см. раздел 2.6).

2.3. Жизненные формы растений

Изучение жизненных форм растений уходит корнями в работы античных философов. Теофраст, не используя понятия «жизненная форма», разделял растения по отношению к благоприятности условий среды на деревья, кустарники и травы. Все современные системы жизненных форм имеют в основе представления Теофраста. В настоящее время в российской экологии растений используются две системы жизненных форм: К. Раункиера и И.Г. Серебрякова.

2.3.1. Система жизненных форм растений К. Раункиера

В системе К. Раункиера типы жизненных форм растений выделяются по положению зимующих органов с почками возобновления относительно поверхности почвы. Т.К. Горышина (1979), анализируя эту систему, писала: «Этот признак, на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комплексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиологических» (с. 280).

Система включает следующие типы (рис. 4):

- фанерофиты (почки возобновления расположены высоко над землей; деревья, кустарники, лианы);
- хамефиты (почки возобновления расположены не выше 20–30 см от земли; кустарнички и полукустарники);
- гемикриптофиты (почки расположены у поверхности почвы; большинство луговых и степных трав);
- криптофиты (геофиты – почки в земле, гидрофиты – водные растения);
- терофиты (однолетники, которые зимуют в стадии семян).

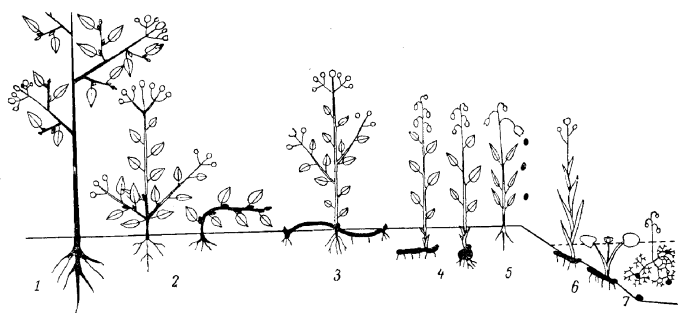


Рис. 4. Жизненные формы растений по К. Раункиеру

1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты;
5 – терофит; 6,7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части)

Система К. Раункиера наиболее удобна для сравнения разных типов растительности (табл. 3).

Таблица 3

**Спектры жизненных форм некоторых биомов
(% от общего числа изученных видов, по Уиттекеру, 1980)**

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Из таблицы очевидно, что в лесах тропиков, субтропиков и умеренно теплой зоны преобладающей жизненной формой являются фанерофиты, в полупустынях – хамефиты. Гемикриптофиты преобладают во флоре степей, тундр и лесов умеренно холодной зоны. Терофиты преобладают в пустынях. Геофиты представлены в разных биомах, но ни в одном из них не преобладают.

Следует заметить, что в обсуждаемой таблице показано участие видов разных жизненных форм во флорах, то есть без учета их обилия. Так, к примеру, при оценке обилия видов фанерофиты станут преобладающими в лесах умеренно холодной зоны.

2.3.2. Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова

Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова (1914–1969) построена на эколого-морфологическом принципе: учитывается облик (габитус) растения, включая надземные и подземные органы.

Все разнообразие форм растений разбивается на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы. Соответственно, каждый отдел разбит на типы (их общее число 8) – деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, поликарпические травы, монокарпические травы, земноводные травы, планктонные и водные травы. Каждый тип, в свою очередь, разделен на более дробные единицы.

И.Г. Серебряков обосновал свою систему огромным фактическим материалом: все единицы (от высших до низших) реально существуют. Система удобна для регионального использования, когда из нее отбирается ограниченное количество экоморф, встречающихся на исследованной территории.

Фрагмент системы жизненных форм травяных растений И.Г. Серебрякова приведен в табл. 4.

Таблица 4

Система жизненных форм травяных растений, по И.Г.Серебрякову
(фрагмент)

Тип жизненной формы	Определение	Примеры
Однолетние травы	Травянистые растения с длительностью жизни не более 1 года	<i>Thlaspi arvense</i> , <i>Chenopodium album</i>
Многолетние травы:		
а) <i>стержнекорневые и кистекорневые</i>	Корневая система стержневого или кистевого вида	<i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Geranium pratense</i>
б) <i>дерновинные:</i> – рыхлокустовые – плотнокустовые	Число побегов не превышает 50, они собраны в рыхлый куст Многочисленные побеги собраны в плотный куст, их число может достигать нескольких сотен	<i>Festuca pratensis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i>
в) <i>корневищные</i> – длиннокорневищные – короткорневищные	Корневища длинные (более 5 см) Корневища короткие (менее 5 см)	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Elytrigia repens</i> <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Poa pratensis</i>
г) <i>с ползучими побегами</i>	Надземные ползучие побеги могут быть длинными или короткими	<i>Trifolium pratense</i> , <i>Glechoma hederacea</i>
Водные травы (макрофиты): а) <i>плейстофиты</i> б) <i>гидатофиты</i> в) <i>гелофиты</i>	свободно плавают на поверхности или в толще воды прикреплены ко дну с листьями на поверхности или в толще воды полупогруженные растения	<i>Lemna minor</i> , <i>Nymphaea alba</i> , <i>Potamogeton</i> <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Sagittaria sagittifolia</i>

2.4. Экологические группы растений

Экотоп – совокупность абиотических факторов среды для жизни растений – складывается из многих экологических факторов: увлажнение и богатство почвы элементами минерального питания, рН почвенного раствора, засоление почвы, обеспечение светом и др. Однако для удобства представления данных об экологии видов принято выделять экологические группы как совокупности видов растений со сходным отношением к одному экологическому фактору: увлажнению, богатству почвы, освещенности, засолению почвы и др.

Поскольку экология каждого вида индивидуальна (см. Предисловие), то экологические группы всегда условны и объединяют виды не с одинаковой, а со сходной экологией. Причем экологические группы всегда связаны переходами. В зависимости от характера решаемой научной задачи, по отношению к разным факторам среды могут быть установлены экологические группы разной степени дробности. Например, по фактору увлажнения можно выделить:

- три экологические группы (гидрофиты, мезофиты, ксерофиты);
- пять экологических групп (гидрофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты);
- восемь экологических групп (гидрофиты, гигрофиты, мезогигрофиты, гигромезофиты, мезофиты, ксеромезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты).

На рис. 5 охарактеризованы полярные экологические группы для четырех наиболее важных экологических факторов в жизни растений – увлажнения, богатства почвы, засоления и света.

Кроме включенных в схему экологических групп, выделяются также группы:

нитрофилы – виды, связанные с почвами, богатыми азотом (*Urtica dioica*, *Chelidonium majus* и др.);

ацидофилы – виды кислых почв (*Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum* и др.);

кальцефилы – растения карбонатных почв (*Echinops ritro*, *Centaurea sibirica* и др.);

псаммофиты – растения песчаных почв и песков (*Petasites spurius* и др.).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ			
Увлажнение	Богатство почвы	Засоление почвы	Свет

Характеристика терминальных экологических групп

<p style="text-align: center;">Гидрофиты</p> <p>Развитая аэренхима, редукция механических и проводящих тканей, слабо развитая корневая система и др. Примеры: <i>Nuphar</i>, <i>Potamogeton</i>, <i>Lemna</i></p>	<p style="text-align: center;">Эутрофы</p> <p>Крупные растения, листья крупные однолетние, и др. Примеры: <i>Dactylis glomerata</i>, <i>Festuca pratensis</i>,</p>	<p style="text-align: center;">Галофиты</p> <p>Суккулентные или ксероморные черты, высокое осмотическое давление клеточного сока и др. Примеры: <i>Salicornia europaea</i>, <i>Salsola</i>, <i>Suaeda</i></p>	<p style="text-align: center;">Гелиофиты</p> <p>Некрупные листья компасной ориентации, световая структура ассимиляционных тканей листа и др. Примеры: большинство луговых и степных трав</p>
<p style="text-align: center;">Ксерофиты</p> <p>Сильно развиты корневая и водопроводящая системы, мощные покровные ткани с толстой кутикулой и опушением, суккулентность и др. Примеры: <i>Stipa</i>, <i>Haloxylon</i></p>	<p style="text-align: center;">Олиготрофы</p> <p>Мелкие многолетние листья, перед опадением которых минеральные элементы перекачиваются в живые части растений. Примеры: <i>Oxycoccus</i>, <i>Nardus</i>, <i>Sphagnum</i></p>	<p style="text-align: center;">Гликофиты</p> <p>Мезоморфные черты, невысокое осмотическое давление клеточного сока, и др. Примеры: большинство травянистых растений, кустарников, деревьев.</p>	<p style="text-align: center;">Сциофиты</p> <p>Листовые пластинки тонкие, темно-зеленые, структура ассимиляционных тканей теневая, выражена листовая мозаика и др. Примеры: <i>Asarum europaeum</i>, <i>Paris quadrifolia</i></p>

Рис. 5. Примеры экологических групп растений с указанием некоторых признаков их адаптивных синдромов

(сверху – при максимальном, снизу – при минимальном значении фактора)

2.5. Экологические шкалы

Характеристика экологии видов растений путем прямого измерения факторов среды – процесс трудоемкий, а часто невозможный. Поэтому для решения этой задачи используются экологические шкалы – количественные оценки отношения видов растений к экологическим факторам на основе учета положения этих видов в экологических рядах. Экологический ряд – это последовательность видов, упорядоченных вдоль градиента конкретного экологического фактора.

Разработаны экологические шкалы оптимумные, по которым оцениваются экологические оптимумы видов (например, экологические шкалы Х. Элленберга и Э. Ландольта), и амплитудные, показывающие диапазоны распределения вида на градиентах факторов среды (экологические шкалы Л.Г. Раменского).

Экологические шкалы широко используются в флористических и геоботанических исследованиях. По ним проводится оценка экологии отдельных видов, выделение экологических групп видов и характеризуется экология растительных сообществ.

Оценка условий среды по экологическим шкалам в настоящее время проводится с использованием компьютерных программ и баз данных, которые включают экологические оценки видов.

2.5.1. Экологические шкалы Л.Г. Раменского

Эти шкалы амплитудные, они показывают диапазоны распределения видов («от» и «до») на градиентах экологических факторов. Оцениваются распределения видов при разном проективном покрытии по факторам: увлажнение, богатство почвы, пастбищная дигрессия, аллювиальность и переменность увлажнения.

Использовано пять градаций покрытия: m – массово (более 8%), c – обильно (2,5-8%), n – умеренно (0,3-2,5%), p – мало (0,1-0,2%), s – единично.

Методика составления шкал заключалась в следующем: подбирались экологически контрастные описания, представляющие заведомо различные градации по одному фактору, и между ними помещались промежуточные описания до тех пор, пока картина изменения флористического состава по осям факторов не становилась континуальной. Далее на этих градиентах факторов устанавливались диапазоны распределения видов при разном обилии.

Для Европейской части СССР шкалы были составлены на основе 20 тысяч геоботанических описаний для 1400 растений. Эта титаническая работа (компьютеров в то время еще не было, и вся обработка выполнялась вручную) была проведена в 1940-е гг., но опубликовать шкалы удалось лишь в 1956 г. уже после смерти Л.Г. Раменского.

Количество градаций (ступеней) по пяти факторам следующее: увлажнение – 120; богатство и засоление почвы – 30; переменность водного режима – 20; аллювиальность – 10; пастбищная дигрессия – 10.

Для некоторых видов диапазон распределения указан не при всех показателях покрытия и, кроме того, для фактора «аллювиальность» указаны только верхние значения диапазона распределения видов.

Пример экологической характеристики вида по шкалам Л.Г. Раменского приведен в табл. 5.

Таблица 5

**Характеристика экологии *Alopecurus pratensis*
по шкалам Л.Г. Раменского**

Шкалы	Степень обилия (проективное покрытие)				
	массово, более 8%	обильно, 2,5-8%	умеренно, 0,3-2,5	мало, 0,1-0,2%	единично
Увлажнение	66-77	61-84	54-87	53-89	-95
Богатство почвы	12-17	10-18	9-29	8-21	7-23
Пастбищная дигрессия	1-2	1-5	1.7	1-8	1-9
Переменность увлажнения	10-15	-	9-17	6-18	-
Аллювиальность	-8	-9	1-10	1-10	-

Шкалы могут использоваться для выделения экологических групп видов.

Использование шкал для выделения экологических групп видов по увлажнению. По оси увлажнения Раменский объединил 120 ступеней в 12 более крупных градаций, по приуроченности к которым несложно выделить следующие экологические группы:

1-17 – отражают пустынное увлажнение, при котором растения испытывают крайний недостаток влаги в почве (гиперксерофиты);

18-30 – полупустынное увлажнение, близкое к пустынному, но годовое количество осадков возрастает до 250 мм (пустынно-степное, гиперксерофиты);

31-39 – сухостепное, годовое количество осадков возрастает до 300 мм, господствуют злаки – типчак, ковыль Лессинга и др. (ксерофиты);

40-46 – увлажнение средне степное (мезоксерофиты);

47-52 – лугово-степное, или влажно-степное увлажнение (ксеромезофиты);

53-63 – увлажнение сухих и свежих лугов и лесов (мезофиты);

64-76 – влажно-луговое увлажнение высокоурожайных сенокосных лугов (гигромезофиты);

77-88 – сыролуговое увлажнение сильно сырых лугов и лесов (гигромезофиты);

89-93 – болотно-луговое увлажнение болотистых лугов и лесов (мезогигрофиты);

94-103 – болотное увлажнение (гигрофиты);

104-109 – местообитания прибрежно-водной растительности (гигрогидрофиты);

110-120 – местообитания водной растительности (гидрофиты).

На рис. 6 показаны диапазоны распределения 10 видов трав по фактору увлажнения, а на рис. 7 – экологические ареалы трех видов при разном покрытии по факторам увлажнения и богатства почвы.

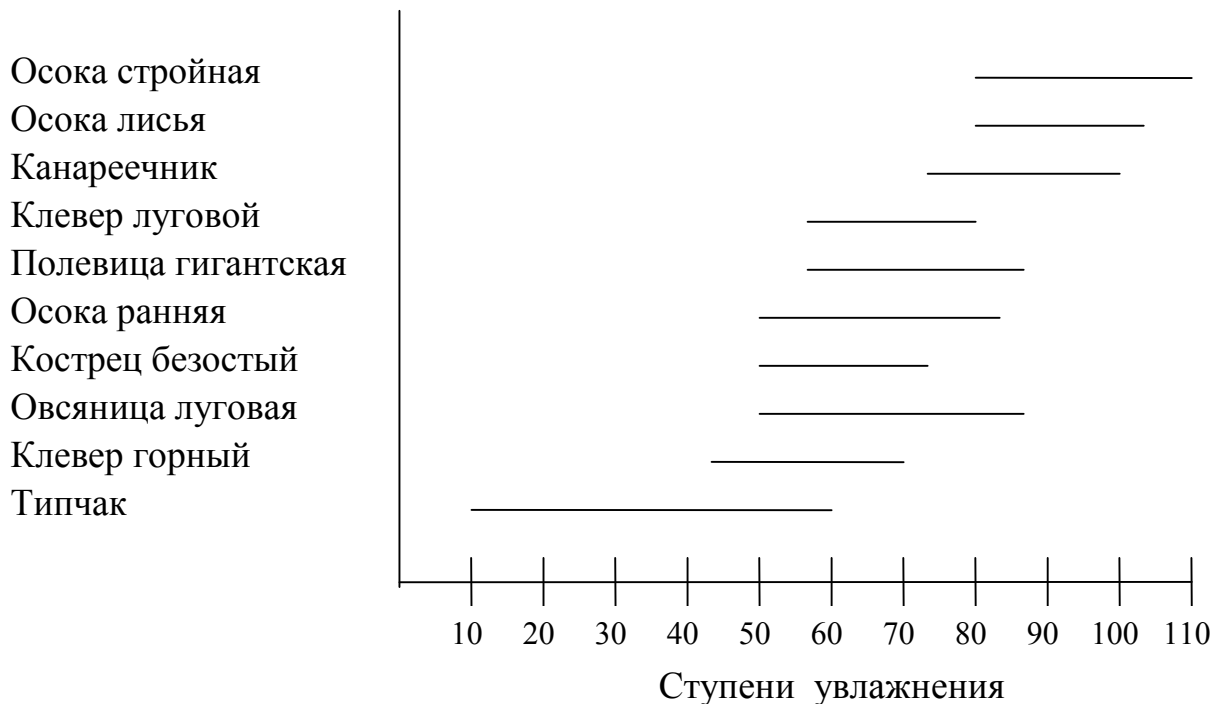


Рис. 6. Диапазон распределения десяти видов трав по градиенту увлажнения (при покрытии 8-2,5%)

Рисунок 6 иллюстрирует следующие экологические закономерности:

1) вдоль градиента увлажнения происходит смена видов влажных лугов (осока стройная – *Carex gracilis*, осока лисья – *C. vulpina*, канареечник тростниковидный – *Phalaroides arundinacea*) видами настоящих лугов (клевер луговой – *Trifolium pratense*, овсяница луговая – *Festuca pratensis*) и остепненных лугов (клевер горный – *Trifolium montanum*, типчак – *Festuca valesiaca*);

2) при уменьшении обилия расширяется экологическая амплитуда вида;

3) экологические ареалы распределения видов по градиентам факторов среды могут налагаться друг на друга при невысоком обилии, но оказываются разомкнутыми при высоком обилии.

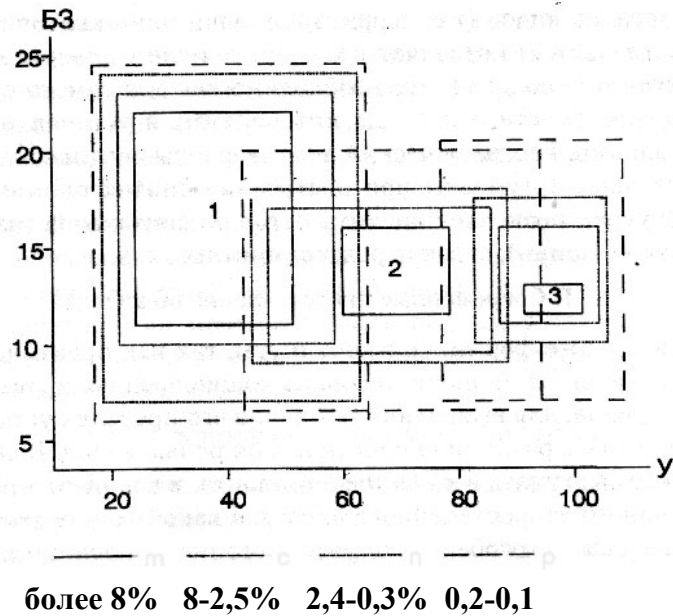


Рис. 7. Экологические ареалы трех видов по отношению к факторам увлажнения (Y) и богатства почвы (БЗ): 1 – *Festuca valesiaca*; 2 – *Festuca pratensis*; 3 – *Carex vulpina*

2.5.2. Экологические шкалы Х. Элленберга

Эти оптимумные шкалы разработаны для растительности Центральной Европы, однако, как показал А.Д. Булохов (2004), они могут успешно использоваться при изучении растительности Европейской части России.

Шкалы Г. Элленберга (1913–1997) позволяют оценивать отношение видов (и растительных сообществ) к шести факторам среды:

шкала светочувствительности (световое число, С) – 9 градаций;

шкала теплолюбивости (температурное число, Т) – 9 градаций;

шкала океаничности (континентальности, ОК) – 9 градаций;

шкала влажности (В) – 12 градаций;

шкала кислотности почвы (К) – 9 градаций;

шкала обеспеченности почвы минеральным азотом (N) – 9 градаций.

В табл. 6 приведена характеристика некоторых видов трав по отношению к четырем факторам среды. Наиболее наглядны данные таблицы, показывающие отношение видов к фактору увлажнения. По этому фактору хорошо дифференцируются виды влажных лугов, имеющих оценки 6-8 (*Alopecurus pratensis*, *Bidens cernua*, *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *Phalaroides arundinacea*), и виды сухих местообитаний с оценками 3-4 (*Melilotus alba*, *Trifolium montanum*, *Thalictrum minus*, *Cichorium inthybus*, *Amaranthus retroflexus*).

Таблица 6

Характеристика некоторых видов травянистых растений по шкалам Х. Элленберга (С – световое число, В – увлажнение, К – кислотность, N –обеспечение почвы азотом; по: Булохов, 2004)

Вид	Шкала			
	С	В	К	N
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	6	6	7
<i>Amaranthus retroflexus</i>	8	4	7	7
<i>Artemisia absinthium</i>	9	4	7	8
<i>Bidens cernua</i>	8	9	7	9
<i>Bromopsis inermis</i>	8	4	8	5
<i>Caltha palustris</i>	7	9	–	6
<i>Carex acuta</i>	7	9	6	4
<i>Cichorium inthybus</i>	9	4	8	5
<i>Deshampsia caespitosa</i>	6	7	–	3
<i>Koeleria delavignei</i>	8	6	7	5
<i>Melilotus alba</i>	9	3	7	4
<i>Phalaroides arundinacea</i>	7	8	7	7
<i>Trifolium montanum</i>	8	3	8	2
<i>Thalictrum minus</i>	6	3	8	3
<i>Oxalis acetosella</i>	1	5	4	6

2.6. Типы ареалов

Важной экологической характеристикой вида является тип его географического ареала, т.е. территории, на которой он распространен. Очевидно, что виды с ареалами, лежащими в степной и пустынной зонах, будут ксерофитами или галофитами, в зоне широколиственных лесов – мезофитами, а в тундровой зоне – ацидофилами и олиготрофами с коротким сроком вегетации. В то же время у видов экстразональных местообитаний (водных макрофитов) или синантропных видов (зависящих от деятельности человека) ареалы будут охватывать несколько природных зон.

Ареалы видов различаются по размеру и структуре (рис. 8), а также по положению на градиентах широтной зональности и континентальности (удаленности от океана).

Космополитные ареалы, часто охватывающие несколько материков и природных зон, характерны для водных макрофитов, сорных полевых видов, рудеральных растений.

Виды с эндемичными ареалами, площадь которых может составлять всего несколько десятков квадратных километров, чаще связаны с отдельными горными системами.

Сплошные ареалы чаще характерны для видов равнинных территорий, дизъюнктивные – для видов, растущих в горах. Причиной формирования дизъюнктивных ареалов может быть также и хозяйственная деятельность

человека, под влиянием которой происходит утеря части местообитаний видов.

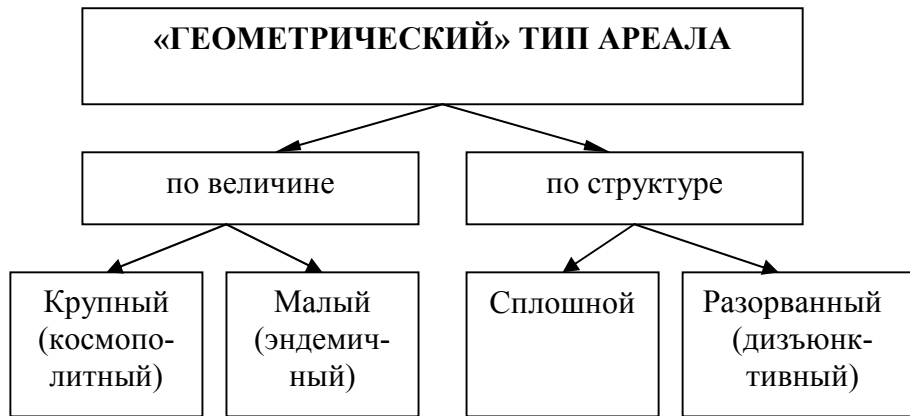


Рис. 8. «Геометрические» типы ареалов

Ареалы видов индивидуальны, и потому их географические типы устанавливаются с большей или меньшей степенью условности. Эти типы ареалов устанавливаются по положению видов на осях широтности, долготности и высоты над уровнем моря. Б.А. Юрцев назвал эти оси биогеографическими координатами вида.

По географической характеристике виды растений различаются следующим образом.

Типы ареалов по широте:

- арктический;
- бореальный;
- неморальный;
- степной;
- пустынный;
- плюризональный.

Типы ареалов по долготе:

- западноевропейский;
- центральноевропейский;
- восточноевропейский;
- евросибирский;
- дальневосточный;
- плюрирегиональный.

Типы ареалов по высоте над уровнем моря:

- равнинный;
- субмонтанный;
- монтанный.

Тип ареала, устанавливаемый по двум биогеографическим координатам, называется географическим элементом (геоэлементом). Масштаб выделения геоэлементов зависит от величины района исследования. Чем больше территория, тем в более крупном масштабе устанавливаются геоэлементы.

Г. Вальтер для анализа европейской флоры использовал всего восемь типов геоэлементов: арктический, бореальный, среднеевропейский, атлантический, средиземноморский, понтический (объединяет виды восточноевропейских степей), южносибирский и турано-центральный.

На рис. 9-11 показаны ареалы космополитного рода росянка (*Drosera*), неморального вида копытень европейский (*Asarum europaeum*) и понтического (степного) вида адонис весенний (*Adonis vernalis*).

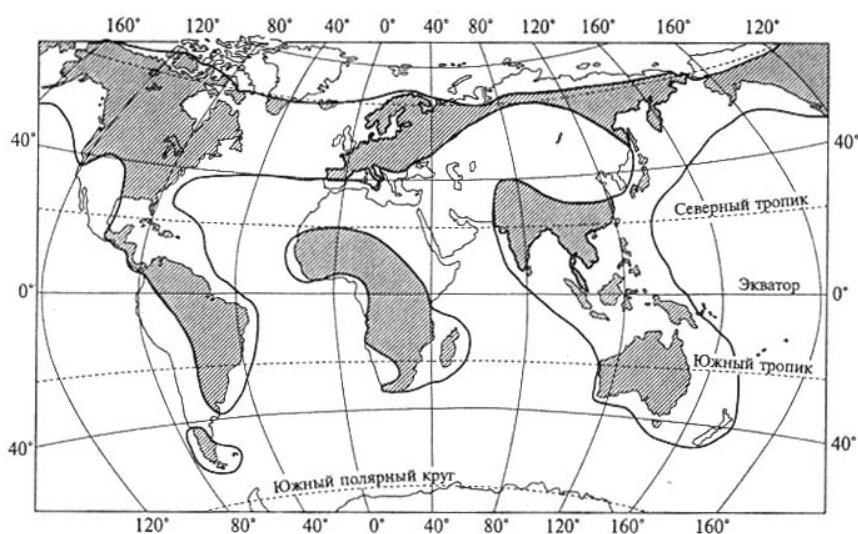


Рис. 9.
Космополитный
ареал рода *Drosera*

Виды рода *Drosera* (рис. 9) встречаются на всех континентах. По оси долготности *Asarum europaeum* (рис. 10) и *Adonis vernalis* (рис. 11) являются европейскими, их ареал охватывает Центральную и Восточную Европу. *Adonis vernalis*, кроме того, заходит в западную Сибирь.

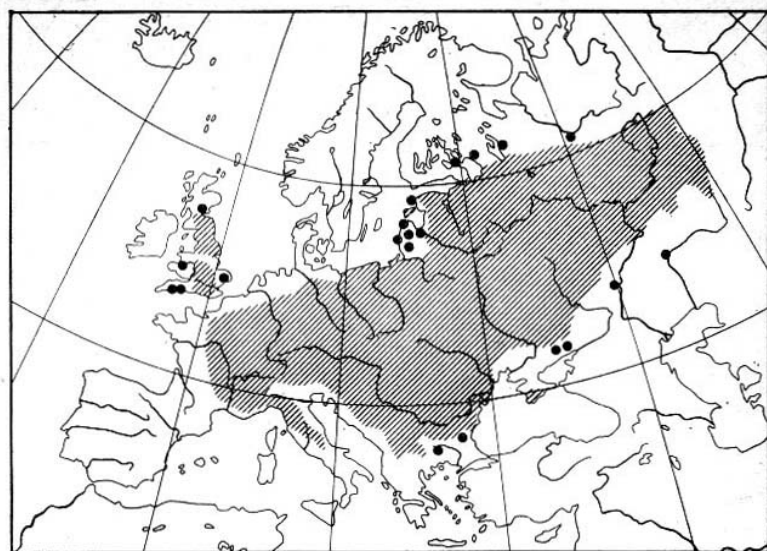


Рис. 10.
Ареал неморального
вида
Asarum europaeum

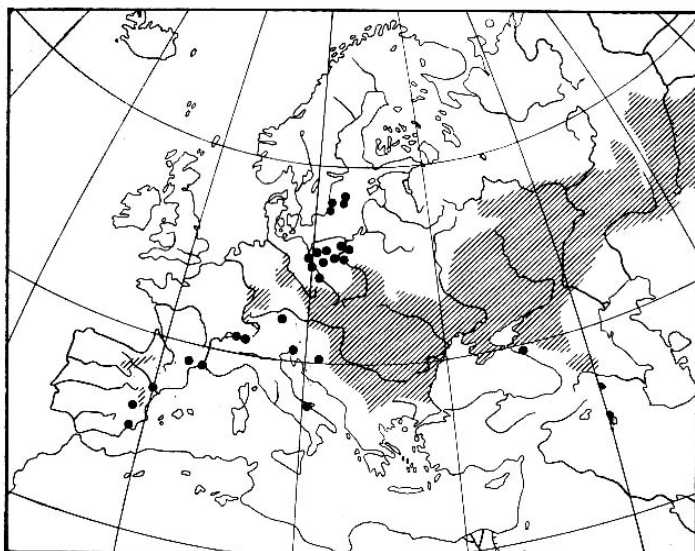


Рис. 11.
Ареал понтического
(степного) вида
Adonis vernalis

Эндемик Южного Урала родиола иремельская (*Rhodiola iremelica*) обнаружен всего в четырех точках высокогорий Башкортостана. Этот вид испытывает высокую антропогенную нагрузку как ценное лекарственное растение и включен в Красную книгу Республики Башкортостан.

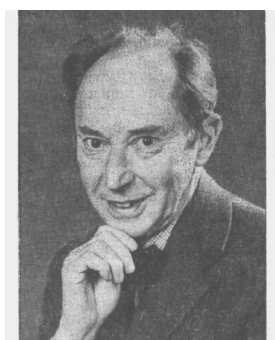
Вопросы для контроля усвоения материала главы 2

1. Расскажите о классификации факторов среды.
2. Что такое «лимитирующий фактор»?
3. Приведите пример комплексного градиента.
4. Охарактеризуйте типы жизненных форм растений по системе К. Раункиера.
5. Приведите примеры жизненных форм травяных растений по системе И.Г. Серебрякова.
6. Расскажите об экологических группах растений по отношению к фактору увлажнения.
7. Расскажите о разнообразии типов ареалов видов растений.

ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Популяция растений – это совокупность особей одного вида растений в пределах территории с однородными экологическими условиями (чаще всего в пределах одного растительного сообщества).

Учение о популяциях растений развивалось во второй половине XX в., значительный вклад в него внесли Т.А. Работнов, Д. Харпер (D. Harper), А.А. Уранов, Ю.А. Злобин, О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова и др. (рис. 12).



Дж. Харпер (г.р. 1930)



Ю.А. Злобин (г.р. 1932)

Рис. 12. Ключевые фигуры популяционной экологии растений

3.1. Основные отличия популяций растений от популяций животных

Популяции растений и животных существенно различаются по многим признакам (Злобин, 2009).

Способность к движению. Большинство животных подвижно и может перемещаться в поисках пищи или в целях защиты от хищников. Растения – малоподвижны и могут перемещаться лишь за счет роста вегетативных органов (корневищ, ползучих побегов и др.).

Механизмы поддержания устойчивости популяций. У животных большую роль играют миграции особей, которые могут покидать данную популяцию или, напротив, внедряться в нее. У растений эту роль играет семенное и вегетативное размножение.

Реагирование на стресс. Под влиянием стресса у животных меняется поведение, они могут переселяться в другие места, избегая стрессовых ситуаций. Растения реагируют на стресс за счет физиологических приспособлений (изменения интенсивности фотосинтеза, транспирации), а также изменения размеров.

3.2. Основные параметры оценки популяций растений

Популяции растений характеризуются следующими параметрами:

- размер занимаемой площади (популяционным полем);
- численность (общее число особей в популяции);
- плотность (количество особей на единице площади);
- фитомасса (суммарный вес особей популяции);
- горизонтальная структура (характер распределения в пространстве; рис. 13).

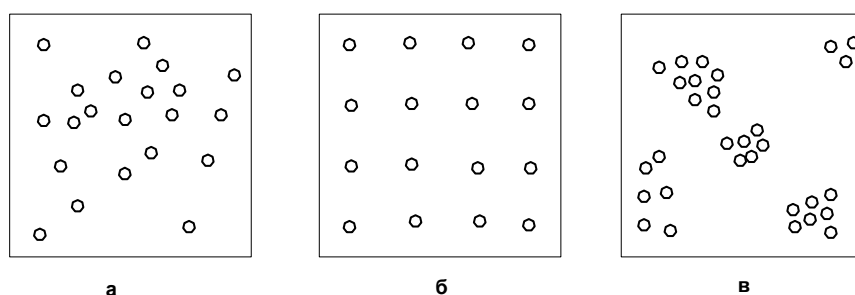


Рис. 13. Основные типы популяций по характеру распределения в пространстве:
а – случайное, б – равномерное, в – контагиозное

Размер популяции является результатом взаимодействия ее биотического потенциала и сопротивления среды (рис. 14).

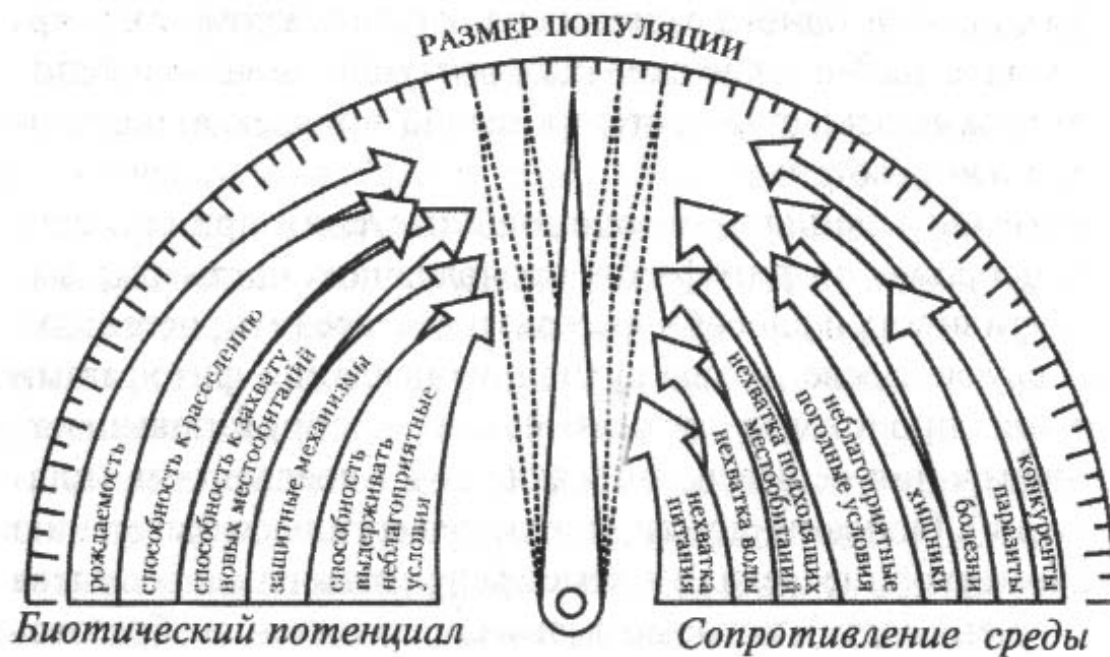


Рис. 14. Факторы, влияющие на размер популяции

У **клоновых растений**, размножающихся вегетативно, выделение особей растений затруднительно, и потому все параметры популяции оцениваются по вегетативным побегам, которые называются ракетами (особи семенного происхождения называются генетами).

Клоновый характер популяций растений дает им целый комплекс преимуществ выживания (высокая конкурентная способность, устойчивость в составе растительных сообществ). Особенно выгодно сочетание вегетативного размножения и способности формировать клоны с генеративным размножением. Именно поэтому такие виды, как бодяк полевой (*Cirsium arvense*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*) и им подобные, имеют обширные ареалы с высокой плотностью популяций. Диаметр клонов может составлять 250 м (у плауна *Lycopodium complanatum*), 489 м (у папоротника *Pteridium aquilinum*) и даже 880 м (у бухарника *Holcus mollis*), а продолжительность существования до 1000–1500 лет (Злобин, 2009).

3.3. Регулирование уровня конкуренции в популяции

С плотностью популяций связан уровень конкуренции, которая является основным типом отношений особей, составляющих популяцию. Конкуренция имеет тенденцию к снижению под действием двух основных механизмов.

Самоизреживание популяции. Этот тип саморегуляции представлен у деревьев. Он происходит под влиянием асимметричной конкуренции и конкурентного исключения слабых особей. По А.П. Шенникову (1964), «конечная» плотность спелого древостоя в хороших условиях (класс бонитета I) составляет у ели – 724, у сосны – 470, у дуба – 309 деревьев на 1 га. Однако при худших условиях (классы бонитет IV-V) количество деревьев резко увеличивается и составляет, соответственно, 2095, 1310, 778.

Миниатюризация размера особей (за счет их пластичности). Этот тип саморегуляции представлен у однолетних растений, снижение уровня конкуренции между которыми происходит за счет уменьшения размера особей. Например, растения, мари белой (*Chenopodium album*), в популяции с низкой плотностью могут быть «великанами» высотой до 1,5 м, но при высокой плотности популяции их высота может составлять несколько сантиметров (рис. 15).

Промежуточный тип саморегуляции. В популяции одновременно снижается плотность и уменьшается размер особей. Представлен у травяных многолетников и культурных злаков.

Резервные фонды популяции. Большую роль в поддержании плотности популяций играют резервные фонды: почвенные банки семян и банки проростков.

Почвенные банки семян. Накопление семян в почве – составляющая жизненной стратегии эксплерентов (семена могут сохраняться десятки и даже сотни лет). У видов других стратегий почвенные банки семян, как

правило, не формируются. «Рекордные» банки семян – у сеgetальных сорных видов (см. раздел 7.8): счет захороненных семян идет на миллионы и десятки миллионов и может достигать 1 млрд на 1 га (для сравнения, количество зерновок пшеницы, высеваемых на 1 га, в среднем составляет 6 млн шт.);

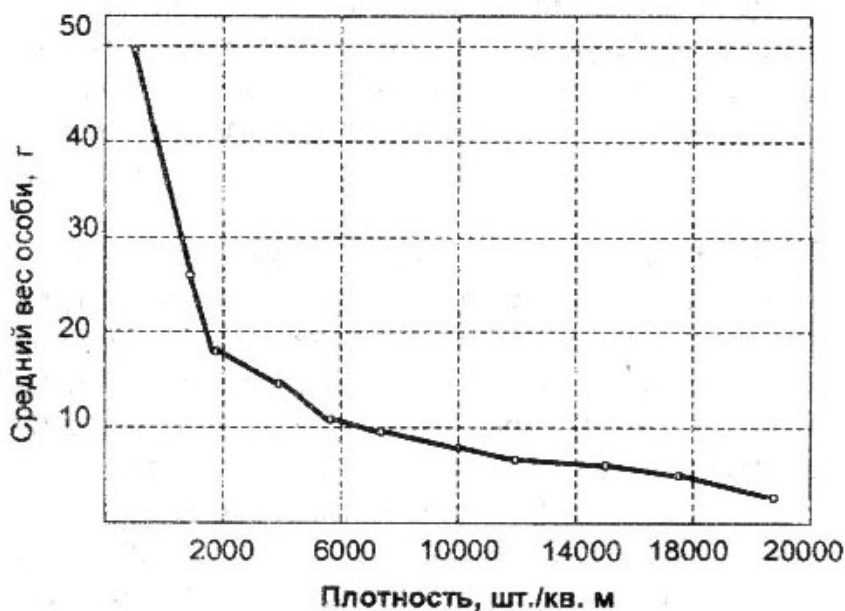


Рис. 15. Зависимость веса особей мари белой от плотности популяции

Банки проростков. Своеобразным экологическим резервом популяций растений являются банки проростков. Они характерны для многих видов тропических деревьев, а также некоторых видов древесных пород средней полосы, например, дуба и ели, проростки которых называются «торчками». Проростки длительное время сохраняют жизнеспособность под пологом древостоя. После возникновения «окон» в древостое ростовые процессы «торчков» активизируются, и из них формируются полноценные деревья.

3.4. Гетерогенность популяций

Каждая популяция растений состоит из особей, различающихся между собой по многим признакам и свойствам. Это позволяет популяции более полно использовать ресурсы среды и повышает ее устойчивость к влиянию неблагоприятных факторов.

Различают следующие типы внутривидового разнообразия растений.

Возрастной состав. Возрастной состав позволяет оценивать сукцессионный статус популяции: обилие молодых особей свидетельствует о внедрении популяции вида в сообщество, преобладание старых особей – об угасании популяции, сходная представленность молодых, взрослых и стареющих особей разного возраста – об устойчивости популяции.

Выявление разнообразия особей популяции по возрасту сравнительно легко осуществляется у древесных растений. У травянистых растений определение абсолютного возраста сопряжено с возможными ошибками.

Онтогенетический состав. Разнообразие особей по онтогенетическому состоянию (стадии жизненного цикла) чаще всего выявляется в популяциях травянистых растений, определение абсолютного возраста которых представляет трудности. Однако онтогенетический спектр может быть построен и для популяций древесных растений. Зарубежные авторы выделяют не более четырех онтогенетических состояний, российские – более десяти (табл. 7).

Таблица 7

**Периодизация онтогенеза цветковых растений
(по Л.А. Жуковой)**

Онтогенетический период	Онтогенетическое состояние растений	Условное обозначение
Латентный	Семена	Sm
Предгенеративный	Проростки	P
	Ювенильные	J
	Имматурные	Im
	Виргинильные	V
Генеративный	Молодые генеративные	g ₁
	Средние генеративные	g ₂
	Старые генеративные	g ₃
Постгенеративный	Субсенильные	Ss
	Сенильные	S
	Полностью отмершие	Sc

По соотношению численности особей разного онтогенетического состояния различаются популяции (табл. 8):

- инвазионные (преобладают молодые особи);
- нормальные (представлены особи всех онтогенетических состояний);
- регрессивные популяции (преобладают старые особи – сенильные и субсенильные).

Таблица 8

Классификация популяций по характеру онтогенетического спектра

Онтогенетическое состояние особей	Категория ценопопуляции		
	Инвазионная	Нормальная	Регрессивная
Предгенеративные	+++	+	–
Генеративные	+	+++	+
Постгенеративные	–	+	+++

Виталитетный состав. Разнообразие особей по уровню их развития (виталитету) является самым простым приемом оценки состояния популяций (Злобин, 2009). По соотношению участия особей разного уровня развития,

который обычно оценивается по их фитомассе, различаются процветающие, равновесные и депрессивные популяции (рис. 16).

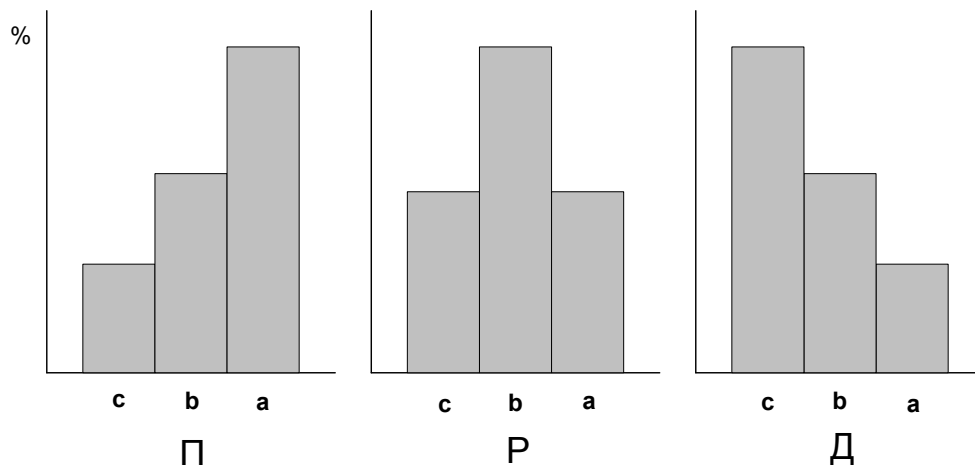


Рис. 16. Модельные спектры виталитетного состава популяций растений.
 П – процветающие, Р – равновесные, Д – депрессивные популяции;
 а – крупные особи, b – особи среднего размера, с – мелкие особи
 (по Ю.А. Злобину)

Гендерный состав. В популяциях двудомных растений в разных условиях наблюдается разное соотношение полов. Как правило, при ухудшении условий возрастает доля мужских особей, так как цена репродукции у мужских и женских растений разная. Женским растениям репродуктивный процесс обходится дороже, поскольку они тратят органические вещества на формирование цветков, образование семян (часто с достаточно большим количеством запасных питательных веществ) и плодов. Мужские растения затрачивают на репродуктивный процесс меньше продуктов фотосинтеза – только на формирование цветков и пыльцы. Поэтому в неоптимальных условиях произрастания мужские особи оказываются более адаптированными, чем женские, соответственно и доля их в популяциях оказывается выше.

Генетическая структура. В составе популяций присутствуют разные генетические клоны и экотипы (генетические различающиеся экологические варианты видов), что способствует повышению устойчивости популяций.

Разные экотипы могут различаться по фенологической ритмике (зацветать раньше или позже), устойчивости к неблагоприятным климатическим условиям года (например, засухе), к патогенам и т.д. В итоге генетически гетерогенная популяция оказывается более устойчивой, чем состоящая из генетически идентичных особей. В разные годы ее «выручают» разные экотипы.

Кроме того, генетическое разнообразие популяции способствует расширению ее экологической ниши.

В заключение обсуждения вопросов популяционной экологии растений охарактеризуем два важных популяционных параметра,

которые используются в системе рационального использования и охраны растений на популяционном уровне:

МЖП – минимальная жизненная популяция (число особей в популяции, обеспечивающее ее длительное сохранение). В тех случаях, когда число особей ниже МЖП, необходимы специальные меры охраны популяции (например, запрет ее использования как источника лекарственных ресурсов);

МДУ – максимально допустимый урожай (количество фитомассы растений, которая может быть изъята без риска истощения популяции). Этот показатель используется при планировании норм заготовки ресурсных растений.

Вопросы для контроля усвоения материала главы 3

1. Перечислите основные отличия популяций растений от популяций животных.
2. Какие показатели используются для оценки размера популяции?
3. Приведите пример самоизреживания популяции.
4. Расскажите об экологическом значении миниатюризации особей популяции.
5. Охарактеризуйте основные резервные фонды популяций.
6. Перечислите типы гетерогенности популяций.
7. Расскажите о типах популяций по отногенетическому спектру.
8. Как влияют экологические условия на гендерный состав популяций?
9. Расскажите об экологическом значении генетической структуры популяции.

ГЛАВА 4. ВЗАИМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

В этой главе рассматриваются различные типы взаимных отношений растений в растительных сообществах. С самого начала отметим, что в естественных растительных сообществах любые взаимные отношения видов способствуют поддержанию экологического равновесия. Это достигается за счет разнообразных синергий, которые усиливают положительные и смягчают отрицательные взаимные отношения. «Полезных» и «вредных» отношений между видами в природных растительных сообществах не бывает.

4.1. Роль взаимных отношений видов в растительных сообществах разных моделей организации

По современным представлениям (Миркин, Наумова, 2012) «растительное сообщество» – это родовое понятие, которое объединяет несколько типов растительных сообществ разных моделей организации (табл. 9).

Таблица 9

Модели организации растительных сообществ

Модель	Вклад факторов организации				Примеры
	экологический	взаимные отношения растений	влияние гетеротрофов	влияние нарушений	
Абиотическая S-модель	+++	+	+	+	Пустыни, сообщества макрофитов
Биотическая S-модель	+	+++	+	+	Верховые болота
C-S-модель	+++	+++	+	+	Леса умеренных широт
G-B-модель	+++	++	+++	++	Степи, прерии, саванны
C-R-S-модель	+++	++	+	++	Послесельные луга
R-модель	++	+	+	+++	Рудеральные и сегетальные сообщества

Примечание: В названиях моделей использованы аббревиатуры типов стратегий растений (см. главу 7); количеством плюсов показана величина вклада фактора.

Вклад взаимных отношений растений в формирование этих сообществ различается.

Абиотическая S-модель представляет сообщества пациентов экстремальных условий. В таких сообществах практически нет конкуренции и других вариантов взаимных отношений видов, каждый из входящих в их состав видов подчиняется лишь собственным генетически предопределенным популяционным закономерностям.

Биотическая S-модель. Этой модели соответствуют сообщества верховых болот, где крайняя олиготрофность и низкие значения реакции среды «почвенного раствора» связаны со средообразующей деятельностью сфагнового мха – главного эдификатора-ценозообразователя. Конкуренции в таких сообществах практически нет, взаимные отношения представлены неконкурентным средообразованием. Сфагновый мох влияет на прочие виды растительного сообщества, но и сам испытывает влияние сосудистых растений, которые затеняют его и иссушают поверхностный слой мохового субстрата.

C-S-модель – это лесные сообщества, в которых сочетаются виоленты-деревья, оказывающие сильное средообразующее влияние на виды напочвенного покрова, и пациенты – травы, кустарнички, мхи и лишайники. Отношения конкуренции складываются между видами одного яруса: между деревьями или между травами.

G-B-модель – это растительные сообщества экосистем степей и саванн, где особенно важную роль играют крупные животные-фитофаги. (Модель названа по первым буквам слов «grazer» и «brouser», соответственно, травоядных и веткоядных животных.) Роль взаимных отношений, в первую очередь конкуренции, достаточно велика. При уменьшении влияния фитофагов эти сообщества деградируют: саванна замещается ксерофильным редколесьем, а степи – сообществами степных кустарников.

C-R-S-модель – это сообщества вторичных послелесных лугов, для которых умеренное нарушение является обязательным фактором поддержания стабильности. Роль конкуренции достаточно высокая. При отсутствии нарушений луга зарастают лесом и переходят в C-S-модель.

R-модель – это сообщества эксплерентов-малолетников, обязательным условием существования которых являются повторяющиеся нарушения, причем нарушение становится нормальным и облигатным фактором их существования. Кроме сегетальных сообществ и рудеральных группировок первых стадий вторичных сукцессии, к сообществам с этим типом организации можно отнести начальные стадии первичных сукцессий на каменистых осыпях. Роль взаимных отношений в таких сообществах невелика, причем они могут иметь характер благоприятствования.

Таким образом, в растительных сообществах разных моделей организации вклад разных типов взаимных отношений видов различается. Роль средообразования особенно велика в сообществах биотической S-

модели и C-S-модели, в которых имеются сильные эдификаторы. В сообществах остальных моделей преобладают отношения конкуренции.

Описанные модели в соответствии с парадигмой континуума растительного покрова связаны переходами.

4.2. Конкуренция

Конкуренция – это соревнование растений разных видов за потребление ресурсов, количество которых лимитировано. Конкуренция является одним из важных факторов сосуществования видов в растительном сообществе.

4.2.1. Общие представления о конкуренции видов в растительных сообществах

В многовидовых сообществах конкуренция носит диффузный характер, т.е. много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды (пар «дуэлянтов» не образуется, ситуация напоминает переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга). Рассмотрим основные положения современной концепции конкуренции видов в растительном сообществе.

Фитогенное поле. Конкурентное влияние каждого растения на соседей распространяется в пределах его фитогенного поля – области влияния растения на среду. Это понятие было предложено А.А. Урановым (1901–1974). Размер фитогенного поля и степень влияния на среду обитания зависят от вида растения, размера особи, ее жизненного и возрастного состояния. Размеры фитогенных полей по радиусу у трав измеряются в сантиметрах, у деревьев достигают нескольких метров. Влияние растения в пределах своего фитогенного поля убывает от центра к периферии.

Главный комплексный градиент конкуренции. Крупный современный американский эколог растений Д. Тилман (Tilman, 1982, 1986) сформулировал представление о главном комплексном градиенте конкуренции, объединяющем обеспечение растений светом и факторами почвенного питания (рис. 17).

На полюсе градиента в условиях богатых почв формируются густые растительные сообщества, в которых растения конкурируют в основном за свет (например, в широколиственных лесах, в высокотравных продуктивных пойменных лугах и прибрежно-водных сообществах). На другом полюсе при высокой обеспеченности светом и дефиците ресурсов почвы (влаги, элементов минерального питания) растения конкурируют за почвенные ресурсы, в первую очередь за воду. При крайней неблагоприятности условий почвенной среды, например, в аридных пустынях, конкуренция между растениями может вообще отсутствовать. В центральной части градиента растения конкурируют и за свет, и за почвенные ресурсы (например, в луговых и степных сообществах).



Рис. 17. Основной комплексный градиент конкуренции (по Д. Тилману, с дополнениями)

Типы конкуренции. Конкуренция видов может быть симметричной – конкуренты взаимоограничивают потребление ресурсов примерно одинаково или асимметричной – один вид оказывает на другой большее влияние.

Пример симметричной конкуренции – взаимоотношения доминантов-деревьев: дуба черешчатого (*Quercus robur*), клена остролистного (*Acer platanoides*), липы (*Tilia cordata*).

Пример асимметричной конкуренции – режим отношений в сообществах влажных лугов на бедных почвах. Сильный доминант этих лугов щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*) оказывает большее влияние на единично представленные виды – лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), лютик ползучий (*Ranunculus repens*), чем эти виды – на щучку. Асимметричная конкуренция может усиливаться во времени и приводить к конкурентному исключению одного из видов (проявление принципа Г.Ф. Гаузе¹).

Как уже отмечалось, конкуренция в растительных сообществах чаще всего бывает диффузной.

Конкурентная мощность вида. Способность вида растений захватывать и удерживать ресурсы при конкуренции в растительном сообществе называется конкурентной мощностью, или виолентностью (см. раздел 7.3.1). Конкурентная мощность вида определяется его генетическими особенностями и условиями среды. Наибольшая конкурентная мощность проявляется в оптимальных для вида условиях среды.

¹ Г.Ф. Гаузе (1910-1986) – российский ученый-эколог. Сформулированный им принцип звучит так: два вида не могут сосуществовать в одной экологической нише, один из них в ходе конкуренции должен выпасть из сообщества.

В начале XX в. о роли условий среды в определении конкурентной мощности видов растений писал выдающийся русский лесовод Г.Ф. Морозов (1867–1920).



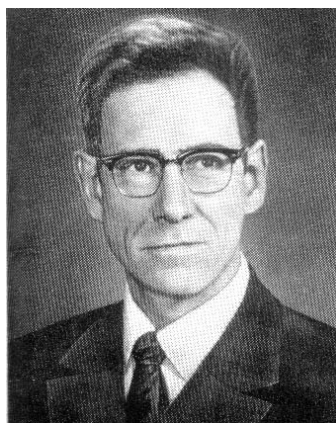
Г.Ф. Морозов подчеркивал, что сложная «социологическая» жизнь леса протекает на фоне влияния географического фактора (климата и почвы), по этой причине абсолютных конкурентно мощных видов быть не может: «Что растет быстрее: дуб или бук? Ответ на этот вопрос может быть дан только в приложении к определенным почвенным или климатическим условиям; там, где они сочетаются наилучшим образом для дуба, последний будет иметь превосходство перед буком; так же, где, наоборот, условия будут наиболее подходящими для бука, последний получит перевес над дубом» (2004, с. 41-42).

Зависимость конкурентной мощности вида от экологических условий осложняет подбор видов для устойчивых поликультур многолетних трав (травосмесей). В разных экологических условиях (тип почвы, количество осадков, норма удобрений) конкурентная мощность видов высеваемых многолетних трав будет различаться.

4.2.2. Синергии смягчения остроты конкуренции в растительных сообществах

Отношения конкуренции – антагонистические, однако конкурирующие виды устойчиво сосуществуют благодаря синергиям, которые реализуются в двух вариантах: расхождение растений по разным экологическим нишам и в соответствии с моделью нейтральности.

Расхождение видов растений по разным экологическим нишам



В обоснование роли этого фактора большой вклад внес крупный американский эколог Р.Х. Уиттекер (1920–1980). Он считал, что расхождение видов по разным экологическим нишам является главным фактором снижения конкуренции в растительных сообществах (Уиттекер, 1980).

Экологические ниши растений (см. главу 6) различаются по характеру распределения корневых систем в почве, отношению к освещенности (в лесу

растения разных ярусов довольствуются разным количеством света), времени вегетации (различаются ритмы сезонного развития). Разные виды насекомоопыляемых растений обслуживаются разными видами опылителей. Благодаря различиям экологических ниш видов растений в растительном сообществе снижается конкуренция. Чем больше различаются экологические ниши видов, тем слабее конкуренция между ними и они успешнее сосуществуют.

Яркий пример дифференциации экологических ниш видов растений по глубине проникновения корней наблюдается в солонцеватых степях. В верхнем надсолонцовом слое почвы расположены корни растений-гликофитов (типчака – *Festuca valesiaca*, ковылей, степного разнотравья и бобовых), а в солонцовом горизонте – корни галофитов, таких, как виды рода кермек (*Limonium*) или полынь Лерха (*Artemisia lerchiana*). В пустыне Гоби описаны редкие сообщества, в которых совместно произрастают саксаул (*Haloxylon ammodendron*) и тростник (*Phragmites australis*). Тростник, имеющий более глубокую корневую систему, использует грунтовые воды, недоступные саксаулу, корни которого расположены в менее глубоких горизонтах почвы.

В высокогорьях Кавказа изучены сообщества пустошей, в которых лишайники занимают самый верхний слой почвы и используют как источник воды и элементов минерального питания атмосферные осадки. В более глубоких почвенных горизонтах расположена сплошная сетка из корней злаков. Таким образом, за счет дифференциации экологических ниш между лишайниками и сосудистыми растениями конкуренции нет (Онипченко, 2013).

Модель нейтральности. Этот вариант синергии был описан в начале XXI века американским экологом С.П. Хаббелом (Hubbel, 2001, 2005) и активно обсуждался российским экологом А.М. Гиляровым (1943–2013). В соответствии с моделью нейтральности высокое видовое богатство сообществ тропических лесов объясняется тем, что входящие в их состав виды эволюционировали в направлении унификации экологических и биологических особенностей. Поэтому в отношениях между ними нет победителей и побежденных, и несколько видов могут занимать одну экологическую нишу (т.е. принцип Ф. Гаузе не действует). Модель нейтральности проявляется не только в тропических лесах, но и в других богатовидовых сообществах (остепненных пойменных лугах, луговых степях и др.).

Впрочем, даже в одном растительном сообществе сосуществование видов может обеспечиваться за счет обоих вариантов синергии: доминанты могут быть дифференцированы по экологическим нишам, а виды с невысоким обилием в соответствии с моделью нейтральности сосуществуют, благодаря выравниванию их экологических потребностей.

Синергии, обеспечивающие сосуществование конкурирующих видов в растительном сообществе, иллюстрируют принцип «экономии природы»,

который был сформулирован К. Линнеем. В современной экологии этот принцип соответствует представлениям об экологическом равновесии.

4.3. Положительные взаимоотношения видов

Положительные взаимоотношения (взаимного или одностороннего благоприятствования) видов широко распространены в природе, но изучены недостаточно. Тем не менее, уже выявлено два варианта синергий при отношениях взаимного благоприятствования видов растений: диффузная и векторизованная. Диффузная синергия возникает в результате взаимодействия всех (или большинства) видов растительного сообщества, а векторизованная синергия является результатом положительного влияния одного вида на другой вид.

4.3.1. Диффузные синергии

Этот вариант синергий проявляется при благоприятных взаимных отношениях многих видов растений. Такие синергии выявляются крайне сложно и потому наименее изучены. Приведем два примера наиболее распространенных диффузных синергий.

Синергии в экстремальных условиях. Установлено, что роль положительных взаимовлияний видов возрастает в условиях, экстремальных для растительных сообществ.

Так, с повышением высоты над уровнем моря формируется комплекс экстремальных абиотических факторов среды (низкие температуры, короткий вегетационный период, сильные ветры, кислые каменистые почвы, бедные элементами минерального питания и др.). В результате и в растительных сообществах отношения конкуренции сменяются отношениями благоприятствования: совместно растениям легче переживать экстремальные условия.

Вклад положительных взаимовлияний растений может возрастать при нарушениях, так как плотный дерн, сформированный корнями многих видов, лучше противостоит разрушению субстратов.

Улучшение условий увлажнения (гидравлический лифт). В условиях пустынь глубокоукореняющиеся растения поднимают воду в приповерхностные слои, где этой водой могут пользоваться растения с неглубокой корневой системой. Причем, растения с фотосинтезом C_4 выделяют воду в почву в ночные часы, а суккуленты с фотосинтезом CAM^1 – в дневные. В настоящее время установлено более 90 видов растений, которые

¹ Экологический ряд типов фотосинтеза по отношению к фактору увлажнения включает три типа: C_3 (растения-мезофиты, хорошо обеспеченные водой), C_4 (степные ксерофиты), CAM (ксерофиты-суккуленты, которые для экономии воды открывают устьица только в ночное время, когда поглощают углекислый газ; фотосинтезируют они днем при закрытых устьицах).

способны осуществлять «гидравлический лифт» (Онипченко, 2013). Приводятся данные о том, что взрослое дерево клена сахарного (*Acer saccharum*) каждую ночь поставляет в верхние горизонты почвы 100 л воды, а акация зонтичная (*Acacia tortilis*) поднимает за ночь от 70 до 235 л воды.

4.3.2. Векторизованные синергии

Этот вариант односторонних синергий типа комменсализма (одностороннего положительного влияния одного вида растений на другой) получил название отношений растений-нянь с их подопечными. Он изучен лучше, чем диффузные синергии. Описано несколько вариантов «опеки» растениями-нянями своих подопечных.

Защита ювенильных растений («забота о малышах»). Растения-няни способствуют развитию молодых растений, которые без их помощи выжить не могут. Такой комменсализм сохраняется только до того времени, когда «малыши» повзрослеют. После этого подопечные вступают в конкуренцию со своими нянями, которые гибнут. Однако популяция нянь сохраняется за счет семенного размножения, и новые растения-няни продолжают выполнять свою роль. Рассмотрим три примера такой заботы.

Содействие росту доминантов таежных лесов. Всходы некоторых доминантов тайги, особенно ели, не выносят прямого солнечного света и могут развиваться только в условиях затенения, которые создают растения-няни. В роли нянь для ели выступают виды из родов береза и ольха, а также осина. Виды растений-нянь разрастаются на вырубках и пожарищах и способствуют восстановлению первичных доминантов тайги. Формируемые растениями-нянями вторичные леса занимают большие площади. В Башкортостане они исследуются учеными Лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского института биологии РАН (В.Б. Мартыненко, П.С. Широких и др.).

Няни для кактусов. В североамериканских пустынях няни из семейств сложноцветных и губоцветных создают условия для жизни ювенильных особей кактусов. Эти суккуленты обладают фотосинтезом типа САМ. Чтобы экономить воду, они открывают устья только в ночное время, когда запасают углекислый газ, а днем фотосинтезируют при закрытых устьицах и потому не «потеют». Вследствие этого на открытом солнце кактусята гибнут из-за перегрева. Особенно страдают ювенильные особи колонновидных кактусов. Взрослые кактусы с большой фитомассой не боятся перегрева, они вступают в отношения конкуренции с нянями, вытесняя их;

Взрослые луговые растения как няни для их всходов. В луговых травостоях при отсутствии нарушений взрослые растения благоприятствуют развитию всходов, что является доказанным фактом (без наличия взрослых растений всходы луговых трав развиваются плохо).

Создание новых экологических ниш для растений. Описаны няни, создающие новые экологические ниши. Например, на болотах

кочкообразующие осоки, вейник Лангсдорфа и некоторые другие виды растений с такой же жизненной формой образуют кочки, на которых могут поселяться луговые виды-мезофиты. Нишами для поселения луговых видов растений являются и приствольные повышения вокруг стволов ольхи черной на низинных болотах.

Создание островков плодородия. Бобовые растения за счет симбиоза с азотфиксирующими микроорганизмами способны создавать на лугах островки плодородия для злаков. Установлено, что в условиях субаридного климата тропиков Мексики няни из семейства бобовых – *Cercidium praecox* и *Prosopis laevigata* – создают островки плодородия, в которых локально повышается видовое богатство растительных сообществ.

Содействие опылению. Нередко группы обильно цветущих видов растений могут содействовать опылению видов с рассеянным распространением, которые при отсутствии таких нянь могли бы быть не замечены опылителями и остаться неопыленными. Оригинальный пример такой «опеки» – содействие няни *Malpighia glabra* (семейство мальпигиевых) опылению орхидного *Oncidium cosymbephorum*. Цветки няни похожи на цветки подопечного растения, но отличаются от них бóльшей привлекательностью для опылителей, так как в них образуются маслянистые выделения.

4.4. Неконкурентное биотическое преобразование экотопа

Большую роль в организации растительных сообществ играет неконкурентное биотическое преобразование экотопа в биотоп. Биотическая трансформация возможна в разных пространственных шкалах: в мезомасштабе – для экотопа всего сообщества (и даже для многих сообществ, объединенных континуумом) и в микромасштабе – на уровне микрогруппировок и фитогенных полей.

Биотическое средообразование может быть взаимным – асимметричным (когда растения изменяют среду друг для друга неодинаково) и симметричным (когда изменения среды примерно одинаковы). Изменения условий среды могут происходить в направлении их улучшения или ухудшения.

Взаимоотношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Классическим примером взаимного отрицательного средообразования являются отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Между сфагновыми мхами, которые отличаются неограниченным ростом вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (багульник – *Ledum palustre*, болотный мирт – *Chamaedaphne caliculata*, подбел узколистный – *Andromeda angustifolia*, клюква – *Oxycoccus palustre*), сосной (*Pinus sylvestis*) и некоторыми осоками – складываются отношения антагонизма без конкуренции.

Сфагновые мхи негативно влияют на сосудистые растения, так как:

– быстро повышая уровень поверхности болота, ухудшают условия воздушного питания сосудистых растений;

– сфагновый торф очень медленно минерализуется и отличается крайней бедностью элементами минерального питания и кислой реакцией;

– вследствие теплоизоляционных свойств верхнего слоя сфагнового торфа и густого мохового покрова в горизонте расположения основной массы корней сосудистых растений сохраняются низкие температуры.

Сосудистые растения болота обладают защитными реакциями от негативного влияния сфагновых мхов:

– вересковые кустарнички обладают способностью перемещать корневую систему как вверх, так и в сторону в направлении участков болота, где нарастание его поверхности происходит не столь быстро;

– у сосны формируются особые патиентные карликовые формы (например, *Pinus sylvestris* forma *pumila* Abolin).

В то же время сосудистые растения подавляют сфагновые мхи:

– за счет иссушения верхнего слоя торфа;

– затеняя их опадом листьев и хвои.

Таким образом, между сфагновыми мхами и сосудистыми растениями на болоте формируется экологическое равновесие: рост сфагновых мхов ограничивается пределами, которые позволяют выживать сосудистым растениям. В свою очередь, сосудистые растения лишь умеренно угнетают сфагновые мхи.

Влияние ели на виды напочвенного покрова. Примером одностороннего отрицательного средообразования является влияние деревьев-доминантов (эдификаторов¹) на виды мохового и травяного ярусов. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха, вследствие корневой конкуренции деревья ухудшают условия жизни видов напочвенного покрова. При разложении опада деревьев происходит обеднение почвы вследствие образования кислот, способствующих вымыванию питательных элементов в глубь почвенного слоя. Особенно активно процесс средообразования происходит в таежном лесу под пологом густых елей, так как ель является сильным эдификатором. Участие в напочвенном покрове видов с высокой патиентностью компенсирует «пагубность» этого влияния, что способствует поддержанию экологического равновесия в лесном растительном сообществе.

В заключение отметим, что часто неконкурентное биотическое преобразование экотопа дополняется конкуренцией. Например, при совместном обитании бобовых и злаковых трав бобовые улучшают обеспечение злаков азотом, но конкурируют с ними за свет и воду. Как неконкурентное биотическое преобразование экотопа могут рассматриваться многие случаи уже рассмотренного влияния растений-нянь на своих подопечных.

¹ Эдификатор – это фитоценотический тип растений, доминант растительного сообщества, который оказывает сильное влияние на среду и второстепенные виды. Понятие предложено В.Н. Сукачевым.

4.5. Аллелопатия

Термин «аллелопатия» предложил Г. Молиш (Molish, 1937), обозначив им влияние растений друг на друга через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности (колинов – летучих или растворенных в стекающей с листьев или омывающей корни воде веществ).

Развитие исследований аллелопатии приходится на 1950–1970-е годы (Работнов, 1998). В советской фитоценологии в это время наблюдался «аллелопатический бум» исследований аллелопатических явлений в лабораторных условиях при изоляции взаимодействующих видов от окружающей среды. Десятки исследователей в лабораторных условиях с использованием чашек Петри выявляли влияние выделений из семян одного вида на прорастание семян другого вида. Аллелопатическое влияние растений друг на друга выявлялось под стеклянными колпаками. Исследовалось влияние смывов с листьев, экстрактов из корневищ и т.д., при этом не учитывалось, что в природных условиях колины не накапливаются в тех концентрациях, которые создавались в экспериментах. Вода, ветер, буферные свойства почвы и прочие факторы резко ослабляют влияние колинов.

Т.А. Работнов (1992, 1998) считал, что влияние колинов наиболее часто проявляется при встрече в одном растительном сообществе видов, которые в природе встречаются на разных континентах. Этой же точки зрения придерживается В.Г. Онопченко (2011): «Аллелопатия ярко проявляется лишь в случае эволюционно несопряженных видов растений» (с. 119).

Так, леса из эвкалиптов в Средиземноморье и Калифорнии имеют крайне обедненный травяной покров, что объясняется фенольными выделениями из опада листьев дерева. В то же время на родине в Австралии эвкалиптовые леса входят в число самых богатовидовых растительных сообществ мира. Такова же ситуация с грецким орехом (*Juglans fallax*), ингибирующее влияние которого на прочие виды растений было известно со времен Плиния Старшего. По современным данным, в листьях ореха содержится гидроюглон, который разлагается в почве до юглона, обладающего сильным аллелопатическим воздействием. Однако в местах естественного произрастания грецкого ореха, например, в орехоплодных лесах Южной Киргизии, травяной покров хорошо развит.

В заключение подчеркнем, что в природных растительных сообществах вычленив аллелопатию из влияния прочих факторов невозможно, а любые эксперименты в «микросомах» очень неполно моделируют условия естественного растительного сообщества. Можно согласиться с общей оценкой вклада аллелопатии в организацию растительных сообществ, которую дал В.Г. Онопченко (2011): «В целом роль аллелопатии в формировании структуры сообществ слабо изучена, а в естественных фитоценозах, видимо, незначительна. Снижение

отрицательных взаимодействий между растениями при адсорбции метаболитов и их микробиологической трансформации в почве может способствовать сосуществованию видов и поддержанию флористического богатства растительных сообществ» (с. 120).

В заключение главы 4 подчеркнем, что в растительных сообществах складывается разнообразие отношений между видами, как отрицательных (конкуренция, аллелопатия), так и положительных (отношения «растений-нянь» с «подопечными»); создается режим взаимного благоприствования между многими или всеми видами сообщества. При этом в любых взаимных отношениях проявляется синергический эффект, который ослабляет негативные взаимоотношения при конкуренции и усиливает положительные взаимоотношения. Вся система взаимных отношений в растительном сообществе направлена на формирование экологического равновесия между видовым составом сообщества и условиями среды.

Вопросы для контроля усвоения материала главы 4

1. Расскажите о моделях организации растительных сообществ и роли взаимных отношений между растениями в сообществах разных моделей организации.
2. Дайте определение понятия «конкуренция».
3. Что такое «фитогенное поле»?
4. Охарактеризуйте главный комплексный градиент конкуренции растений в растительном сообществе.
5. Расскажите о типах конкуренции между видами растений.
6. Какие факторы влияют на конкурентную мощь вида?
7. Какую роль для снижения конкуренции между видами растений играет их расхождение по разным экологическим нишам?
8. Расскажите о модели нейтральности при отношениях видов в растительном сообществе.
9. Приведите примеры диффузных синергий в положительных отношениях видов в растительных сообществах.
10. Что такое «гидравлический лифт»?
11. Перечислите основные варианты отношений растений-нянь со своими подопечными.
12. Какую роль играют растения-няни для возобновления доминантов в таежных лесах?
13. Расскажите о роли растений-нянь в жизни кактусов.
14. Приведите примеры создания растениями-нянями новых экологических ниш для растений.
15. Расскажите о создании бобовыми растениями островков плодородия.
16. Как растения-няни способствуют опылению других растений?
17. Дайте общую характеристику неконкурентному биотическому преобразованию экотопа.

18. Охарактеризуйте разные варианты глубины биотического преобразования экотопа.
19. Расскажите о взаимоотношениях сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте.
20. В чем проявляется влияние ели на виды напочвенного покрова в таежном лесу?
21. Дайте определение понятию «аллелопатия».
22. Какую роль играет аллелопатия в естественных растительных сообществах?
23. В каких случаях отмечается наибольшее аллелопатическое влияние одних видов растений на другие?

ГЛАВА 5. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Гетеротрофные организмы играют большую роль в организации растительных сообществ, которые являются продуцирующим блоком экосистем.

5.1. Понятие консорции

Консорция. Термин «консорция» был предложен датским ботаником Евгением Вармингом в 1895 г. В российской геоботанике этот термин широко использовали Л.Г. Раменский и Т.А. Работнов, а также эстонский ботаник В.В. Мазинг. Из современных ученых к нему обращается В.Г. Онопченко.

Под консорцией понимается совокупность вида автотрофного растения и гетеротрофных организмов, которые используют его в процессе питания (трофические отношения), как субстрат для поселения (топические отношения, их пример – эпифиты), для создания гнезд (фабрические отношения), для переноса частей растений (форические отношения, например, переноса пыльцы, диаспор и др.).

Наиболее важными консортивными отношениями являются трофические, при которых гетеротрофные организмы получают энергию и вещества, накопленные растениями в процессе фотосинтеза. Отношения между растениями и консортами могут иметь характер взаимной выгоды – мутуализма (с прокариотами-азотфиксаторами, микоризными грибами, опылителями, переносчиками диаспор) или односторонней выгоды – эксплуатации (с фитофагами, патогенами и животными-землероями).

5.2. Отношения растений с фитофагами

Фитофаги – это консументы первого порядка, которые открывают пастбищные пищевые цепи и потому являются важными звеньями в потоках вещества и энергии в экосистемах. Растения «не хотят», чтобы их быстро съели, и имеют целый комплекс адаптаций, позволяющих им защищаться от фитофагов. Различают три группы адаптаций:

а) механические. Это шипы, колючки, жесткое опушение. Особенно много колючих растений в районах с малым количеством осадков, где растения медленно растут, и потому легкая доступность для фитофагов могла бы привести к выпадению их из состава сообществ;

б) химические. Вещества, которые снижают скорость поедания растений, составляют две группы: токсины (ядовитые вещества –

цианогенные глюкозиды, танины, алкалоиды, сапонины и др.) и детерrentы – вещества, снижающие питательную ценность и усвояемость растений (например, кристаллы кремнезема);

в) биоценоотические. Это наиболее интересный вариант адаптаций. Растения для защиты от фитофагов привлекают хищников, например, муравьев и паразитоидов. Защитники привлекаются путем выделения специальных органических веществ (например, экстрафлорального нектара).

Роль третьего звена в пищевой цепи. Собственных средств защиты растениям часто не хватает, и баланс между образованием растениями фитомассы и ее потреблением фитофагами достигается при участии организмов третьего звена пищевой цепи – хищника или паразита, который контролирует плотность популяции фитофага.

Особенно большую роль играют хищники в высокопродуктивных сообществах, таких, как саванны, где за счет обильных ресурсов фитофаги могли бы быстро размножиться и подорвать свою кормовую базу.

В низкопродуктивных сообществах роль хищников невелика, как, впрочем, и роль фитофагов. На первый план выходят отношения конкуренции между растениями, которые контролируют плотность их популяций (Онипченко, 2013).

Защитные реакции фитофагов. Фитофаги тоже «принимают меры», чтобы нейтрализовать действие токсинов растений. Так, некоторые фитофаги перед поеданием растений «выдерживают» их, чтобы токсины разложились. Бобры несколько дней вымачивают ветки деревьев в воде, а один из видов полевки, питающийся побегами хвойных, перед поеданием «подвяливает» их. В слюне некоторых фитофагов содержатся танин-связывающие протеины.

Возможна и микробиологическая детоксикация ядовитых веществ в пищеварительном тракте фитофагов.

Некоторые фитофаги «превращают зло во благо»: накапливают в своем теле токсины растений и таким образом защищаются от хищников. Один из видов кузнечика даже способен накапливать в теле синтетический гербицид 2,4-Д и становится несъедобным для хищников.

Последствия исключения фитофагов. Исключение или резкое изменение влияния фитофагов может привести к деградации некоторых типов растительных сообществ. В начале XX в. в саванны Африки был занесен вирус «коровьей чумы» (rinderpest). Первоначально этот вирус вызвал болезни домашнего скота, а затем поразил многие виды диких крупных копытных животных, которые паслись на тех же пастбищах, что и скот. Нагрузка фитофагов на растительность, в первую очередь на древесно-кустарниковый компонент, резко снизилась. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что усилило последствия пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологе стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками (их корневища сохраняются во время пожара).

Только в 1970-е годы удалось вылечить от болезни домашний скот и снять влияние на экосистемы вируса «коровьей чумы». Плотность популяций веткоядных (броузеров) восстановилась. Соответственно стал восстанавливаться баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны, которая приобрела первоначальный облик.

5.3. Отношения растений с прокариотами-азотфиксаторами

Азот – один из самых важных элементов минерального питания (ЭМП) растений. Этот инертный газ, который в избытке находится в атмосфере, поступает в естественные экосистемы в основном в результате деятельности прокариотов-азотфиксаторов. Кроме того, некоторое количество азота выпадает с дождями при грозовых разрядах. Сельскохозяйственные экосистемы получают значительное количество азота в форме минеральных удобрений.

Однако, если биологический азот экологически чистый (его «производство» не связано с затратами антропогенной энергии и он практически не вымывается из экосистем), то техногенный азот экологически грязный. На его производство требуется очень большое количество энергии и, кроме того, до половины азотных минеральных удобрений вымывается из почвы. Так, к примеру, вследствие вымывания азотных удобрений с кукурузных полей США «цветет» Мексиканский залив. Русский агрохимик и физиолог растений Д.Н. Прянишников (1865–1948) считал, что необходимо заменять техногенный азот биологическим азотом и увеличивать площадь «экрана» посевов клевера и других бобовых культур.

Различают три варианта биологической азотфиксации (табл. 10).

Симбиотическая азотфиксация. Прокариоты-азотфиксаторы живут в корнях (реже на листьях или в тканях) растений. Они представлены тремя основными группами: бактерии семейства *Risobiaceae*, актиномицеты (род франкия), цианопрокариоты (носток, и реже анабена).

Ризобийный симбиоз характерен для семейства бобовых (в широком понимании с включением мимозовых и цезальпиниевых) и для рода *Parosponia* (дерево из семейства вязовых высотой до 15 м, которое произрастает на островах Индо-Малазийского архипелага). Ризобийные бактерии поселяются в корневых волосках, из которых образуются клубеньки, живущие менее 1 года.

Симбиоз с прокариотами обходится растениям достаточно дорого: на 1 г фиксированного азота они должны затрачивать 5–7 г углеводов. Этим объясняются более низкие урожаи бобовых культур например, сои по сравнению со злаками – пшеницей, кукурузой, рисом и др. Однако этот симбиоз позволяет бобовым растениям заселять самые бедные субстраты, например, застывшие лавовые потоки в теплом климате. Как правило, пионерами являются виды рода люпин (*Lupinus*).

Сравнение основных типов симбиотических ассоциаций сосудистых растений с азотфиксирующими прокариотами (по: Онипченко, 2013, с дополнениями)

Характеристика	Форма симбиоза		
	ризобиальный	актинориза	цианобактериальный
Прокариоты	<i>Rhizobium</i>	<i>Frankia</i>	<i>Nostoc</i> , редко <i>Anabaena</i>
Растения	Большинство видов Fabaceae s.l., <i>Parasponia</i> spp. (Ulmaceae)	Более 200 видов двудольных гл. об. древесных растений: <i>Alnus</i> , <i>Hippophae</i> , <i>Elaeagnus</i> , <i>Dryas</i> , <i>Myrica</i> , <i>Casuarina</i> и др.	Папоротники (<i>Azolla</i> , 6 видов), саговники (все изученные, 150 видов), из цветковых растений – только <i>Gunnera</i> (65 видов)
Локализация прокариот	Чаще короткоживущие клубеньки на корнях, стеблевые мамиллы (<i>Serbania rostrata</i>)	Долгоживущие клубеньки на корнях	Полости в листовидных лопастях (<i>Azolla</i>), межклетники первичной коры (саговники), внутриклеточно в гландах на стеблях и черешках листьев (<i>Gunnera</i>)
Максимальная интенсивность азотфиксации, кг N/га в год	700 (люцерна на поливе в Средней Азии), 450-550 (клевер в Новой Зеландии), 200 (клевер в средней полосе)	210-225 у <i>Alnus glutinosa</i>	1000 у <i>Azolla</i> в тропических странах, 720 у <i>Gunnera arenaria</i> в Новой Зеландии
Экологические предпочтения растений	Нейтральные или слабощелочные почвы	Пионерные субстраты, болотные кислые почвы	Хорошее обеспечение влагой (<i>Gunnera</i>), водные растения (<i>Azolla</i>)

Количество азота, которое может быть фиксировано в ходе ризобиального симбиоза, достигает 450–550 кг/га (посевы клевера в Новой Зеландии). В средней полосе на 1 га посевов клевера или люцерны может накопиться до 200 кг азота. Это довольно много, так как даже при высоком уровне земледелия на поля вносится не более 100 кг/га азотных удобрений (в действующем веществе). По некоторым данным, люцерна при поливе в условиях удлиненного вегетационного сезона в Центральной Азии может накапливать до 700 кг/га азота в год.

Азот, накопленный в результате ризобиального симбиоза, используется другими растениями, которые не имеют способности к этой форме мутуализма. После перегнивания корней бобового растения накопленный в них азот передается другим растениям по гифам микоризы.

Актинориза. При актиноризе симбионтами являются виды рода франкия. Они могут вступать в симбиоз более чем с 200 видами растений из

10 семейств. Во флоре средней полосы России актиноризу образуют местные виды рода ольха и интродуцированные облепиха и лох. Клубеньки с актиноризными микроорганизмами крупнее ризобиальных клубеньков и живут 2–3 года.

Интенсивность актиноризной азотфиксации ниже, чем при ризобиальном симбиозе. Максимальная азотфиксация отмечена у черной ольхи – 210–215 кг/га в год. По этой причине торф низинных черноольховых болот является хорошим удобрением, хотя использовать его не следует, так как добыча торфа приводит к нарушению гидрологического баланса ландшафта.

Как и ризобиальные, актиноризные растения обладают высокой конкурентной способностью и могут вытеснять виды, которые не связаны с симбиотическими азотфиксаторами. Известен случай агрессии актиноризного кустарника мирика, который был завезен на Гавайи с Канарских островов. Кустарник расселился на застывших лавовых потоках, где впервые он был отмечен в 1961 г. В 1966 г. площадь его зарослей составила 600 га, а в 1985 г. – уже 12 тыс. га.

Цианобактериальный симбиоз. Симбионтами являются виды родов носток и анабена. С цианеями «сотрудничают» саговники и маленький водный папоротник азолля, который обитает в водоемах тропиков и субтропиков. В листьях этого папоротника живут азотфиксирующие цианобактерии из рода анабена. «Ковер» из папоротника, покрывающий воду, может накопить за год 1000 кг/га азота. Азоллю используют в агротехнике некоторых рисосеющих стран (Корея, Вьетнам, Индия, Китай), что увеличивает урожай на 20–40%. Способность азолли фиксировать азот была известна китайским земледельцам еще 2 тыс. лет назад.

Из цветковых с цианеями сотрудничает только род гуннера. Известны также случаи симбиоза цианей и мохообразных.

Эндوفитный симбиоз. В этом случае азотфиксирующие бактерии живут непосредственно в тканях растений. Поражают данные об эффективности такого симбиоза у сахарного тростника (*Saccharum*). Это высокопродуктивное растение полностью обеспечивает себя азотом, что позволяет без внесения экологически грязных азотных удобрений возделывать сахарный тростник на одном и том же поле до 80 лет.

Ассоциативная азотфиксация. В этом случае бактерии, фиксирующие азот, заселяют ризосферу (прилегающий к корню объем почвы), в которую поступают органические вещества – корневые выделения, частицы отмирающих корней и др. Наиболее высокая ассоциативная азотфиксация выявлена у высокопродуктивных тропических злаков (*Paspalum* и др.). В умеренной зоне этот вариант биологической азотфиксации дает 10–40 кг/га в год азота, что существенно ниже, чем при симбиотической азотфиксации. Однако этого достаточно, чтобы обеспечить азотом лесные экосистемы, в составе которых бобовые не играют большой роли.

Несимбиотическая азотфиксация. Фиксация азота автономно живущими микроорганизмами возможна в двух случаях.

В первом случае азотфиксаторами являются цианобактерии, обладающие способностью к фотосинтезу. Такой вариант азотфиксации широко представлен в экстремальных условиях Севера, где цианобактерии заселяют субстраты, освобождающиеся после таяния льдов под влиянием потепления климата. Таким образом, цианобактерии открывают сукцессии зарастания новых субстратов. В дальнейшем на смену им приходят лишайники, мхи, а затем и сосудистые растения.

Во втором случае для фиксации азота бактерии используют внешние источники органического вещества (отмершие части растений и др.). По гифам грибов этот азот также поступает к растениям. Такой вариант азотфиксации широко представлен в растительных сообществах умеренной зоны.

5.4. Отношения растений с микоризными грибами

Симбиоз (мутуализм) растений с грибами возник около 500 млн лет назад как адаптация к наземному образу жизни. Наличие микоризы установлена у первых наземных растений, таких как *Rhynia*. В результате этого симбиоза органические вещества поступают от растения к грибу, а минеральные – от гриба к растению. Микоризу образуют 44% мохообразных, 52% папоротников, 100% голосеменных и 85% цветковых (Онипченко, 2013). Немикоризными являются виды некоторых семейств (осоковые, капустные, гвоздичные, маревые и др.). Нет микоризы у растений, обитающих в водной среде, в экстремальных условиях арктических пустынь и злостных солончаков, а также у растений-нитрофилов, произрастающих на почвах, богатых азотом (их пример – *Urtica dioica*). Затраты растений на симбиоз с грибами достаточно высоки и могут составлять от 10 до 50% продукции фотосинтеза, но, как будет показано далее, такой симбиоз выгоден для растений.

Микоризы бывают двух типов – эндомикориза (везикулярно-арбускулярная микориза) и эктомикориза (чехольчатая микориза).

Эндомикориза. Этот тип микоризы чаще встречается у травяных растений (хотя в тропиках такая микориза бывает и у деревьев). При эндомикоризе мицелий гриба проникает в клетки корня и образует там древовидные тела – арбускулы. Арбускулы функционируют не более двух недель и перевариваются клеткой, и им на смену образуются новые арбускулы. Диаметр гифов эндомикоризных грибов составляет 2 мкм (корневые волоски – 10–20 мкм, тонкие корни – 100–500 мкм). Они густой сетью пронизывают почву: в 1 см³ может быть до 100 м гифов.

Эктомикориза. Этот тип микоризы характерен для деревьев. При эктомикоризе гифы гриба оплетают корни, в ее образовании большую роль играют агариковые грибы, которые имеют съедобные плодовые тела (подберезовики, подосиновики, белые грибы, масленок и др.). Как правило, в формировании микоризы одного вида деревьев принимает участие много

видов грибов. В Великобритании было показано, что с дубом черешчатым (*Quercus robur*) сотрудничает 55 видов грибов. Длина гифов микоризных грибов составляет до 8 тыс. м на 1 м корня. Однако затраты продуктов фотосинтеза дерева на образование 1 см микоризы в тысячу раз меньше, чем на образование корня той же длины.

Микоризные сети. Микоризные грибы образуют так называемые микоризные сети, которые связывают микоризы разных растений. По микоризной сети осуществляется горизонтальный перенос элементов минерального питания (ЭМП) и органических веществ от более сильных растений к более слабым. Однако, по последним данным, величина такого переноса незначительна, и, кроме того, эти «дотации» от растения-донора к растению-акцептору «застревают» в микоризе (Онипченко, 2013).

Роль микоризы в жизни растений. Эта роль очень велика. Микориза:

- обеспечивает растения ЭМП и водой;
- делает доступными малодоступные для растений соединения фосфора;
- защищает растения от патогенов;
- снижает поступление в корни растений тяжелых металлов;
- повышает устойчивость растений к стрессам засухи и засоления.

Конкурентные преимущества микоризных растений. Микоризные растения обладают конкурентными преимуществами над немикоризными растениями. К примеру, в ходе сукцессии на залежи смена немикоризных рудералов-однолетников микоризными многолетними видами естественных сообществ ускоряется тем, что выделения микоризы пагубно влияют на немикоризные растения.

5.5. Отношения растений с животными–опылителями

Животными опыляются 90% видов растений, остальные – ветром или самоопыляются.

Группы опылителей. 67% цветковых опыляются насекомыми, которые играют роль главных «почтальонов», переносящих пыльцу от одного растения к другому или от одного цветка к другому в пределах одного растения. Другой важной группой опылителей являются птицы. Общее число видов птиц, способных опылять цветки, превышает 2 тысячи. Особенно много опылителей среди колибри. Реже встречается опыление цветков млекопитающими. Опыляют цветки летучие мыши. Австралийские кенгуру опыляют кустарник из рода дриандра (они пьют обильный нектар, переходя от цветка к цветку). Высасывают нектар из цветков мелкие обезьяны и сумчатые летяги. Сумчатые сони и летучие собаки опыляют растения во время охоты за насекомыми, ночующими в цветках.

Особенности цветков, опыляемых разными группами опылителей. Цветки растений, опыляемых разными группами животных, различаются (Онипченко, 2013).

Цветки, опыляемые жуками, имеют тусклый или белый цвет, фруктовый или аминовидный запах, плоскую или шаровидную форму, обильную пыльцу, но не имеют нектара.

Цветки, опыляемые пчелами и шмелями, могут иметь разный цвет (но не чисто красный), душистый запах, трубчатую актиноморфную или зигоморфную форму, обильный нектар богат сахарами или гексозами.

Дневные бабочки опыляют цветки, которые чаще имеют розовый цвет, душистый запах, по форме цветки глубокие, часто со шпорцем. В нектаре высокое содержание сахаров.

Цветки, опыляемые птицами, чаще всего имеют красный цвет, но не имеют запаха. По форме цветки трубчатые, актиноморфные или зигоморфные, часто подвешенные. Нектар обильный и богат сахарами.

Цветки, опыляемые летучими мышами ночью имеют тускло-коричневый, бледный, часто зеленый цвет, затхлый запах. По форме цветки плоские или глубоко-трубчатые, расположены на ветвях или стволах, часто с обильной пыльцой, актиноморфные. Нектар богат гексозами.

Роль размера цветка. Цветковым растениям приходится «решать задачу» – какие цветки выгоднее? Мелкие цветки с малым количеством нектара выгодны, так как не требуют больших затрат пластических веществ на их формирование, но такие цветки могут не привлечь опылителей. При крупных цветках с обильным нектаром повышается вероятность гейтоногамии, т.е. опыления в пределах одной особи. В целом узкая специализация насекомых-опылителей невыгодна растениям, так как велика опасность того, что цветки не будут опылены. Особенно опасна узкая специализация опылителей для растений сообществ, формирующихся в условиях сильного антропогенного влияния, которое обедняет состав энтомофауны. Именно поэтому в таких сообществах много сложноцветных, которые опыляются широким спектром животных-опылителей (или ветром).

При интенсивном поедании фитофагами у растений уменьшается размер цветков и ухудшается качество пыльцы, что приводит к снижению эффективности опыления.

5.6. Отношения растений с животными–распространителями плодов и семян

Из всех агентов, распространяющих диаспоры, животные являются самыми важными (роль ветра, воды и человека значительно ниже).

Основные варианты зоохории:

эндозоохория – распространение диаспор после прохождения через пищеварительную систему животного;

эпизоохория – распространение диаспор, прикрепляющихся к покровам животного;

синзоохория – «попутное» распространение диаспор при создании пищевых запасов.

Рассмотрим основные группы животных, распространяющих диаспоры.

Муравьи. Распространение диаспор муравьями называется мирмекохорией (от гр. *myrmex* – муравей). Как считала Р.Е. Левина, мирмекохория является наиболее прогрессивной формой зоохории. Мирмекохорные диаспоры специализированы: защищены от повреждений прочным покровом и снабжены специальной приманкой для муравьев. Приманкой служат элайосомы – сочные придатки, богатые маслом и другими питательными веществами. Муравьи привлекаются к диаспорам летучими аттрактантами, выделяющимися из элайосом (рис. 18).

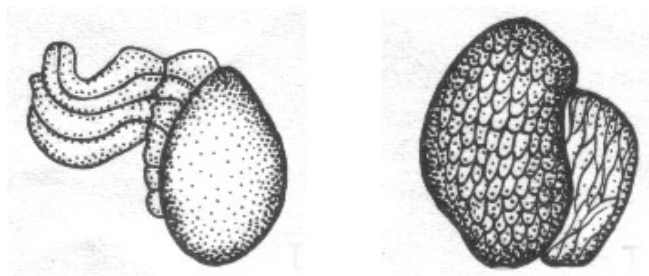


Рис. 18. Примеры мирмекохорных семян:
слева – семя фиалки волосистой (*Viola hirta*),
справа – семя чистотела (*Chelidonium majus*)

Растения-мирмекохоры рано цветут, и осыпание семян происходит в период, когда муравьи откармливают своих личинок (в начале лета). Многие мирмекохоры имеют слабые поникающие или лежащие стебли, что облегчает муравьям растаскивание диаспор.

Во флоре средней полосы России мирмекохорами являются в основном низкие лесные травы, например, виды родов фиалка (*Viola*) и пролеска (*Scilla*), чистотел большой (*Chelidonium majus*), перловник поникший (*Melica nutans*), печеночница благородная (*Hepatica nobilis*), копытень европейский (*Asarum europaeum*) и др.

Птицы. При орнитохории диаспоры могут распространяться эндозоохорно и эпизоохорно.

Прохождение диаспор по желудочно-кишечному тракту птиц не наносит вреда семенам, а в некоторых случаях даже повышает их всхожесть. Для привлечения птиц плоды растений имеют яркий цвет, причем особенно «нравится» птицам оранжевый цвет плодов. Эндозоохория может сочетаться с синзоохорией: семена из экскрементов птиц могут растаскиваться мелкими грызунами. Весьма интересны данные о регулировании растениями времени поедания плодов птицами. В молодых плодах содержатся токсины, которые делают их невкусными. При созревании плодов эти токсины разрушаются, и плоды становятся привлекательными для птиц.

При эпизоохории птицы с илом переносят на лапах семена прибрежно-водных растений, чем объясняется быстрое заселение этими растениями изолированных водоемов.

Млекопитающие. Фитофаги при поедании растений поглощают много семян, которые без повреждения проходят через их желудочно-кишечный

тракт. У белохвостого оленя (доминирующий вид копытных на северо-востоке США) в течение года в помете были обнаружены семена 70 видов растений. Причем из одной «порции» помета прорастали семена не менее 30 видов растений. При этом большинство семян транспортировалось оленем на расстояние более 100 м, но 30% семян – на расстояние более 1 км.

По данным О.И. Евстигнеева (2010), в лесных сообществах Восточной Европы мышевидные грызуны перемещают семена на расстояние 10–20 м, мелкие птицы (синицы, поползень) – на 50–100 м, птицы средних размеров (сойка, кедровка) – на 100–300 м. Копытные (лось, косуля, олень) могут распространять семена в радиусе 500–1000 м. Обеднение лесной фауны в результате интенсивного охотничьего промысла уменьшает число агентов для доставки семян, что приводит к снижению видового богатства растительных сообществ.

Большую роль в расселении растений играют домашние животные. Так, коровы могут распространять до 300 тыс. семян в день (на 1 дм² пастбища может поступать до 40 семян).

Семена могут распространяться также рыбами и рептилиями. В Амазонии было выявлено 32 вида растений, семена которых эндозоохорно распространяются рыбами. Распространяют семена ящерицы, черепахи и крокодилы.

5.7. Отношения растений с патогенами

Консортиями растений являются разнообразные группы патогенов (вирусы, бактерии, грибы, беспозвоночные), а также растения – паразиты и полупаразиты. Эти консорты связаны с авторофными растениями отношениями эксплуатации «хозяин – паразит».

В растительном сообществе патогены регулируют численность популяций растений (особенно доминантов), что способствует повышению видового богатства.

Экологическое равновесие в паре «растение – патоген». В естественных сообществах растения и патогены связаны отношениями экологического равновесия. В отличие от отношений «растение – фитофаг», в этом случае равновесие регулируется за счет иммунного ответа растений-хозяев, участие видов третьего звена пищевой цепи не требуется. Однако если человек переносит виды-паразиты в районы, где у их потенциальных хозяев отсутствует иммунный ответ, то экологическое равновесие не формируется. Популяции хозяев подавляются патогенами и вообще могут погибнуть.

Последствие заноса патогена в районы, где потенциальные хозяева не имеют иммунной защиты от него. В начале XX века в США из Китая вместе с интродуцированным каштаном китайским (*Castanea chinensis*) был завезен паразитический гриб *Endonthia parasitica*. Гриб в течение 50 лет практически уничтожил каштан зубчатый (*Castanea dentata*), который был широко распространенным доминантом широколиственных лесов США.

Гибель каштана ускорилась тем, что ослабленные паразитом растения проигрывали в конкуренции с другими доминантами лесов, не подвергающимися влиянию патогена – дубами, кариями и др. В результате этой самой крупной ботанической катастрофы двадцатого столетия погибло 3,5 млрд деревьев.

5.8. Отношения растений с животными-землероями

Животные-землерои являются не только фитофагами, но и играют большую роль как средообразователи для растений. В эту группу консортов входят в основном мелкие млекопитающие и дождевые черви.

Грызуны-землерои. Они оказывают большое влияние на состав растительных сообществ, так как повышают их видовое богатство за счет создания вокруг нор «островков залежей», на которых поселяются различные рудеральные растения. Особенно много мелких млекопитающих-землероев в степной зоне, где им, кроме как в землю, некуда спрятаться. Если в тайге или широколиственном лесу число входных отверстий в норы (каждая нора может иметь несколько входов) может оставлять 500–1000 на 1 га, то в степной зоне – от 2 до 7,5 тысяч (Мордкович, 2014).

Иногда при массовом размножении грызуны-землерои могут изменять облик растительного сообщества. Так, в ковыльных степях Монголии при массовом размножении полевка Брандта выедает надземные побеги ковылей, что приводит к разрастанию корневищного злака востреца. После снижения численности полевки Брандта под влиянием эпизоотий ковыли восстанавливаются из сохранившихся почек на дерновинах.

Кроме грызунов, «копателями» являются кроты, лисы и дикобразы. Все «землекопы» имеют сильные мышцы, так как для перемещения под землей нужно затратить сил в 300–600 раз больше, чем для преодоления такого же пространства по поверхности.

Роль дождевых червей. Большую роль в жизни почвы играют дождевые черви. Одним из первых об этом сообщил Ч. Дарвин, который уже в 1880-е гг. писал о «растительном слое», полностью покрывающем любую почву в умеренном климате. «Растительный слой» состоит из экскрементов (копролитов) дождевых червей, которые механически и химически перерабатывают растительные остатки и создают гумус. Дарвин считал, что поверхностный слой почвы не раз прошел через «кишечные каналы» дождевых червей. В агрегатах, созданных червями, выше содержание гумуса, в них содержится в 10 раз больше калия и азота, чем в среднем в почве, и, кроме того, они отличаются водопрочностью.

Черви формируют агрегаты не «в одиночку», а при участии многочисленных микроорганизмов, населяющих их кишечный тракт. М.В. Бобровский (2010) подчеркивает, что экологическое значение имеет роющая роль дождевых червей, которые прокладывают в почве ходы. Благодаря агрегатам и ходам червей, увеличивается проницаемость почвы

для дождевых вод, и уменьшается поверхностный сток, способный вызвать эрозию почвы. Черви не только улучшают структуру почвы, но и переносят мелкие семена растений, особенно часто – семена орхидных.

5.9. Роль животных-инженеров

Инженерами называются животные, которые изменяют условия среды в растительном сообществе. Наиболее «знаменитые» инженеры – бобры, деятельность которых вызывает циклические экологические сукцессии растительности. Плотины, сооружаемые бобрами, могут повышать уровень воды в реке на 1 м и более, что вызывает затопление пойменных сообществ и повышение уровня грунтовых вод. В результате мезофитные виды деревьев и кустарников (вяз, липа, береза и др.) усыхают, а им на смену приходят виды родов ива, тополь и ольха. После выедания кормовой базы бобры уходят, плотина разрушается, и постепенно восстанавливается исходный растительный покров. Продолжительность цикла – около 100 лет.

Под влиянием роющей деятельности кабанов возникают порою площадью несколько десятков метров, на которых формируются сообщества из луговых и рудеральных видов. Видовое богатство этих сообществ в 2–3 раза выше, чем окружающих их лесных сообществ.

Мышевидные грызуны могут улучшать условия среды для растений в степях. В саваннах Африки «островки плодородия», остающиеся после разрушения термитников, являются важным фактором повышения видового богатства растительных сообществ. В засоленных саваннах Западного Уругвая «гнезда» одного из видов муравьев повышают плодородие почвы и способствуют разрастанию кустарников.

О.В. Смирнова (2006) считает, что крупные фитофаги «мамонтной свиты» (мамонт, носорог, бизон и др.) вплоть до начала неолита, когда они были уничтожены человеком, в лесах Восточной Европы формировали у водоемов поляны. На этих полянах возникали богатовидовые луговые и лугово-степные растительные сообщества. После исчезновения этих фитофагов древесный полог сомкнулся, что привело к снижению числа видов.

5.10. Сложные формы мутуализма растений с животными. Муравьиные деревья

В природе наблюдаются и сложные отношения мутуализма растений и животных. Примером таких взаимоотношений являются отношения растений и муравьев.

В общей сложности известно около 3 тысяч видов растений из 80 семейств, с которыми сотрудничают муравьи. Появилось даже понятие «муравьиные деревья», которым обозначаются многочисленные варианты мутуализма муравьев и деревьев тропических лесов. В этом биоме муравьи

играют роль главного зоофага, контролирующего популяции основных фитофагов и детритофагов – термитов.

Муравьи охраняют деревья от фитофагов и питаются либо специальными комочками питательных веществ, выделяемых деревьями, либо обитающими на деревьях тлями.

Деревья извлекают из этого сотрудничества двойную пользу, так как, с одной стороны, защищены от муравьев-листорезов и других прожорливых фитофагов (личинок, гусениц, слизней, жуков-точильщиков), а с другой – получают дополнительные элементы минерального питания из детрита, накапливающегося в муравьиных гнездах (часто в гнездо проникает воздушный корень дерева).

Муравьи устраивают свои жилища внутри стволов, ветвей, листьев или заселяют лианы, которые обвивают «муравьиное дерево». У южноамериканской цекропии муравьи живут в полых стеблях, у видов рода акация – в колючках. Целые галереи ходов создают муравьи в стволах дерева макаранга, причем, семья муравьев каждого дерева распознает своих членов по запаху и не допускает представителей семей, живущих на других деревьях.

Исследованы многие виды лиан, на которых живут муравьи. Наиболее известная из них – дишидиа: жилища муравьев на листьях этой лианы напоминают кувшинчики.

Сравнительно недавно стало известно о паразитических отношениях муравьев с одним из видов тропических деревьев Амазонии – *Duroia hirsuta*. Обычно тропические леса отличаются очень высоким видовым богатством – на одном гектаре можно насчитать десятки и даже сотни видов деревьев. Однако местное население давно знало о «чертовых садах», где растет только *Duroia*. Оказалось, что «садоводами» являются муравьи, которые живут в полостях стеблей дерева и, чтобы жилищ было больше, уничтожают все другие виды деревьев, впрыскивая в жилки листьев муравьиную кислоту, которая действует как сильный гербицид.

В Австралии муравьи играют большую роль для сохранения растений при пожарах: они затаскивают семена в почву, где они защищены от огня.

В заключение главы подчеркнем, что растительное сообщество является блоком продуцентов экосистемы, который дает вещество и энергию всем гетеротрофным участникам экосистемного процесса. Экологическое равновесие («экономия природы» по К. Линнею), которое складывается между растениями и их консортами в естественных экосистемах, является подвижным. Численность растений и их консортов в разные годы (и даже в разные сезоны одного года) может меняться, но эти колебания численности ограничены определенными пределами и происходят вокруг неких средних значений.

Сохранение систем консортивных связей в экосистемах является одной из задач сохранения биологического разнообразия – ключевой проблемы XXI века.

Вопросы для контроля усвоения материала главы 5

1. Раскройте содержание понятия «консорция».
2. Расскажите о способах защиты растений от поедания фитофагами.
3. Какую роль в регулировании отношений «растение – фитофаг» играет третье звено пищевой цепи?
4. Приведите примеры последствий влияния на растительные сообщества исключения фитофагов.
5. Охарактеризуйте роль биологической азотфиксации в жизни растений.
6. Назовите варианты биологической азотфиксации.
7. Перечислите группы микроорганизмов, участвующих в азотфиксации.
8. Расскажите о ризобиальном симбиозе.
9. Что такое «актинориза»?
10. Какие роды микроорганизмов участвуют в цианобактерильном симбиозе?
11. Приведите пример растения с эндофитным симбиозом с азотфиксирующими бактериями.
12. Расскажите о роли ассоциативной азотфиксации в экосистемах.
13. Что такое «несимбиотическая азотфиксация»?
14. Перечислите систематические группы растений, способные формировать симбиоз с микоризными грибами?
15. Как велики затраты растений на симбиоз с микоризными грибами?
16. Расскажите об эндомикоризе.
17. Расскажите об эктомикоризе.
18. Какую роль играет микориза в жизни растений?
19. Перечислите основные группы животных-опылителей.
20. В чем заключаются «плюсы» и «минусы» узкой и широкой специализации растений к опылителям?
21. Какие варианты зоохории вы знаете?
22. Расскажите о роли мирмекохории в жизни растений.
23. Расскажите о роли птиц в распространении диаспор растений.
24. Расскажите о роли млекопитающих в распространении диаспор растений.
25. Какую роль играют патогены в растительных сообществах?
26. Приведите пример последствий влияния на растения заноса чужеродных патогенов.
27. Перечислите группы животных, которые относятся к землероям.
28. Какую роль в жизни растений играют дождевые черви?
29. Приведите примеры влияния на растительные сообщества животных-инженеров.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ВИДА

Понятие экологической ниши является одним из важнейших в современной экологии. Сложность этого понятия является причиной отсутствия его точного определения. Крупный американский эколог Э. Пианка (1981) писал о том, что если бы можно было дать точное определение ниши, то экологию можно было бы считать наукой о нишах.

Выдающийся американский эколог Ю. Одум (1986) сравнил экологическую нишу с «профессией вида в экосистеме». Если рассматривать экосистему как совокупность организмов и условий среды, в результате деятельности которых производится биологическая продукция, то «профессия» каждого вида будет определяться тем, из какого материала, в какое время, на какой территории, какое органическое вещество он производит и кто потребляет это вещество.

6.1. История концепции экологической ниши

Понятие ниши пришло в экологию из зоологии, где оно было развито работами Дж. Гринела (Grinnel, 1904), Ч. Элтона (Elton, 1927), Г. Хатчинсона (Hutchinson, 1978) и др. Поскольку экологическая ниша определяется большим числом факторов, Г. Хатчинсон рассмотрел нишу как многомерное явление.

Понимание ниши применительно к животным достаточно простое, так как различия роли их популяций в экосистеме очевидны: разные животные питаются разной пищей и занимают разные территории. У растений один тип пищи: водный раствор минеральных веществ, углекислый газ и солнечный свет. Поэтому до начала 1960-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось. Однако постепенно оно стало обычным в синэкологии растений, так как одинаковые ресурсы разные виды растений используют по-разному.

Т.А. Работнов (1995) считал, что истоки представлений о нише у растений лежат в работах Л.Г. Раменского. В статье «Основные закономерности растительного покрова» (Раменский, 1924) он писал: «Все наши учеты смен убеждают в том, что травянистая растительность сложно, как гетерогенная система, реагирует на аномалии условий. При этом каждое растение выполняет свою особую роль: одни виды рассчитаны, так сказать, на годы вымокания, другие – на годы засухи, третьи – на благоприятные умеренные годы (*Poa trivialis*), четвертые – на смежные годы резко контрастного увлажнения (влажные после засухи – *Agropyron repens*). Одни виды становые, образуют устойчивый скелет ценозов, другие выполняют освобождающиеся промежутки. Различные виды проявляют в сменах свою неповторяемую экологическую индивидуальность и самую различную

степень косности либо подвижности (вегетативной и семенной – налетные малолетники)» (цит. по: Раменский, 1971, с.30).

Д. Тилман (Tilman, 1988) пишет о том, что каждый вид растений имеет «свой тип питания».

6.2. Признаки экологической ниши у растений

Понятие ниши имеет две особенности: с одной стороны, ниша – это свойство вида, определяемое его генетическими характеристиками, а с другой – это то экологическое пространство, которое вид занимает в экосистеме. Рассмотрим экологические факторы и свойства растений, которые позволяют проявлять им различия «профессий» в сообществе и экосистеме.

Разный тип распределения корневых систем. Мы уже упоминали об уникальных сообществах из *Phragmites australis* и *Haloxylon ammodendron* в пустыне Гоби. Первый вид – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8–10 м, а второй – типичное пустынное дерево с более мелким укоренением в сухих горизонтах почвы.

На рис. 19 показано распределение корневых систем растений степного сообщества.

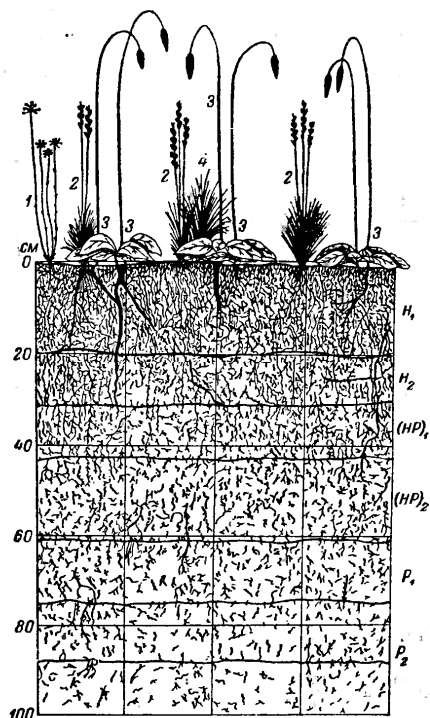


Рис. 19. Участок степного растительного сообщества с полностью изображенной надземной и подземной частями (слева указана глубина, справа – почвенные горизонты; по М.С. Шалыту, 1960)

В сообществах пойменных лугов Башкортостана вместе произрастают глубокоукореняющиеся люцерна серповидная (*Medicago falcata*) и щавель конский (*Rumex confertus*), а остальные виды этих сообществ имеют неглубокое укоренение в слое до 50 см.

Разное время вегетации. В состав растительных сообществ входят виды с разными феноритмотипами, т.е. различающиеся по сезонному развитию. В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и цветение в разное время снижает конкуренцию. Дифференциация экологических ниш по оси сезонного развития хорошо отражается фенологическими спектрами – фигурами, которые показывают фенологические ритмы видов, составляющих растительное сообщество.

На рис. 20 приведен фенологический спектр степного растительного сообщества на территории Башкирского государственного заповедника (по данным Т.В. Жирновой). Из рисунка видно, что в апреле-мае цветут осока гвоздичная (*Carex caryophylla*), лапчатка неблестящая (*Potentilla impolita*) и бурачок извилистый (*Alyssum tortuosum*). Основная часть видов степного сообщества цветет в июне. В июле зацветают вероника колосистая (*Veronica spicata*) и мордовник курчавый (*Echinops ritro*). Весьма характерно, что некоторые виды – бурачок извилистый и истод хохлатый – повторно цветут в сентябре, т.е. они используют ресурсы влаги в то время, когда остальные виды переходят в состояние покоя и уровень конкуренции за этот ресурс снижается. Такой перерыв вегетации в сухое время лета является особенностью степных растительных сообществ.

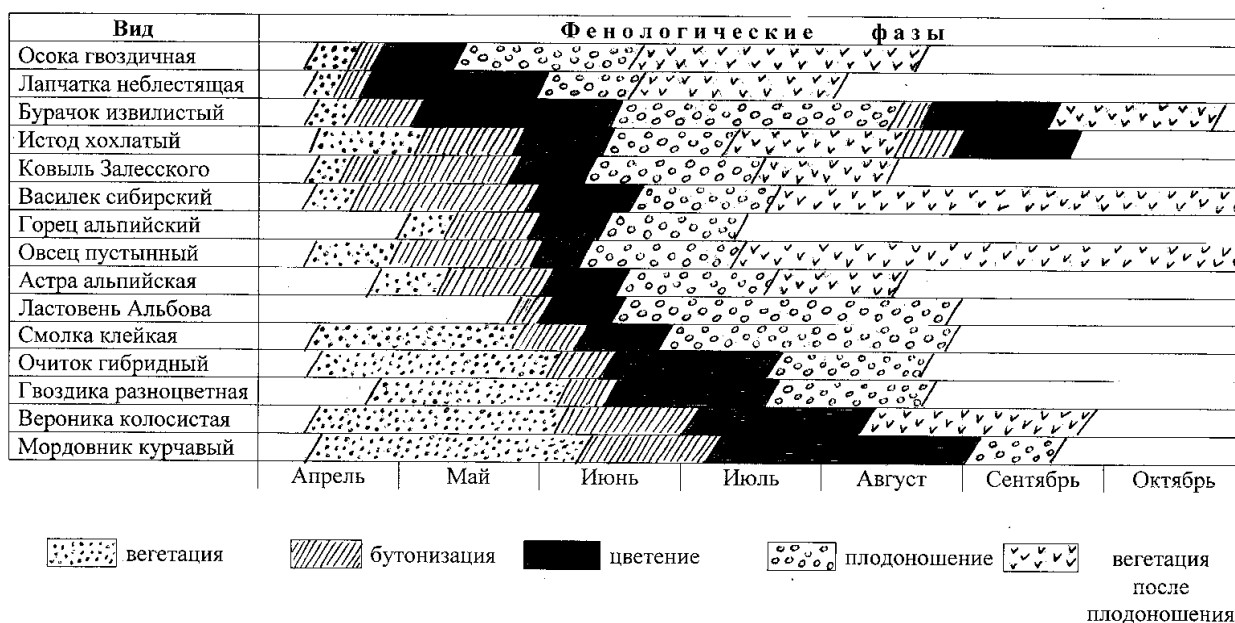


Рис. 20. Фенологический спектр степного сообщества (Башкирский государственный заповедник, по Т.В. Жирновой)

Разная требовательность к свету. В лесном сообществе одни виды приурочены к затененным местам (*Asarum europaeum*, *Paris quadrifolia*), а другие – к светлым прогалинам (*Dactylis glomerata*). Виды подлеска (*Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

На рис. 21 показано изменение освещенности в разных ярусах леса. Для разных видов деревьев, кустарников, трав необходимо разное количество света.

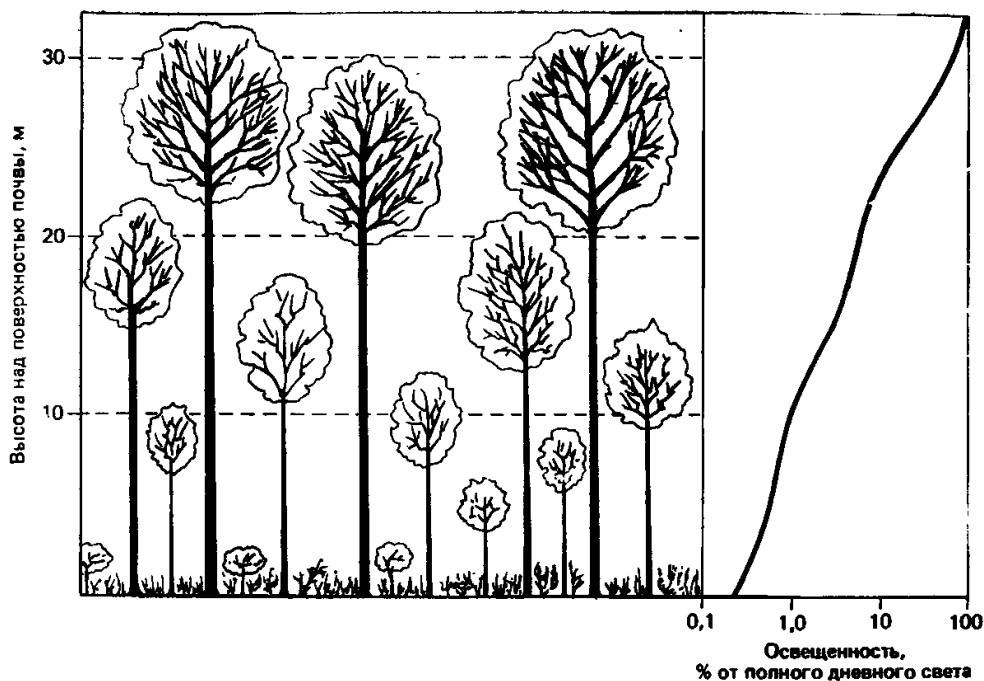


Рис. 21. Ярусность и условия освещения в лесном сообществе (по Р. Уиттекеру, 1980) .

Разная требовательность к элементам минерального питания. Бобовые могут практически не получать азота из почвы, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии, снабжающие их азотом. По этой причине для бобовых растений содержание в почве азота не имеет значения, им необходимы фосфор, калий и микроэлементы. Злакам и видам разнотравья необходим минеральный азот.

Различия по составу консортов. Растения различаются по взаимоотношениям с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами.

Все это позволяет дать следующее определение экологической ниши у растений.

Экологическая ниша растения – это совокупность занимаемого им пространства, потребностей в ресурсах, временного ритма «работы по профессии», а также отношений с консортами.

Экологические ниши видов растений перекрыты, и потому пространство ниш видов растительного сообщества не может быть рассмотрено как подобие плода граната, который состоит из зернышек, изолированных друг от друга. В перекрытии ниш растений по разным градиентам – суть концепции континуума в растительности (см. Предисловие).

Т.А. Работнов (1995) подчеркивал, что экологические ниши растений при сходстве в наземной части пространства могут быть дифференцированы в почвенной части, и наоборот.

6.3. Фундаментальная и реализованная ниши

Для понимания природы растительных сообществ важное значение имеет различие фундаментальных и реализованных ниш.

Фундаментальная ниша – это ниша, которую может занять популяция взрослых растений при отсутствии конкуренции, она обусловлена генетически.

Реализованная ниша – это часть фундаментальной ниши, которую занимает популяция при наличии конкуренции с прочими видами.

Фундаментальные ниши, как правило, широкие, и в ботанических садах при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения из разных районов земного шара. Но они нуждаются в защите от более конкурентоспособных в данных условиях видов местной флоры. Фундаментальную нишу занимают декоративные растения на садовых участках и культурные растения в посевах, где человек защищает их от сорных растений.

Различия фундаментальных и реализованных ниш видов растений было подтверждено в целом ряде экспериментов.

Опыты Х. Элленберга (Ellenberg, 1954) по удобрению лугов. Классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш, являются опыты по удобрению естественных луговых сообществ и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти фитоценозы.

При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов полевица тонкая (*Agrostis tenuis*), овсяница красная (*Festuca rubra*) и душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*). Их замещают и разрастаются бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое виды-эутрофы – ежа сборная (*Dactylis glomerata*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*) и пырей ползучий (*Elytrigia repens*).

Однако и полевица тонкая, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно отзываются на внесенные удобрения, и их урожайность увеличивается в 2–4 раза. Причины этого явления заключаются

в том, что при отсутствии конкуренции виды бедных лесных почв хорошо растут в условиях богатого минерального питания, а при наличии конкуренции они вытесняются злаками богатых почв. То есть их фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные почвы, на которых они, вследствие биологических и экологических особенностей, являются сильными конкурентами.

Опыты А.В. Прозоровского (1940) по изучению экологии степных видов. Степные злаки – ковыли (р. *Stipa*) и типчаки (*Festuca valesiaca* и др.) в чистом посеве при поливе дают урожай выше, чем на сухом степном черноземе. Реализованная ниша этих злаков охватывает условия засушливой степной зоны, где выжить им помогает адаптивный синдром ксерофитов – мощная корневая система, узкие листья, опушение и другие приспособления для экономного расходования воды. Однако фундаментальная ниша этих видов охватывает и сухие, и хорошо увлажненные почвы. По этой причине при отсутствии конкуренции степные злаки хорошо растут при обильном увлажнении, а в природе в таких условиях они не встречаются, так как не выдерживают конкуренции с приспособленными к этому режиму увлажнения луговыми видами.

Эксперименты В.Г. Онопченко (2013) по изучению экологических ниш высокогорных растений. Интересный пример, иллюстрирующий различия фундаментальных и реализованных ниш в высокогорной растительности Кавказа, приводит В.Г. Онопченко. Растения экстремальных условий лишайниковых пустошей и снежников (вегетационный период у этих сообществ ограничивается двумя месяцами) при пересадке в более благоприятные условия альпийских лугов и защите от конкуренции резко увеличивали свои размеры, так как их фундаментальная ниша охватывает и благоприятные условия. В экстремальных условиях лежит их реализованная ниша, в которую они из более благоприятных экотопов «выдавливаются» конкурентами.

Эксперименты по изучению экологии видов пустынь Монголии (Казанцева, 2009). Интересны результаты экспериментов по выявлению влияния полива и минеральных удобрений на растения пустынь и пустынных степей Монголии (количество осадков около 100 мм/год). Разные доминанты этих сообществ по-разному реагируют на улучшение условий увлажнения и минерального питания. У дерновинного злака ковыля гобийского (*Stipa gobica*) биологическая продукция увеличилась в 5–7 раз, а у кустарничка анабазиса (*Anabasis brevifolia*) она практически не изменилась.

С позиции концепции экологической ниши, выявленные закономерности можно объяснить следующим образом. *Anabasis brevifolia* – пустынный вид, пациент (см. главу 7), у которого реализованная ниша совпадает с узкой фундаментальной нишей. Этот кустарничек не может адаптироваться к условиям резкого увеличения количества почвенных ресурсов. *Stipa gobica* – степной вид, заходящий в пустынные степи южным крылом своего ареала. Его фундаментальная ниша по градиенту увлажнения

шире, чем у *Anabasis brevifolia*, и при улучшении условий он может расширять объем реализованной ниши и соответственно повышать уровень биологической продукции.

Соотношение объемов фундаментальной и реализованной ниш является одной из важных составляющих стратегий растений (см. раздел 7.2).

6.4. Регенерационная ниша

Регенерационная ниша (Grubb, 1985) – это набор условий, позволяющий войти в растительное сообщество новому генету.

Примеры регенерационных ниш растений в естественных сообществах. Регенерационная ниша тополей и ив включает свежие влажные отложения аллювия вдоль берега реки. Если на аллювии сформируется травяной покров, то легкие семена этих растений не смогут достигнуть почвы и прорасти.

Размер семян определяет характер регенерационной ниши в тропических лесах (Lusk, 1995): крупносемянные виды растений приживаются на минеральной почве, а мелкосемянные – на разложившейся древесине.

Исследования, выполненные в парке Крюгер (северо-восток ЮАР, Pettit, Naiman, 2006) показали, что возобновление деревьев после бурных паводков происходит на кучах бурелома, которые играют роль регенерационных ниш. Возобновление деревьев между скоплениями бурелома отмечается крайне редко. В скоплениях бурелома наблюдается более устойчивый режим увлажнения и обеспечения элементами минерального питания. Кроме того, в этих микросайтах проростки деревьев лучше защищены от фитофагов.

Вклад представлений о регенерационной нише в синэкологию культурных растений. Представления о регенерационной нише имеют значение для сельскохозяйственной экологии. Человек создает регенерационные ниши, когда проводит обработку почвы перед посевом культурных растений. Чтобы обогатить состав естественного луга подсевом ценных кормовых злаков и бобовых, регенерационные ниши создаются путем дискования дернины, при котором образуются участки, свободные от растений. Подсеянные виды закрепляются в регенерационных нишах и длительное время выдерживают конкуренцию с имеющимися в травостое видами.

В заключение главы отметим, что концепция экологической ниши является важной составляющей теории синэкологии растений. За счет дифференциации ниш может снижаться уровень конкуренции в растительных сообществах, повышаться их устойчивость, продуктивность и видовое богатство.

Вопросы для контроля усвоения материала главы 6

1. Расскажите об истории становления концепции экологической ниши.
2. Какие признаки характеризуют экологическую нишу растений?
3. В чем заключаются различия фундаментальной и экологической ниши растений?
4. Расскажите об экспериментах, которые позволили обосновать различия фундаментальной и реализованной экологических ниш.
5. Что такое «регенерационная ниша»?
6. Какое значение имеют представления о регенерационной нише для агроэкологии?

ГЛАВА 7. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ

Эколого-фитоценотическая стратегия вида является его интегральной эколого-биологической характеристикой, которая отражает способ выживания в условиях разных экотопов, разных растительных сообществ и разных режимов влияния экзогенных нарушающих воздействий.

Знание стратегий видов и учет соотношения числа видов с разными стратегиями в растительных сообществах (стратегический спектр) лежит в основе различения моделей организации этих сообществ (см. раздел 2.1).

Тип стратегии отражает наиболее общие характеристики вида, объясняющие способ его выживания. Термин «стратегия» первоначально появился в экологии животных в 1950-е годы и лишь в 1970-е годы начал использоваться в синэкологии растений. Однако, как это часто бывает в науке, содержание этого понятия намного опередило появление термина.

7.1. Типы стратегий по Макклиоду – Пианке

Первым исследователем стратегий растений, видимо, был Дж. Макклиод (McLeod, 1884; по: Hermy, Stieperaere, 1985), который разделил их по способу выживания на «пролетариев» и «капиталистов». Эти названия типов поведения были данью моде (в этот период в Европе получил распространение марксизм), тем не менее, оказались удачными.

Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят под зиму с капиталом фитомассы многолетних тканей древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр.

Растения-пролетарии, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без «капитала», так как основную энергию затрачивают на размножение.

В дальнейшем Дж. Харпер (Harper, 1973) показал, что популяции растений-«пролетариев» являются «оппортунистическими»: регуляция их плотности происходит без самоизреживания за счет пластичности.

Макклиод отметил, что «пролетарии» – это, как правило, ветроопыляемые растения, а «капиталисты» – насекомоопыляемые. Эти критерии различения двух типов стратегий были заданы Макклиодом чрезмерно жестко, так как имеется значительное число «капиталистов» с ветроопылением (хвойные, ковыли в степях и др.) и, наоборот, часть «пролетариев» опыляется насекомыми (сорные и рудеральные виды из семейства Brassicaceae). Тем не менее, именно ветроопыление большинства рудеральных растений позволяет им заселять антропогенно нарушенные местообитания, где состав насекомых-опылителей может быть бедным.

Спустя восемь десятилетий, Р. Макартур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) переоткрыли типы стратегий Маклиода. Они описали их как результат двух типов отбора у видов: r-отбора и K-отбора.

Позднее представления об этих типах отбора дополнил Э. Пианка (1981): r-отбор – это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение, а K-отбор – на поддержание жизни взрослого организма.

Несмотря на то, что стратегии r-отбора и K-отбора были разработаны для животных, они в целом соответствовали стратегиям растений – «пролетариям» и «капиталистам».

Э. Пианка подчеркнул, что «мир раскрашен не только в черное и белое», в природе преобладают «серые тона» (организмы с переходными между r- и K- типами стратегий). Это дало основание называть одномерную классификацию стратегий по инициальной и финальной стадии ее развития «системой Маклиода – Пианки» (Миркин, Наумова, 2014).

Таким образом, система стратегий растений Маклиода – Пианки основывается на учете одного фактора: роли репродуктивного усилия в выживании.

«Пролетарии» образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда какая-то часть семян попадает в благоприятные условия (нарушенные местообитания с ослабленным режимом конкуренции).

«Капиталисты» тратят меньше сил на репродуктивное усилие и выживают за счет того, что имеют зимующие (переннирующие) органы с запасом органических веществ, что позволяет им переживать неблагоприятные условия. Как многолетники, они многократно дают потомство.

Растения с переходным типом стратегии, например, многолетние луговые травы, характеризуются достаточно высокой плодовитостью и умеренной долей массы зимующих органов.

7.2. Типы стратегий по Раменскому – Грайму

Переоткрытие типов стратегий Маклиода экологами Р. Макартомуром и Дж. Уилсоном иллюстрирует особенность развития науки, в которой часто сходные идеи возникают независимо у разных исследователей и затем объединяются в общую научную концепцию. Эта закономерность развития науки проявилась при независимом открытии Л.Г. Раменским и Дж. Ф. Граймом другой системы типов стратегий растений. Эта система отражает не только адаптации растений к условиям разной степени благоприятности среды, но и возможности выживания при разной степени нарушенности местообитаний. Она получила название системы Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма.

Л.Г. Раменский (1938) разделил виды растений на три «ценобиотических типа» (к этому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов):

виоленты – конкурентно мощные растения, «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды» (с. 379);

пациенты «в борьбе за существование... берут не энергией жизнеспособности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным» (с. 379);

эксплеренты «имеют очень низкую конкурентную мощност, но зато способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они вытесняются последними» (с. 380).

Раменский образно назвал виоленты – львами, пациенты – верблюдами, эксплеренты – шакалами.

Система Раменского, к сожалению, осталась практически незамеченной зарубежной научной общественностью, зато на долю переоткрывшего те же стратегии Дж.Ф. Грайма (Grime, 1979; Grime et al., 1988) выпал большой успех. В отличие от Раменского, посвятившему своим «ценобиотическим типам» всего несколько страниц, Грайм свою систему сделал предметом детального обсуждения в двух цитированных монографиях. Эту систему стратегий растений называют системой Раменского–Грайма (Миркин, Наумова, 2014).

Система типов стратегий Раменского–Грайма двумерна: типы стратегий отражают отношение растений к двум факторам – к благоприятности условий местообитания и к нарушениям.

На рис. 22 показана эта система типов стратегий в виде «треугольника Грайма». Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные, вторичные, типы.

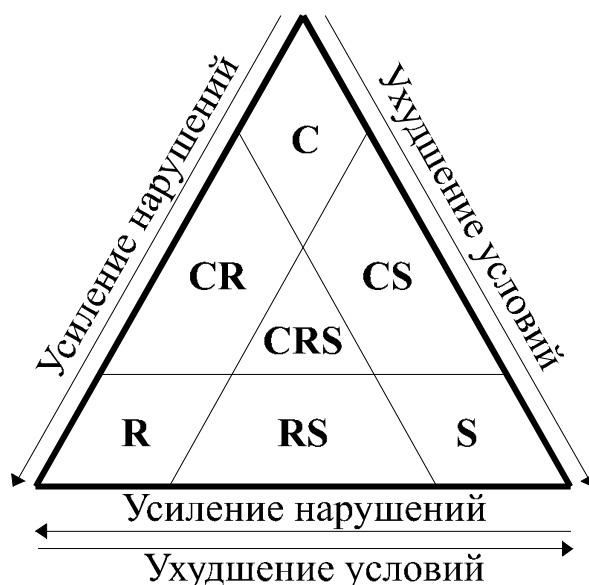


Рис. 22. Система типов стратегий растений Л.Г. Раменского–Дж.Ф. Грайма (пояснения в тексте)

7.3. Первичные типы стратегий

Первичные типы стратегий соответствуют биоценотическим типам Л.Г. Раменского. Обсудим особенности разных типов первичных стратегий растений.

7.3.1. Виоленты

Тип С (от англ. competitor – конкурент) – виолент, силовик, «лев». Это мощные растения, чаще деревья, кустарники или высокие травы. Эти виды держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы местообитаний. Виоленты всегда являются абсолютными доминантами в растительных сообществах, и примесь других видов незначительна. У виолентов реализованная и фундаментальная ниши (см. раздел 6.3) совпадают, так как эти растения настолько сильны, что находятся вне конкуренции с другими претендентами на эту нишу.

Пример деревьев виолентов – бук (*Fagus*). В буковых лесах, распространенных в Крыму, Карпатах, на Кавказе, под пологом деревьев сумрачно и почти нет трав и кустарников (такие леса называют мертвопокровными).

Примеры трав-виолентов – канареечник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea*) в прирусловой пойме рек умеренной полосы или тростник (*Phragmites australis*) в дельтах южных рек полупустынной и пустынной зоны (Волга, Дон, Днепр). Большие плавни были вдоль рек Амударья и Сырдарья, которые в настоящее время практически исчезли вследствие чрезмерно высоких водозаборов. Эти корневищные злаки произрастают в благоприятных условиях (полное обеспечение водой, элементами питания, теплый климат) при отсутствии нарушений. Как показал В.Б. Голуб, в зарослях тростника в дельте р. Волги биомасса доминанта составляет 99%, другие виды встречаются единично.

Виоленты могут процветать только при наличии значительного количества ресурсов почвенного питания и света. Эту особенность хорошо проиллюстрировали опыты с высевом *Phalaroides arundinacea* (рис. 24) при разном уровне обеспечения элементами питания (Турубанова, Миркин, 1988). При внесении высоких доз минеральных удобрений проявлялась виолентность канареечника: он захватывал основную часть пространства ниш сообщества, и потому к шестому году жизни травостоя участие видов-спутников и их число были незначительными. На контроле, где удобрения не вносились и почвы были бедны элементами минерального питания, к шестому году жизни сообщества канареечник практически выпал из посева, так как был вытеснен внедряющимися видами.

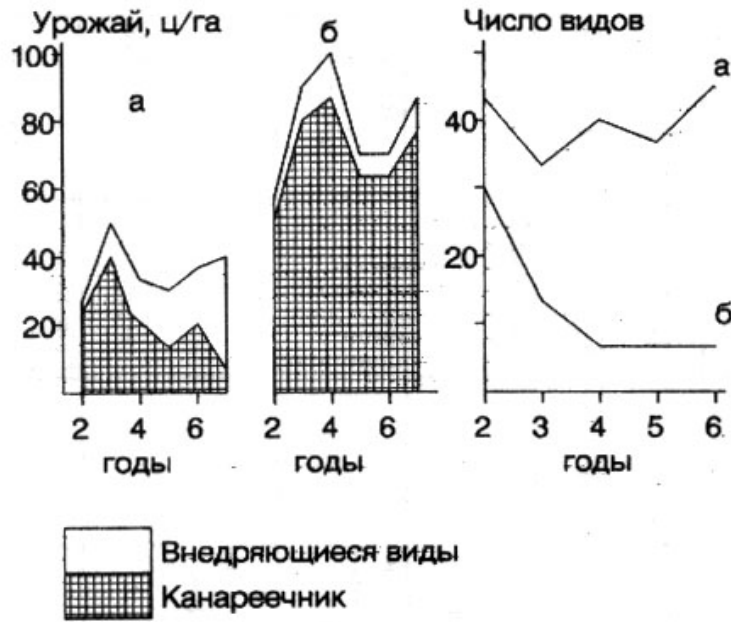


Рис. 23. Опыт управления сукцессией в посевах *Phalaroides arundinacea* с использованием удобрений (доза $N_{100}P_{60}K_{60}$; а – контроль, б – удобрение; по: Турубанова, Миркин, 1988)

При ухудшении условий (просыхание почвы, засоление и т. д.) или нарушениях (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары, воздействие техники и т. д.) «львы» растительного мира погибают, не имея приспособлений для переживания действия этих факторов.

Чистый виолент – редкость, в природе чаще распространены рассматриваемые далее вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

7.3.2. Пациенты

Тип S (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – пациент, «выносливец», «верблюд». Это растения, обитающие в крайне неблагоприятных условиях (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат и т. д.). Для переживания стресса у пациентов имеются специальные адаптивные признаки.

Типичными пациентами являются ксерофиты, галофиты, олиготрофы, сциофиты и виды других экологических групп растений экстремальных местообитаний (см. раздел 2.4). Они не образуют сомкнутых растительных сообществ, обычно их покров разрежен и число видов в этих сообществах небольшое. При этом каждый вид выживает по-своему, и конкуренции практически нет. Сообщество, по существу, представляет собой просто сумму популяций растений. По этой причине реализованная и фундаментальная ниши пациентов практически совпадают.

В некоторых сообществах пациенты-сциофиты сообитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом, например, копытень

(*Asarum europaeum*) в широколиственном лесу или зеленые мхи в еловом лесу. Поэтому целесообразно подразделять пациенты на два подтипа.

Экотопические пациенты. Они приспособлены к жизни в исходно бедных для растений местообитаниях с постоянным абиотическим стрессом (например, растения пустынь, злостных солончаков, тенистых расщелин скал).

Рассмотрим два примера экотопических пациентов.

Ксерофиты. Ксерофиты обладают обширным «арсеналом» адаптивных признаков для переживания засухи:

- глубокие и разветвленные корневые системы, способные извлекать влагу из большого объема почвы и иногда с большой глубины (до 8–10 м);
- высокое осмотическое давление клеточного сока, позволяющее вытягивать воду из достаточно сухой почвы;
- особенности строения листьев. Узкие «сухие» листья (ковыль, типчак), наличие толстой кутикулы, воскового налета и волосков, способствующих снижению поверхностного испарения; большое число маленьких устьиц с особым механизмом регулирования их просвета, что позволяет экономить воду в период, когда ее особенно мало в почве;
- суккулентность. У некоторых ксерофитов увеличен объем вакуолей, делающих их резервуарами воды. Наиболее характерна суккулентность для растений пустынь – кактусов и древовидных молочаев. Суккулентные листья у *Haloxylon* (саксаул). Есть суккуленты и среди растений Башкортостана: виды родов *Sedum* (очиток), *Orostachys* (горноколосник), *Rhodiola* (родиола) и др.;
- выделение ароматических веществ, обволакивающих растение, что способствует снижению испарения (степные виды из семейства губоцветных, например, из рода *Thymus* – чабрец);
- особые типы фотосинтеза, способствующие экономии воды (C₄, САМ). Наиболее совершенный вариант водосбережения – у суккулентов, которые открывают устьица в ночное время и поглощают углекислый газ, а днем осуществляют фотосинтез за счет ночных запасов при закрытых устьицах.

Сциофиты. Эти растения способны произрастать в условиях ослабленного освещения. Главные приспособления для переживания дефицита света следующие:

- крупные, тонкие листовые пластинки, с редким жилкованием, с очень тонкой кутикулой, малым числом устьиц, транспирация через которые ослаблена;
- темно-зеленый цвет листьев, связанный с высоким содержанием хлорофилла, что позволяет растениям «поймать» свет даже при его малом количестве;
- высокая обводненность листьев и низкая концентрация веществ в клеточном соке.

Фитоценотические пациенты. Эти растения приспособлены к жизни в условиях стресса, которые создаются виолентами (например,

копытень под сомкнутым пологом деревьев или виды семейства вересковых на сфагновых болотах, см. раздел 4.4).

7.3.3. Эксплеренты

Тип R (от англ. ruderal – сорный) – эксплерент, рудерал, «шакал». Эти растения замещают виолентов при сильных нарушениях местообитаний или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в период, когда они оказываются не востребуемыми доминантами.

Большинство эксплерентов – однолетники (реже – малолетники) с высоким репродуктивным усилием (т. е. виды-«пролетарии» в терминологии Маклиода). Они способны создавать банк семян в почве, например, виды родов полынь (*Artemisia*), марь (*Chenopodium*), лебеда (*Atriplex*) или имеют приспособления для распространения плодов и семян. Например, летучки – у видов родов одуванчик (*Taraxacum*), бодяк (*Cirsium*) или прицепки – у липучки (*Lappula*) и лопуха (*Arctium*), плоды которых разносят животные и человек. Семена некоторых растений распространяются водой. К интенсивному семенному размножению нередко добавляется вегетативное размножение, например, корневищами и корневыми отпрысками у пырея ползучего (*Elytrigia repens*), видов рода осот (*Sonchus*) и др.

Таким образом, рудералы первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. Эту важную для экосистем группу растений можно назвать «легкой кавалерией природы» и «ремонтной бригадой», которая, как живица на пораненном стволе сосны, залечивает нанесенные природе раны. Рудералами являются сорные растения и большинство заносных (инвазивных) видов (см. раздел 7.9).

Велика роль эксплерентов в городских и сельских экосистемах, где они расселяются в многочисленных нарушенных и нарушаемых местообитаниях и препятствуют развеиванию пыли с незакрепленной растительностью поверхности земли, концентрируют атмосферные загрязнители в своих листьях, продуцируют кислород в процессе фотосинтеза.

К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных растительных сообществах без нарушений. Такие растения называются **ложными эксплерентами**, в отличие от типичных «асоциальных» растений-«бродяг», которые являются настоящими эксплерентами.

Приведем два примера ложных эксплерентов:

1) весенние эфемероиды. Эти виды развиваются в лесах до распускания листвы на деревьях и активного роста трав напочвенного покрова. В это время конкуренция за ресурсы ослаблена. Весенние эфемероиды успевают пройти малый жизненный цикл до того, как сформируется конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах ценотически сильных видов;

2) пустынные эфемеры. В пустыне однолетники-эфемеры за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым

ковром. Конкуренции со стороны пустынных кустарников с разреженным пологом и глубокими корневыми системами они при этом не испытывают, так как постоянные виды пустыни не в состоянии освоить обильные ресурсы влаги.

В табл. 11 приведена сравнительная характеристика трех типов первичных стратегий растений системы Раменского–Грайма.

Таблица 11

Сравнительная характеристика первичных типов стратегий растений

Признак	Тип стратегии		
	виолент (С)	пациент (S)	эксплерент (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции растений	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираем в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биохимический	Морфологический
Экологическая ниша	Широкая; реализованная ниша близка по объему к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; реализованная ниша приближается по объему к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; реализованная ниша по объему много меньше фундаментальной и приближается к нулю, дифференциация ниш слабая

7.4. Вторичные типы стратегий

Три первичных типа стратегий связаны переходными типами, которые называются вторичными стратегиями. Видов с вторичными стратегиями больше, чем видов «чистых» первичных стратегий, особенно виолентов. Приведем примеры растений вторичных типов стратегий.

Виолент-пациент (CS). К этому типу стратегий относится сосна (*Pinus sylvestris*), которая может формировать высокие древостои на бедных песчаных почвах, а также все виды рода ель (*Picea*), произрастающие в холодном климате на бедных кислых (но хорошо увлажненных) почвах.

Виолент-рудерал (CR). Эту стратегию имеют такие виды, как ольха серая (*Alnus incana*), которая разрастается на вырубках, и крапива двудомная (*Urtica dioica*) – обычный доминант нарушенных почв, богатых азотом.

Рудерал-пациент (RS). Виды с таким типом стратегии очень редки. Примерами могут служить виды рода *Peganum*, которые разрастаются на вытоптаных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне.

Виолент-рудерал-пациент (CRS). Этот сложный тип стратегии представляют луговые и степные растения, которые сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплерентности. Эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у галомезофитов – ячменя короткоостого (*Hordeum brevisubulatum*) и бескильницы расставленной (*Puccinellia distans*), а также у ксерофитов рода ковыль (*Stipa*) больше признаков пациентности. У корневищных трав-мезофитов – пырея ползучего (*Elytrigia repens*) и костреца безостого (*Bromopsis inermis*) больше признаков эксплерентности.

7.5. Пластичность стратегий

Многие виды растений обладают свойством пластичности стратегии – способностью в разных условиях проявлять признаки разных типов стратегий. Приведем примеры видов растений с пластичными стратегиями.

Тростник обыкновенный (*Phragmites australis*). В сообществах плавней, о которых мы уже говорили, тростник является виолентом. Его высота достигает 3 м, а ширина листа – 10 см. Как типичный виолент он захватывает все пространство экологических ниш и потому образует практически одновидовые заросли (с небольшим числом других видов, представленных единично).

На засоленных почвах тростник проявляет себя как пациент: его растения низкие, стелющиеся, а ширина листа составляет всего 3–5 мм. В.Б. Голуб с сотрудниками изучал связь высоты тростника с уровнем засоления воды: его высота менялась от 3 м до 0,5 м (местные рыбаки по высоте тростника оценивают пригодность водоема для жизни рыбы).

Сосна (*Pinus sylvestris*). В благоприятных условиях сосна формирует высокие древостои «корабельного леса». Однако на скалах высота растений составляет не более 2–3 м. На верховых болотах на сфагновых кочках сосна представлена карликовой формой *Pinus sylvestris forma pumilis* Abolin. В возрасте 90–100 лет эти сосенки имеют высоту меньше 1 м, у них короткая хвоя, но возможно образование шишек, чаще всего одной за долгую жизнь.

Дуб (*Quercus robur*). В местообитаниях с оптимальными условиями дуб проявляет себя как типичный виолент и формирует лесное сообщество из раскидистых высоких деревьев. У южной границы своего ареала дуб проявляет свойство пациентности и представлен кустарниковой формой.

7.6. Особенности стратегий мохообразных (по Э.З. Баишевой)

Напомним, что для гаметофитов мохообразных характерны следующие особенности: небольшие размеры, слабое развитие «ризосферы», примитивная проводящая система, которые предопределяют их экологические особенности.

Главными составляющими жизненной стратегии мохообразных являются:

- уклонение от конкуренции (приспособленность к эпифитному и эпилитному образу жизни;
- заселение пионерных местообитаний;
- высокая степень устойчивости к неблагоприятным факторам среды обитания (перегреванию субстрата, недостатку и переизбытку влаги, дефициту элементов минерального питания и др.).

По системе Раменского–Грайма, мохообразные относятся к трем типам:

- рудералы (например, *Leptobryum pyriforme*, *Tortula truncata*, *Funaria hygrometrica*);
- пациенты (например, *Grimmia pulvinata*, *Andreaea rupestris*);
- рудерал-пациенты (RS). К этому типу стратегий относится значительное числа видов мохообразных.

Однако в бриологии в настоящее время используется более детальная система жизненных стратегий мохообразных, одним из ключевых критериев которой является их реакция на изменения окружающей среды. При определении типа стратегии вида учитываются такие признаки, как продолжительность жизни гаметофита, размер спор и величина репродуктивного усилия.

В табл. 12 дана обобщенная характеристика типов стратегий этой системы. Кратко прокомментируем ее содержание.

Виды-беженцы. Этот тип стратегии характерен для мохообразных, обитающих в местообитаниях с непредсказуемыми кратковременными изменениями экологических условий. Виды-беженцы часто являются первыми поселенцами при вторичных сукцессиях. Для них свойственны короткая продолжительность жизни (обычно менее 1 года), высокая активность полового воспроизведения при почти полном отсутствии вегетативного размножения. Споры мелкие, менее 20 мкм, долго сохраняющие свою жизнеспособность. Форма роста – преимущественно открытая дернина. Этот тип стратегии довольно редко встречается среди мохообразных, один из немногочисленных примеров – *Funaria hygrometrica* (Daring, 1979).

Виды – колонисты. Мохообразные с этим типом стратегии встречаются в местообитаниях, возникающих непредсказуемо во времени и пространстве, но более-менее предсказуемо меняющихся через несколько лет (через небольшое количество генераций). Колонисты характерны для начальных стадий первичных

и вторичных сукцессий. Продолжительность жизни средняя, скорость роста небольшая, величина репродуктивного усилия высокая, причем вегетативное размножение в основном осуществляется на ранних стадиях жизни, спорофиты образуются позже (с (1)–2–3 лет), но чаще. Споры мелкие, меньше 20 мкм, у большинства видов хорошо сохраняющиеся. В пределах этой группы выделяются истинные колонисты – например, *Bryum argenteum*, а также колонисты с пионерным характером – представители родов *Andreaea*, *Grimmia*. Форма роста – низкая дернина, реже открытая дернина или ковер. Примеры: *Bryum argenteum*, *B. dichotomum*, *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha*.

Два последующих типа стратегии могут быть представлены на любой стадии сукцессии.

Однолетние виды-челноки. Этот тип стратегии характерен для мохообразных, связанных с местообитаниями, которые существуют только короткий период (1–2 года и менее) на одном участке, но часто возобновляются в пределах одного и того же сообщества или по соседству. Жизненный цикл этих видов зачастую строго детерминирован сезонными флюктуациями и некоторым стрессовым неблагоприятным периодом, который возможно пережить только на стадии спор. Для них характерны малая продолжительность жизни (до 1 года), высокая активность полового размножения (спороношение начинается с ранних периодов жизни, обычно ранее 1 года). Вегетативное размножение, как правило, отсутствует. Споры крупные, 25–50 (200 мкм), сохраняют жизнеспособность на протяжении нескольких лет. Форма роста – открытая дернина или таллоидный ковер, редко – низкая дернина. Виды этого типа стратегии встречаются в таких микросайтах, как, например, следы копыт, отпечатки подошв вдоль ручьев, на тропинках, экскрементах крупных животных, в некоторых ложбинках сухих кальцефильных злаковников. Примеры: *Physcomitrium pyriforme*, *Tortula acaulon*, *Ephemerum serratum*, *Riccia bifurca*, *Fossombronina incurva*, *Splachnum ampullaceum*.

Краткоживущие виды-челноки. Этот тип стратегии очень сходен с предыдущим, но виды отличаются более продолжительным периодом жизни (несколько лет), более поздними сроками первого спороношения (2–3 года). Споры крупные, 25–50 (100 мкм). Форма роста – низкая дернина или таллоидный ковер. Условия, в которых растут виды с этим типом стратегии, могут быть те же, что и у предыдущего типа, но отсутствует строгое избегание (пережидание на стадии спор) неблагоприятных сезонов и, кроме того, время существования подходящих местообитаний дольше – 2–3 года и дольше. Некоторые виды растут на временно открытых пятнах в возвышенных частях засоленных болот (*Bryum marratii*, *Bryum warneum*, *Hennediella heimii*), другие – на костях животных (*Tetraplodon mnioides*) и в кальцефитных лугах.

Многолетние виды-челноки. Виды с этим типом стратегии приспособлены к стабильным условиям среды, подходящие им местообитания многочисленны в сообществах (например, стволы деревьев), но предсказуемо исчезают через определенный период. Для этих видов характерны большая продолжительность жизни, умеренная (до отсутствующей) активность полового и вегетативного размножения. Возраст, в котором начинается вегетативное размножение, разный, в норме он превышает 1–2 года; возраст начала

спороношения гораздо выше (более 5 лет). Споры (у регулярно спороносящих видов) крупные, более 25 мкм, сохраняют жизнеспособность недолго, вегетативные диаспоры также крупные. Формы роста – подушки, грубые коврики, гладкие коврики. Примеры мохообразных этого типа стратегии: многие эпифиты – *Leucodon sciuroides*, *Antitrichia curtispindula*, некоторые виды родов *Orthotrichum* и *Ulota*. Нередок тип стратегии, промежуточный между этим типом и видами-колонистами. Различия между этим типом и следующим также не всегда четкие.

Многолетние стайеры. Наиболее распространенный тип стратегии мхов в сообществах последних стадий сукцессии с более-менее постоянными, длительно сохраняющимися условиями или регулярно флюктуирующими, к этим флюктуациям многолетние стайеры толерантны. Этот тип стратегии представлен у большинства видов болот и лесной подстилки. Они характеризуются большой продолжительностью жизни (многолетники), низкой активностью полового и вегетативного размножения. Первое спороношение обычно начинается через несколько лет. Споры мелкие, менее 20 мкм; продолжительность сохранения жизнеспособности разная. Жизненная форма: дендроидная, коврики, крупные подушки. В пределах этой группы выделяются так называемые конкурентные многолетники и многолетние стресс-толеранты. Примеры: *Leucobryum glaucum*, виды из родов *Drepanocladus* и *Brachythecium*.

Доминанты. К этой категории относятся виды с большой продолжительностью жизни, крупными (более 20 мкм) спорами и низким репродуктивным усилием. Данный тип встречается редко, его примеры – некоторые виды рода *Sphagnum*.

Знания о стратегиях мхов используются при разработке системы сохранения этого важного компонента лесных и болотных экосистем.

7.7. Особенности стратегий культурных растений

Все культурные растения относятся к эксплерентам. Н.И. Вавилов считал, что культурные растения – выходцы из среднегорного пояса, где их предки произрастали на осыпях. В этих условиях многолетники жить не могут, и выживают лишь однолетние растения-эксплеренты, успевающие дать семена до следующего акта нарушения сообщества новой порцией осыпного материала.

В дальнейшем искусственным отбором человек еще более повысил репродуктивный потенциал культурных растений и их эксплерентность. Особенно ярко эта тенденция проявилась во время Зеленой революции.

Зеленая революция. В период 1960–1970-х гг. появились сорта культурных растений с высоким продукционным потенциалом и породы сельскохозяйственных животных с очень высокими удоями и привесами.

Таблица 12

Сравнительная характеристика типов стратегий мохообразных

Признак	Типы стратегий							
	беженцы	колонисты		Челноки			стайеры	доминанты
		истинные	Пионерные	однолетние	краткоживущие	многолетние		
Размер спор, мкм	менее 20	менее 20	менее 20	25-50 (200)	25-50 (100)	более 25	менее 20	более 20
Продолжительность жизни	короткая (до 1 года)	средняя	длинная	короткая (до 1 года)	средняя	длинная	длинная	длинная
Интенсивность Спороношения	высокая	высокая	высокая	высокая	высокая	высокая	Низкая	низкая
Наличие органов вегетативного размножения	нет	есть	есть	Нет	Нет	иногда есть	Нет	нет
Представленность в субстратных группах								
эпифиты	–	–	–	–	–	+++	–	–
эпиксилы	–	+	–	–	–	+	+	–
эпигеи	+++	+++	–	+++	+++	–	+++	+++
эпилиты	–	+	+++	–	–	–	+	–
Пример	<i>Funaria hygrometrica</i>	<i>Bryum argenteum</i>	<i>Andreaea rupestris</i>	<i>Physcomitrium pyriforme</i>	<i>Tayloria splachnoides</i>	<i>Orthotrichum speciosum</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Sphagnum spp.</i>

Отцом зеленой революции считается американский селекционер Н. Борлоуг, который вывел сорт короткостебельной пшеницы «Мексикале», дававший урожай примерно в 3 раза выше, чем традиционные длинностебельные сорта (доля зерна в биомассе «Мексикале» достигла 60%, в обычных сортах – не более 40%). Автор нового сорта был удостоен Нобелевской премии мира. Затем были получены высокопродуктивные сорта основных видов культурных растений (пшеницы, кукурузы, риса, хлопка, сои и др.). Одновременно человек снизил их патентность и виолентность, так как взял на себя функции защиты растений от конкуренции с сорными растениями, от насекомых, болезней и неблагоприятных условий. Зеленая революция увеличила урожайность культур и общий сбор зерна, однако поставила агросферу на грань экологической катастрофы.

Адаптивная селекция. В 1986 г. в Риме состоялся международный симпозиум «На пути к второй зеленой революции». На этом симпозиуме было отмечено, что возделывание высокоурожайных культур с большими затратами удобрений, пестицидов и воды чревато опасными экологическими последствиями. В итоге после симпозиума направление селекции изменилось, и наметился переход от создания «сортов-рекордсменов» к «сортам-труженикам».

Такая селекция называется адаптивной (Жученко, 1988) и ведет к восстановлению у культурных растений свойств патентности и виолентности. Это позволяет возделывать новые сорта с меньшими затратами энергии, так как растения могут переносить засуху, устойчивы к грибным болезням, отрастают при поедании части их листовой массы фитофагами, способны конкурировать с сорными растениями.

Генетически модифицированные растения (ГМР). Свой вклад в изменение стратегий культурных растений внесло создание генетически модифицированных растений. Начало работ по получению ГМР датируется 1990 г. Уже в 1997 г. общая площадь посевов ГМР составила 12,7 млн га (особый успех выпал на долю ГМР сои, кукурузы и рапса – соответственно, 5,1; 4,4 и около 2 млн га). В последние годы интенсивно увеличиваются площади ГМР картофеля и риса. В 2013 г. общая площадь посевов ГМР достигла 175,2 млн га. Основные площади (в млн га) были заняты под соей (84,5, 79% мировой площади сева), хлопчатником (23,9, 70%), кукурузой (54,4, 32%). Значительные площади занимает рапс. ГМР возделываются в 29 странах, лидерами являются (в млн га): США – 70,1; Бразилия – 40,3; Аргентина – 24,4; 18; Индия – 11,0; Канада – 10,8. В США на ГМР-сорта приходится 55% сои и 78% хлопчатника.

Со второй половины 1990-х гг. при выведении ГМР-сортов на первый план выдвигаются не задачи повышения их урожайности (т.е. эксплеренности сортов), а задачи повышения устойчивости (т.е. патентности и виолентности). Тем не менее, ГМР-сорта отличаются более высокой урожайностью, чем традиционные сорта. Сегодня возделываются 27 ГМР-культур, включающих 336 сортов.

Таким образом, селекция оказала серьезное влияние на стратегии культурных растений. При этом наиболее перспективным направлением селекции является адаптивная селекция в направлении повышения устойчивости культурных растений за счет усиления свойств виолентности и патиентности.

7.8. Особенности стратегий сорных растений

По-иному складывались отношения сорных растений и человека, который стремился очистить от них поля. Однако сегодня в состав агроценозов входят более 1,5 тыс. видов сорных растений, хотя из них с высоким обилием, позволяющим влиять на урожай культурных растений, насчитывается сравнительно немного (например, в Башкортостане – около двух десятков).

Под влиянием человека сорные растения приобрели защитные приспособления, дающие им преимущества в конкуренции с культурными растениями. Основные приспособления следующие (Миркин, Злобин, 1990):

- состав жизненных форм. Среди сорных растений преобладают однолетники-эксплеренты, однако в составе сеgetальных сообществ встречается значительное число многолетних видов с высокой энергией вегетативного размножения: пырей ползучий (*Elytrigia repens*), хвощ полевой (*Equisetum arvense*), молокан татарский (*Lactuca tatrca*), осот полевой (*Sonchus arvensis*) и мн. др. Многолетние сорные виды имеют стратегию CRS;

- ускоренное фенологическое развитие. Сорные растения быстрее культурных растений развиваются с весны и захватывают экологические ниши, выступая успешными конкурентами культурных растений. Особенно это проявляется в холодные годы, когда культурные растения отстают в развитии;

- адаптированность к феноритмам сельскохозяйственных культур. Некоторые сорные растений дают семена одновременно с культурой, в которой они встречаются, и потому засоряют семенной материал;

- высокая плодовитость. К примеру, одно растение декурении софийской (*Descurainia sophia*) может дать несколько сотен тысяч семян. Считается, что на одно высеянное зерно пшеницы в почве содержится в среднем 500 семян сорняков. Если бы не было факторов, ограничивающих эту астрономическую семенную продуктивность и приживаемость, то в считанные годы потомство одного растения могло бы заполнить всю сушу планеты;

- способность формировать банки семян, т.е. резервные фонды жизнеспособных семян, которые накапливаются в почве. Эта способность связана с наличием у многих видов сорных растений свойства гетероспермии (разносемянности) – наличия семян, запрограммированных на прорастание через разные периоды времени. Этим объясняются сложности истощения

запаса семян в почве агротехническими мероприятиями. Величина банков семян достигает многих миллионов штук на 1 га, а на полях риса – 1 млрд на 1 га;

- генетическая гетерогенность популяций, в состав которых входит несколько экотипов. С этим связана пластичность сорных растений по отношению к почвам, различающимся по водному режиму или реакции почвенного раствора. Генетическая гетерогенность популяций позволяет сорным растениям быстро адаптироваться к влиянию гербицидов.

Сорные растения при массовом развитии могут существенно снижать урожай сельскохозяйственных растений. Однако современная агроэкология не рассматривает сорняки как неизбежное зло в пашенных сообществах, а, скорее, считает их благом, которое переходит во зло только в случае, если превышен порог вредоносности, и долевое участие сорных видов велико (свыше 5–10 %).

При контролируемой плотности сорные виды оказываются полезными агроценозу, так как, с одной стороны, быстро аккумулируют питательные вещества удобрений и их подземные органы выступают в роли пулов питательных элементов. С другой стороны, обладая более глубокой корневой системой, сорняки способны вернуть в пахотный горизонт питательные элементы, которые вымыты в глубь почвы дождевыми или снеговыми водами. Наконец, сорные виды в пропашных посевах способны защищать почву от эрозии и в любом случае способствуют повышению разнообразия энтомоценозов и формированию т. н. систем полезных симбиотических связей, когда среди насекомых обильны энтомофаги, контролируемые плотность популяций фитофагов.

7.9. Особенности стратегий инвазивных видов растений

Расселение адвентивных (инорайонных) видов – это широко распространенный процесс антропогенных изменений растительности. Этот процесс представляет угрозу для фиторазнообразия. Особенно опасны наиболее агрессивные адвентивные виды, которые называются инвазивными. В этом разделе рассматриваются особенности стратегий инвазивных видов. Проблема инвазивных видов в настоящее время является чрезвычайно актуальной. По этой причине она обсуждается далее более подробно и в широком контексте адвентизации флоры.

7.9.1. Общая характеристика процесса адвентизации флоры

В настоящее время доля адвентивных видов во флоре планеты составляет 16%, на материках она ниже – 11%, на островах выше – 31% (на Азорских островах – 60%, на островах Тристан да Кунья – 73%). На разных материках вклад адвентивных видов во флору различается: в Северной Америке составляет 19%, в Австралии – 17%, в Южной Америке – 13%, в

Европе – 9%, в Африке и Азии – по 7%. Как указывает Л.М. Абрамова, во флоре Башкортостана доля адвентивных видов приближается к 20%. Из них 28 видов – инвазивные неофиты (*Acer negundo*, *Ambrosia artemisiifolia*, *A. trifida*, *A. psyllostachya*, *Bidens frondosa*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Echinocystis lobata*, *Elodea canadensis*, *Hordeum jubatum*, *Impatiens glandulifera* и др.), которые представляют опасность. Большинство из них – выходцы из Северной Америки, реже – восточноазиатские или средиземноморские виды. Почти половина видов – представители семейства сложноцветных. Кроме того, для Башкортостана известны единичные находки еще около 40 адвентивных видов, проявивших себя как инвазивные в других регионах страны и мира: *Reynoutria sachalinensis*, *Heracleum sosnowskyi*, *Solidago canadensis*, *Cynodon dactylon*, *Sisymbrium wolgensis* и др.

7.9.2. Классификация адвентивных видов

В основу классификации адвентивных видов положены три критерия: время заноса, способ заноса и степень натурализации, т.е. адаптации к условиям на «новой родине» (рис. 24).

7.9.3. Характеристика синдрома инвазивного вида

Рассмотрим основные признаки, обеспечивающие успех расселения инвазивных видов.

Тип опыления. Это ключевой признак, так как при отсутствии агента-опылителя вид не приживается. Наиболее надежным опылителем является ветер, который дует на любом материке, чем объясняется преобладание среди инвазивных видов ветроопыляемых растений и в первую очередь злаков. Описаны процессы бурного расселения инвазивных злаков в разных районах: африканских видов в южно-американских саваннах, европейских видов в калифорнийских злаковниках. С ветроопылением связана инвазивность многих видов рода сосна (*Pinus*). Значительное число инвазивных видов – ветроопыляемые сложноцветные и маревые.

Насекомоопыляемые инвазивные виды достигают успеха в новом районе в том случае, если они опыляются широким спектром опылителей (как, например, большинство насекомоопыляемых сложноцветных) или специализированным опылителем, но при условии победы в конкурентной борьбе с видами местной флоры.

Примером такой «трудной победы» может служить гималайский вид недотрога железконосная (*Impatiens glandulifera*). Первоначально недотрога была интродуцирована в Европу как декоративное растение, но затем натурализовалась и начала вытеснять прибрежные виды местной флоры: чистяк болотный (*Stachys palustris*), дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*).

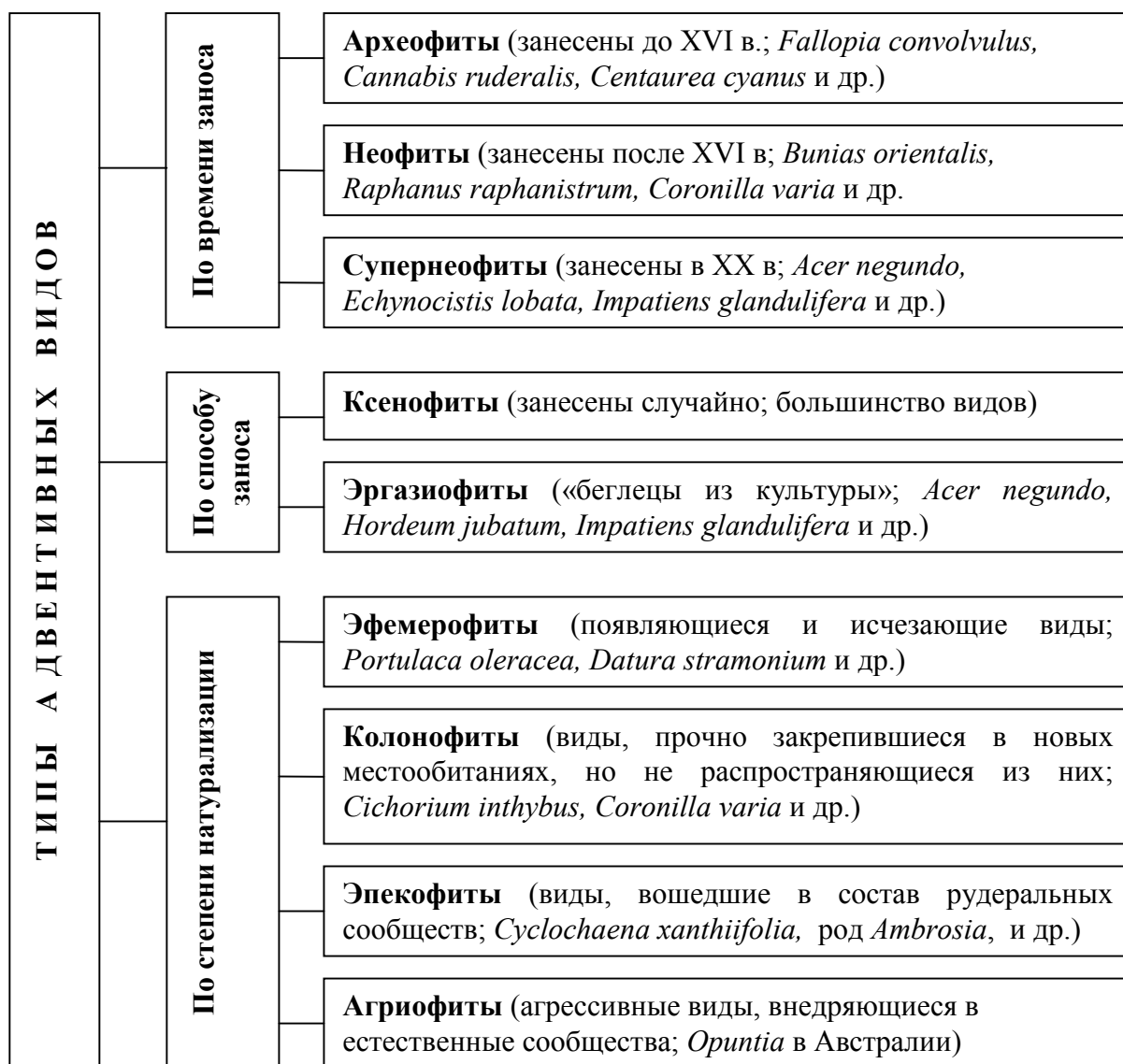


Рис. 24. Классификация адвентивных видов

Победа была достигнута благодаря более высокой по сравнению с местными видами продукции нектара у недотроги (примерно в 10 раз), что сделало ее более привлекательной для шмелей. Сегодня этот бурно размножающийся вид оккупировал большую часть побережий рек и озер Чехии и ряда других стран Центральной Европы. Он стал серьезной угрозой биоразнообразию высокотравных растительных сообществ влажных местообитаний.

Понятен успех инвазивных видов самоопылителей и апомиктов.

Семенная продуктивность. Большое количество семян повышает вероятность расселения вида (Виноградова и др., 2010). Эксперименты Д. Тилмана (Tilman, 1997) показали, что шанс войти в сообщество выше у инвазивных видов с интенсивным «семенным дождем». Огромное количество семян, причем, с «программой» для прорастания в разное время (в первую очередь за счет разной толщины семенной кожуры), характерно

для большинства сеgetальных сорных растений, наиболее злостные из которых – адвентивные. Семенная продуктивность циклахены дурнишниковидной (*Cyclachaena xanthiifolia*), которая в настоящее время оккупирует рудеральные местообитания степной зоны Восточной Европы и активно расселяется в Башкортостане, составляет 15–18 тысяч семян на одно растение. Это в пересчете на гектар составляет 30–40 млрд семян (Л.М. Абрамова).

Размер семян. Размер семян по-разному «срабатывает» при разном способе их распространения. Для анемохорных видов наиболее выгодны мелкие семена с летательными аппаратами, а для энтозоохорных – размер семян не играет роли, и успех расселения зависит от привлекательности плодов для агентов расселения. Птицы и млекопитающие эффективнее распространяют семена, заключенные в сочные плоды. Для распространения семян насекомыми (в первую очередь муравьями) необходимы специальные придатки, способные заинтересовать распространителя семян как пищевой ресурс.

Вегетативное размножение. Этот вариант размножения играет роль не столько в расселении инвазивных видов, сколько в их закреплении в новых сообществах, так как клонирование резко повышает конкурентную мощность растений. Изучение восстановительных сукцессий в Чехии показало, что на средних стадиях доминируют заносные виды корневищных растений, в первую очередь злаков (Prach, Pyšek, 1999).

Пластичность видов. От пластичности вида зависит ширина его фундаментальной ниши (т.е. потенциальная способность заселять различные местообитания) и географический ареал на «новой родине». При этом очевидно, что генотипическое и фенотипическое разнообразие дополняют друг друга. Роль пластичности вида зависит от характера заселяемых местообитаний: для водных макрофитов она не имеет особого значения, но возрастает при заселении наземных местообитаний, в особенности с переменным водным режимом.

Функциональные параметры. Как правило, инвазивные виды более эффективно используют условия среды, чем аборигены. Дж. Рой (Roy, 1990) приводит данные о том, что отношение фотосинтез/дыхание у инвазивных видов в 2–7 раз выше, чем у местных, и они эффективнее усваивают элементы минерального питания. Функциональные преимущества усиливают конкурентные способности инвазивных видов и позволяют им вытеснять местные виды. У занесенного в Северную Америку вида *Rubus armeniacus* эффективность использования воды и элементов минерального питания значительно выше, чем у местных видов *R. spectabilis* и *R. parviflora*.

Отношение к фитофагам и патогенам. Роль этого фактора для победы инвазивного вида подчеркивал «отец инвазивной биологии» Ч. Элтон (1960). Именно отсутствие контролирующих видов было причиной «экологических взрывов» при расселении американской опунции (*Opuntia*) в Австралии, европейского зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum*)

в Северной Америке и амазонского водного гиацинта (*Eichornia crassipes*) по всему поясу тропиков и субтропиков.

Для объяснения этого феномена предложена «гипотеза ухода от врагов» («Enemy release hypothesis, ERH»). «Уход от врагов» за счет наличия защитных приспособлений от поедания фитофагами позволяет увеличить затраты на рост, что проявляется особенно при наличии свободных ресурсов влаги и элементов минерального питания (в первую очередь азота). Таким образом, отсутствие врагов и изобилие ресурсов создают синергический эффект, позволяющий инвазивным видам побеждать в конкуренции с местными видами. Анализ 293 видов-европейцев, занесенных в Северную Америку, показал, что они в меньшей мере контролируются патогенами и фитофагами, чем в местах первичного произрастания.

Отметим, что не всегда адвентивным видам удается «уходить от врагов». Для многих пришельцев находятся патогены и фитофаги, которые ставят их популяции под контроль. Например, бодяк полевой (*Cirsium arvense*), занесенный из Европы в Северную Америку и Новую Зеландию, контролируется местными фитофагами и патогенами. Можно полагать, что под контролем находится и большинство видов-археофитов, которые несколько столетий назад внедрились в естественные растительные сообщества.

Эффективный способ контроля популяций инвазивных видов – интродукция его фитофага. Имеется много примеров использования этого подхода:

– лавинообразный рост популяции *Opuntia* в Австралии был остановлен бабочкой *Cactoblastis cactorum*;

– подавить экологический взрыв, связанный с расселением *Hypericum perforatum* в США, удалось с помощью жука-фитофага *Chrysolina*, причем зверобой практически исчез через 10 лет (Риклефс, 1979);

– успешный контроль *Tamarix*. Это декоративное растение было интродуцировано в США, где оно быстро натурализовалось. Обладая более мощной корневой системой и устойчивостью к засолению почв, *Tamarix* начал вытеснять местные виды ив по берегам водоемов и сухих водотоков в южных штатах страны. Несколько лет назад для контроля *Tamarix* был завезен жук *Diorhabda elongata* из Китая. Жук успешно справляется с возложенной на него задачей.

Жизненная форма. Считается, что для инвазивных видов наиболее выгоден небольшой размер растений, однако из этого правила есть много исключений. Уже упоминавшиеся *Cyclachaena xanthiifolia* и *Impatiens glandulifera* – крупные растения высотой до 2 м.

Оптимальной для адвентивного вида является жизненная форма, которой обладают доминирующие виды сообществ, куда он внедряется:

– европеизация калифорнийских злаковников произошла за счет однолетних злаков – той жизненной формы, которую имели аборигенные виды;

- лиана эхиноцистис лопастной (*Echinocystis lobata*) замещает в пойменных лесах Европы лиану хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*);
- недотрога железконосная замещает местное высокотравье во влажных местообитаниях;
- натурализовавшийся клен американский (*Acer negundo*) внедряется в сообщества лесов.

Тип стратегии. Тип стратегии, как уже отмечалось, является наиболее важной интегральной характеристикой вида. Большинство инвазивных видов представляют переходные (вторичные) стратегии с обязательным включением компонента R – эксплерентности: CR, CRS. Тип RS достаточно редок, его пример – суккулент *Caprobrotus edulis*.

В травостоях *Cyclachaena xanthiifolia* практически нет других видов, что показывает высокую виолентность этого вида, хотя для него характерна и эксплерентность: он не может внедряться в естественные травостои, даже сильно нарушенные (например, в сообщества сбитых пастбищ). *Impatiens glandulifera* вытесняет из естественных растительных сообществ виды-аборигены не только потому, что переманивает у них опылителей, но и за счет высоких и густо облиственных побегов и хорошо развитой корневой системы.

В заключение главы 7 отметим, что концепция эколого-фитоценологических стратегий растений является важнейшим достижением синэкологии растений. Эта концепция помогает понять разнообразие форм организации растительных сообществ и механизмы смены видов в ходе экологических сукцессий. Представления о типах стратегий растений являются основой для понимания экологии и биологии видов культурных растений, а также сегетальных, рудеральных и инвазивных видов.

Вопросы для контроля усвоения материала главы 7

1. Расскажите о системе стратегий растений по Мак-Лиоду – Пианке.
2. Какие первичные типы входят в систему стратегий Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма?
3. Охарактеризуйте тип стратегии виолента.
4. Охарактеризуйте тип стратегии пациента.
5. Охарактеризуйте тип стратегии эксплерента.
6. Каково соотношение реализованной и фандаментальной ниш у видов растений с разной стратегией?
7. Расскажите о вторичных типах стратегий.
8. Охарактеризуйте свойство пластичности стратегий.
9. Расскажите об особенностях стратегий мохообразных.
10. В чем заключаются особенности стратегий культурных растений?
11. В чем заключаются особенности стратегий сорных растений?
12. В чем заключаются особенности стратегий инвазивных видов?
13. Расскажите о классификации адвентивных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение учебного пособия резюмируем основные теоретические положения, которые являются фундаментом современной синэкологии растений:

- синэкология растений – это важная составляющая междисциплинарного комплекса «Наука о растительности», которая позволяет понять природу популяций растений, разнообразие отношений растений в растительном сообществе и их отношений с гетеротрофными компонентами экосистем;
- отношение видов растений к факторам среды индивидуально. Тем не менее, исходя из прагматических посылок, выделяются типы видов с близкими характеристиками отношений к абиотическим условиям среды. Эти типы устанавливаются по сходству облика растений, отражающего условия среды (жизненные формы) или по сходству условий местообитания (экологические группы). Для характеристики экологии видов большую роль играют экологические шкалы;
- популяции растений имеют принципиальные отличия от популяций животных вследствие того, что растения маломобильны. Основными параметрами оценки популяций являются численность, плотность, размер популяционного поля. Главной особенностью популяций является их гетерогенность по возрастному составу, онтогенетическим состояниям растений, внутрипопуляционному генетическому разнообразию. Важной интегральной характеристикой популяций является их виталитет, который определяется по соотношению участия особей разного уровня процветания;
- главной особенностью взаимных отношений видов в растительном сообществе является синергизм. Синергизм смягчает отношения конкуренции между видами и способствует усилению их положительных взаимовлияний. Синергический эффект способствует формированию экологического равновесия в отношениях между видами, устойчивости видового состава растительных сообществ и их отношений с условиями среды;
- растительные сообщества являются частью (продуцирующим блоком) экосистем и виды, входящие в их состав, связаны тесными отношениями с гетеротрофными компонентами экосистем. В составе этих отношений различаются эксплуатация (отношения растений с фитофагами и патогенами) и мутуализм (отношения растений с микроорганизмами-азотфиксаторами, микоризными

грибами, опылителями и распространителями диаспор). В естественных растительных сообществах отношения растений с гетеротрофами подчиняются принципу экологического равновесия;

- важнейшей характеристикой вида растения является его экологическая ниша, отражающая объем используемых ресурсов и отношения с видами-гетеротрофами. Для синэкологии большое значение имеет разделение экологической ниши вида растения на фундаментальную и реализованную. В естественных растительных сообществах виды растений, как правило, занимают реализованные ниши;
- для объяснения роли видов в разных растительных сообществах и разнообразия растительных сообществ большую роль играет концепция эколого-фитоценологических стратегий видов. В современной синэкологии наиболее часто используется система типов стратегий растений Л.Г. Раменского – Дж.Ф. Грайма, которая отражает отношение видов к уровню благоприятности условий среды и степени нарушенности местообитаний. Тип стратегии вида (виолент, пациент, эксплерент) определяет соотношение его реализованной и фундаментальной экологической ниши. Знание типов стратегий позволяет глубже понять экологию и биологию культурных, сеgetальных сорных, рудеральных и инвазивных видов растений. Эти знания раскрывают особенности жизненных стратегий бриофитов.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Булохов А.Д. Фитоиндикация и ее применение. Брянск: Изд-во БГУ, 2004. 245 с.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 364 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии: Учебное пособие. М.: Университетская книга, 2005. 240 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014. 288 с.

Наумова Л.Г., Злобин Ю.А. Основы популяционной экологии растений: учеб. пособие. Уфа: Изд-во БГПУ, 2009. 88 с.

Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М.: КРАСАНД, 2013. 576 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1992. 350 с.

Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 1998. 240 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Издательство «Мир», 1979. 424 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология: учебник для студентов педагогических вузов. М.: Дрова, 2004. 416 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1. МЕСТО СИНЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В МЕЖДИСЦИПЛИНАРНОМ КОМПЛЕКСЕ «НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ» И ЕЕ ЗАДАЧИ.....	5
ГЛАВА 2. ОТНОШЕНИЕ РАСТЕНИЙ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ	7
2.1. Факториальная экология растений	7
2.2. Основные теоретические установки аутоэкологии растений	10
2.3. Жизненные формы растений	11
2.3.1. Система жизненных форм растений К. Раункиера	11
2.3.2. Система жизненных форм растений И.Г. Серебрякова	12
2.4. Экологические группы растений	14
2.5. Экологические шкалы	16
2.5.1. Экологические шкалы Л.Г. Раменского	16
2.5.2. Экологические шкалы Х. Элленберга	19
2.6. Типы ареалов.....	20
ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ. 24	24
3.1. Основные отличия популяций растений от популяций животных	24
3.2. Основные параметры оценки популяций растений	25
3.3. Регулирование уровня конкуренции в популяции	26
3.4. Гетерогенность популяций	27
ГЛАВА 4. ВЗАИМНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ	31
4.1. Роль взаимных отношений видов в растительных сообществах разных моделей организации.....	31
4.2. Конкуренция	33
4.2.1. Общие представления о конкуренции видов в растительных сообществах.....	33
4.2.2. Синергии смягчения остроты конкуренции в растительных сообществах	35
4.3. Положительные взаимоотношения видов	37
4.3.1. Диффузные синергии	37
4.3.2. Векторизованные синергии	38
4.4. Неконкурентное биотическое преобразование экотопа	39
4.5. Аллелопатия	41
ГЛАВА 5. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕТЕРОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ	44
5.1. Понятие консорции	44
5.2. Отношения растений с фитофагами	44
5.3. Отношения растений с прокариотами-азотфиксаторами	46
5.4. Отношения растений с микоризными грибами	49
5.5. Отношения растений с животными–опылителями	50
5.6. Отношения растений с животными-распространителями плодов и семян	51
5.7. Отношения растений с патогенами.....	53
5.8. Отношения растений с животными-землероями.....	54
5.9. Роль животных-инженеров	55
5.10. Сложные формы мутуализма растений с животными. Муравьиные деревья	55
ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ВИДА	58
6.1. История концепции экологической ниши.....	58

6.2. Признаки экологической ниши у растений.....	59
6.3. Фундаментальная и реализованная ниши	62
6.4. Регенерационная ниша.....	64
ГЛАВА 7. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ	
РАСТЕНИЙ	66
7.1. Типы стратегий по Макклиоду – Пианке.....	66
7.2. Типы стратегий по Раменскому – Грайму	67
7.3. Первичные типы стратегий	69
7.3.1. Виоленты	69
7.3.2. Пациенты	70
7.3.3. Эксплеренты.....	72
7.4. Вторичные типы стратегий.....	73
7.5. Пластичность стратегий.....	74
7.6. Особенности стратегий мохообразных (по Э.З. Баишевой).....	75
7.7. Особенности стратегий культурных растений	77
7.8. Особенности стратегий сорных растений	80
7.9. Особенности стратегий инвазивных видов растений	81
7.9.1. Общая характеристика процесса адвентизации флоры	81
7.9.2. Классификация адвентивных видов.	82
7.9.3. Характеристика синдрома инвазивного вида	82
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	87
ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА	89

Учебное издание

Лениза Гумеровна Наумова
Синэкология растений

Редактор Т.В. Подкопаева
Техн. редактор И.В. Пономарев

Лиц. на издат. деят. Б848421 от 03.11.2000 г. Подписано в печать 16.06.2016.
Формат 60X84/16. Компьютерный набор. Гарнитура Times New Roman.
Отпечатано на ризографе. Усл. печ. л. – 5,0. Уч.-изд. л. – 4,8.
Тираж 100 экз. Заказ №

ИПК БГПУ 450000, г.Уфа, ул. Октябрьской революции, 3а