

# Lehrbuch der **Botanik**

für Hochschulen

Begründet von  
E. Strasburger · F. Noll  
H. Schenck · A. F.W. Schimper

## **35. Auflage**

neubearbeitet von  
Peter Sitte  
Elmar W. Weiler  
Joachim W. Kadereit  
Andreas Bresinsky  
Christian Körner

# Ботаника

## Учебник для вузов

На основе учебника

Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

**35-е издание**

Издание переработано

П. Зитте, Э. В. Вайлером, Й. В. Кадерайтом,

А. Брезински, К. Кёрнером



Москва  
Издательский центр «Академия»  
2007

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,  
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

# Ботаника

## Учебник для вузов

На основе учебника

Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

В четырех томах

Перевод с немецкого

Под редакцией

А. Г. Еленевского,

В. Н. Павлова,

А. К. Тимонина,

И. И. Сидоровой,

В. В. Чуба



Москва  
Издательский центр «Академия»  
2007

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,  
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

# Ботаника

Учебник для вузов

Том 4

## Экология

Под редакцией  
А. Г. Еленевского,  
В. Н. Павлова

*Допущено  
Учебно-методическим объединением  
по классическому университетскому образованию  
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по направлению 020200 «Биология»  
и биологическим специальностям*



Москва  
Издательский центр «Академия»  
2007

УДК 58(075.8)  
ББК 28.5я73  
Б86

Рецензенты:

проф. *Г. Н. Огурева* (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова);  
чл.-кор. РАН, проф. *Р. В. Камелин*

**Ботаника.** Учебник для вузов : в 4 т. : пер. с нем. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Б86 Й. В. Кадерайт, А. Брезински, К. Кёрнер ; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.]. — М. : Издательский центр «Академия», 2007. — 256 с., [16 с. цв. вкл.]

Т. 4. Экология / под ред. А. Г. Еленевского, В. Н. Павлова

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.)

ISBN 978-5-7695-2747-0 (Т. 4) (рус.)

ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH)

Многократно переиздававшийся в Германии, переведенный на многие языки учебник «Ботаника» Э. Страсбургера уникален своей исторической преемственностью, широтой охвата материала и ультрасовременностью приводимых данных: каждое издание, в том числе и последнее, полностью перерабатывается и обновляется по сравнению с предыдущим.

На русском языке учебник выходит в четырех томах. Четвертый том посвящен проблемам экологии растений.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезен преподавателям и научным работникам.

УДК 58(075.8)  
ББК 28.5я73

Данное произведение является переводом Strasburger Lehrbuch der Botanik, 35-е издание.

Elsevier GmbH и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Авторские права П. Зитте, Э. В. Вайлера, Й. В. Кадерайта, А. Брезински, К. Кёрнера защищены в этом и во всех последующих изданиях.

*Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается*

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.) © 2002 Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg  
ISBN 978-5-7695-2747-0 (Т. 4) (рус.) © Издание на русском языке, перевод на русский язык,  
ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH) оформление. Издательский центр «Академия», 2007

# Предисловие к 35-му немецкому изданию

Учебник «Ботаника» для высшей школы (35-е издание) Эдуарда Страсбургера вступает в новую фазу своей более чем 100-летней истории. Два соавтора, Хуберт Циглер и Фридрих Эрендорфер, активно участвовавшие соответственно более двадцати и тридцати лет в создании данного труда, выбыли из страсбургерской команды по возрасту. Мы, а также большая армия читателей курируемых Циглером и Эрендорфером разделов благодарны им за их выдающиеся достижения. Теперь авторами этих разделов стали более молодые эксперты. Часть материала по физиологии переработана и дополнена главой по аллелофизиологии Эльмаром В. Вайлером (Бохум), который, кроме того, обновил главу по молекулярным основам в структурной части. Материал в области эволюции и методы систематики переработал Йоахим В. Кадерайт (Майнц), взявший на себя также обзор семенных растений и историю растений. Наконец, Кристианом Кёрнером (Базель) в значительной мере заново составлены главы по экологии (экология растений, растения в биосфере, популяционная и вегетативная экология).

Новая команда старалась соответствовать задачам академического преподавания ботаники — представить на хорошем уровне все существенные основы этого предмета, а также проинформировать читателей о достаточно достоверных новых результатах исследований и их применении (например, трансгенные растения или биомасса и продуктивность). Неизменной осталась и цель — достойно отразить все разделы науки о растениях и смежные области. В соответствии с этим в учебнике уделяется большое внимание не только фотоавтотрофным, «зеленым», организмам, но и всем тем гетеротрофным группам, которые происходят от автотрофных

или важны для понимания филогении, физиологии и экологии автотрофов (прокариоты, грибы). Кроме того, мы стремились улучшить и так богатый иллюстративный материал (например, с помощью четырехцветных иллюстраций, унификации всех химических формул), а также структуру учебника (например, используя численное членение, обзоры содержания в начале каждой главы, ссылки, вставки по важным специальным темам и, наконец, перечни вставок и таблиц в оглавлении). Ссылки на новую литературу делают возможным углубление в предмет там, где более подробное обсуждение выходит за рамки учебника. Многочисленные ссылки экономят время студента на обращение к указателю, но в основном обозначают связи между дисциплинами и создают систему материала, вынужденно предложенного линейно. Наконец, набор некоторого материала мелким шрифтом позволяет «перепрыгнуть» те места в книге, содержание которых менее важно, прежде всего для начинающего. Поэтому учебник представлен как бы в двух вариантах: один для младших курсов, другой для старших.

Сердечно благодарим тех, кто помогал нам конструктивной критикой и предоставлением иллюстраций. (Их имена частично раскрываются в благодарностях, помещенных в начале текстовой части, и в подписях к рисункам. Иллюстрации, авторы которых не названы, делали мы сами.) В работе над книгой нам основательно помогал доктор Андреас Буль (Халле). Решающей помощью было для нас необычное приглашение к работе лектора Инги Айкен (Штутгарт) и госпожи Эльке Литманн из производственного отдела издательства. Издательство Spektrum Verlag, возглавляемое доктором Ульрихом Г. Мольт-

манном, несмотря на давление постоянно обостряющейся конкуренции, не только полностью поддержало новое оформление традиционного труда, но и со своей стороны энергично продвигало его вперед. Обновление в этой области касается пакетных предложений, благодаря которым в Германии книга может быть получена вместе с уже зарекомендовавшей себя брошюрой «Помощь в обучении. Ботаника», а также со «Словарем по ботанике» Г. Ваге-

нитца (Геттинген) на CD-ROM и/или постером «Систематика: Ботаника» А. Брезински и Й. В. Кадерайта.

Мы желаем всем читателям успешно освоить с помощью учебника «Ботаника» эту науку, важность которой растет вместе с ее комплексностью.

Фрайбург, Бохум, Майнц, Регенсбург  
и Базель, февраль 2002

*Авторы*

# Предисловие к 1-му немецкому изданию

Авторы учебника «Ботаника» уже много лет работают доцентами ботаники в университете г. Бонна. Они постоянно обмениваются научными мыслями и методическими предложениями. Теперь авторы пытаются совместно изложить в книге свой научный опыт, накопленный в течение жизни. Материал учебника был распределен так: Эдуард Страсбургер взял на себя обязанность по написанию введения и морфологии, Фритц Нолль — физиологии, Генрих Шенк — материала о споровых растениях, А. Ф. В. Шимпер — явноточных растений.

Даже если каждый автор несет научную ответственность только за написанную им часть, единообразие всех частей обеспечивалось постоянным согласованием. Поэтому книгу, несмотря на то что у нее есть несколько авторов, можно считать единым произведением.

Учебник «Ботаника» предназначен для студентов вузов и должен прежде всего

пробудить у них научный интерес, стимулировать научные знания и выводы. Но одновременно авторы обращают внимание на практические требования обучения и удовлетворяют потребности медиков и фармацевтов. Так, медик сможет из цветных иллюстраций получить сведения о ядовитых растениях, важных для него, фармацевт — найти в книге необходимые указания на лекарственные растения и наркотики.

Многочисленные иллюстрации были подготовлены в основном авторами учебника, ряд иллюстраций имеют других авторов.

Нельзя недооценить любезность господина издателя, который не жалел расходов на цветные иллюстрации в тексте и прилагал все усилия, чтобы придать книге законченный вид.

Бонн, июль 1894

*Авторы*





Эдуард Страсбургер  
\*01.02.1844, Варшава — †19.05.1912, Бонн  
основоположник учебника для высшей школы «Ботаника»

После изучения естественных наук в Париже, Бонне и Йене, а также написания докторской диссертации в Йене Эдуард Страсбургер защитил докторскую диссертацию в 1867 году в Варшаве и в 1869 году в возрасте 25 лет был приглашен в качестве профессора ботаники в университет Йены, а в 1881 году — в университет Бонна. Под его руководством Ботанический институт в Поппельсдорфском замке вошел в список международных центров ботаники. Здесь Э.Страсбургер со своими сотрудниками Ф.Ноллем, Г.Шенком и А.Ф.В.Шимпером написал в 1894 году учебник для высшей школы «Ботаника» (раньше коротко называемый «Боннский учебник»). Этот учебник вместе с много-

кратно издававшимся «Малым ботаническим практикумом» и более обширным «Ботаническим практикумом» отразили ботаническо-микроскопическую практику того времени в вузах. Исследовательская работа Страсбургера в первую очередь была важна и для истории развития цитологии. Ученый установил, что процессы деления ядра (образование, расщепление и движение хромосом) у растений протекают так же, как у животных, т.е. одинаково у всех организмов (1875). Он впервые наблюдал у цветковых растений процессы оплодотворения и слияния мужского ядра с ядром яйцеклетки и сделал вывод, что клеточное ядро — важнейший носитель наследственных структур (1884).

# Авторы учебника «Ботаника»

Учебник «Ботаника» был написан в 1894 году учеными-ботаниками, работавшими в Бонне: Эдуардом Страсбургером, Фритцем Ноллем, Генрихом Шенком, А. Ф. Вильгельмом Шимпером, и в последнее время ими, а также ниже названными авторами переиздание учебника было продолжено.

## **Введение и морфология, или структура:**

- 1—11-е издания (1894—1911) — Эдуард Страсбургер  
12—26-е издания (1913—1954) — Ганс Фиттинг  
27—32-е издания (1958—1983) — Дитрих фон Денффер  
33—35-е издания (1991—2002) — Петер Зитте

## **Физиология:**

- 1—9-е издания (1894—1908) — Фритц Нолль  
10—16-е издания (1909—1923) — Людвиг Йост  
17—21-е издания (1928—1939) — Германн Зирп  
22—30-е издания (1944—1971) — Вальтер Шумахер  
31—34-е издания (1978—1998) — Хуберт Циглер  
35-е издание (2002) — Эльмар В. Вайлер

## **Эволюция и систематика, общие основы:**

- 30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер  
35-е издание (2002) — Йоахим В. Кадерайт

## **Низшие растения:**

- 1—16-е издания (1894—1923) — Генрих Шенк  
17—28-е издания (1928—1962) — Рихард Хардер  
29—31-е издания (1967—1978) — Карл Мэгдфрау  
32—35-е издания (1983—2002) — Андреас Брезински

## **Семенные растения:**

- 1—5-е издания (1894—1901) — А. Ф. В. Шимпер  
6—19-е издания (1904—1936) — Георг Карстен  
20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас  
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер  
35-е издание (2002) — Йоахим Кадерайт

## **География растений, геоботаника или экология:**

- 20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас  
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер  
35-е издание (2002) — Кристиан Кёрнер

# Издания на иностранных языках

## **Английский:**

Лондон: 1896, 1902, 1907, 1911, 1920, 1930, 1965, 1971, 1975

## **Итальянский:**

Милан: 1896, 1913, 1921, 1928, 1954, 1965, 1982, 2002

## **Польский:**

Варшава: 1960, ND 1962, 1967, 1971, ND 1973

## **Испанский:**

Барселона: 1923, 1935, 1943, 1953, 1960, 1974, 1986, 1994

## **Сербско-хорватский:**

Загреб: 1980, 1982, 1988, ND 1991

## **Турецкий:**

Стамбул: 1998

# Хронология

ок. 300 до н.э.	«Естественная история растений»: Теофрастос Эрезийос (371 — 286 до н.э.)	1835	Деление клетки у растений: Гуго фон Моль
1151 — 1158	Описание 300 лекарственных и сельскохозяйственных растений, пряностей и наркотиков «De plantis», «De arboribus»: Хильдегард фон Бинген	1838	Основание клеточной теории: Маттиас Якоб Шляйден совместно с анатомом и физиологом Теодором Шванном
после 1530	Старейшая «Книга трав»: Отто Брунфельс, Иеронимус Бок, Леонхарт Фукс	1839	Минеральное питание растений, опровержение гумусовой теории: Юстус фон Либих
1533	Первая кафедра ботаники в Падуе	1846	Термин «протоплазма»: Гуго фон Моль
1583	Первый общий учебник ботаники «De Plantis»: Андреа Чезальпино	1851	Сходства в смене поколений у растений: Вильгельм Хофмайстер
1590	Изобретение микроскопа: Йоханнес и Захариас Янссен	1855	«Omnis cellula e cellula»: Рудольф Вирхов
1665	Открытие клеточного строения тканей «Micrographia»: Роберт Гук	1858	Мицеллярная теория: Карл Нэгели
1675	«Anatome plantarum»: Марселло Мальпиги	1859	«Происхождение видов ...»: Чарлз Дарвин
1682	«Анатомия растений»: Неемия Грю	1860	Водная культура: Юлиус Сакс
1683	Первое изображение бактерий: Антониус ван Левенгук	1860	Опровержение теории абиогенеза: Херманн Хоффманн, Луи Пастер
1694	Наличие полов у растений: Рудольф Якоб Камерариус	1862	Крахмал как продукт фотосинтеза: Юлиус Сакс
1735	Бинарная номенклатура. «Systema naturae»; «Species plantarum» (1753): Карл фон Линней (Каролус Линнеус, 1707 — 1778):	1866	«Опыты с растительными гибридами», правила наследования: Грегор Мендель (1822 — 1884)
1779	Открытие фотосинтеза: Ян Ингенхаусц	1866	Концепция экологии: Эрнст Геккель
1790	«Метаморфоз растений»: Иоганн Вольфганг фон Гёте	1867—1869	Двойственная природа лишайников: Симон Швенденер
1793	Основание экологии цветков: Кристиан Конрад Шпренгель	1869	Открытие ДНК, фосфорсодержащий «нуклеин»: Фридрих Мишер
1804	Открытие растительного газообмена: Николая Теодор де Соссюр	1875	Открытие деления ядра у растений: Эдуард Страсбургер
1805	Основание географии растений: Александр фон Гумбольдт	1877	«Осмотические исследования»: Вильгельм Пфеффер
1809	«Philosophie zoologique», учение о происхождении видов: Жан Ба- тист де Ламарк	1883	Пластиды как самореплицирующиеся органеллы, возможные потомки внутриклеточных симбионтов: Андреас Ф.В.Шимпер, Ф.Шмитц
1822	Открытие осмоса: Анри Дютроше		
1831	Открытие клеточного ядра: Роберт Браун		

- 1884 «Физиологическая анатомия растений»: Готтлиб Хаберландт
- 1884 «Сравнительная морфология и биология грибов, миксомицетов и бактерий»: Антон де Бари
- 1884 Открытие слияния ядер при оплодотворении цветковых растений: Эдуард Страсбургер
- 1887 Мейоз: Теодор Бовери
- 1888 Функция корневых клубеньков бобовых: Х. Хелльригель и Х. Вильфарт, М. В. Байеринк, А. Празмовски
- 1894 Первое издание учебника Эдуарда Страсбургера «Ботаника»
- 1897 Сбраживание с помощью бесклеточного дрожжевого экстракта: Эдуард Бухнер
- 1900 Переоткрытие менделевских правил наследования: Эрих Чермак фон Сейсенегг, Карл Корренс и Гуго де Фриз
- 1901 Мутационная теория: Гуго де Фриз
- 1902 Симбиогенез, пластиды как потомки цианобактерий: Константин Мережковский
- 1904 Концепция экосистем: Т. А. Тэнсли
- 1909 Пластиды как носители наследственных структур: Карл Корренс и Эрвин Баур
- 1910 Полиплоидия: Эдуард Страсбургер
- 1913 Объяснение структуры хлорофилла: Рихард Вилльштеттер
- 1913 «Микрохимия растений»: Ганс Молиш
- 1916 Экспериментальное производство полиплоидного томата: Ганс Винклер
- 1917 Математика формообразования, аллометрия: «О росте и форме»: Д'Арси В. Томпсон
- 1920 Первые систематические исследования фотопериодизма: В. Гарнер и Х. А. Аллард
- после 1920 Макромолекулярная химия: Х. Штаудингер
- 1922 Генотипическая концепция растительной адаптации: Г. Турессон
- 1925 Двухслойная модель биомембран: Э. Гортер, Ф. Грендель
- 1926 Доказательство образования фактора роста (гиббереллин) *Gibberella fujikuroi*: Э. Куросава
- 1928 Открытие пенициллина: А. Флеминг
- 1928 Трансформация пневмококков: Ф. Гриффит
- 1928 Эу- и гетерохроматин: Э. Хайтц
- 1930 Теория флоэмного транспорта: Э. Мюнх
- 1930 Экспериментальный ресинтез аллотетраплоидного гибридного вида *Galeopsis tetrahit*: А. Мюнтцинг
- 1930—1934 Физический анализ транспирации, транспирационные сопротивления: А. Зейбольд
- 1930—1950 Синтез генетики и эволюционной теории: Р. А. Фишер, Дж. С. Холдейн, Ф. Г. Добжански, Э. Майр, Д. С. Хаксли, Дж. Г. Симпсон, Дж. Л. Стеббинс
- 1931 Фотосинтетический  $O_2$  происходит из воды: К. ван Нил
- 1931 Первый электронный микроскоп: Э. Руска; с 1939 г. коммерческое изготовление «сверхмикроскопов» по Э. Руске и Б. фон Боррису на заводе Siemens, по Х. Малю и др. на заводе AEG
- 1933 Теория клеточного дыхания: Х. Виланд
- 1934 Концепция ниш сосуществования организмов: Г. Ф. Гаузе
- 1935 Физиологические основы производства лесов: П. Бойсен-Йенсен
- 1935 Кристаллизация вируса табачной мозаики: У. М. Стэнли
- 1935 Первое использование изотопов для исследований обмена веществ: Р. Шёнхаймер и Д. Риттенберг
- 1937 Цикл лимонной кислоты: Х. А. Кребс
- 1937 Фотолит воды с помощью изолированных хлоропластов: Р. Хилл
- 1937—1943 «Сравнительная морфология высших растений»: В. Тролль
- 1938 «Субмикроскопическая морфология протоплазмы и ее производных»: А. Фрай-Висслинг
- 1938—1947 Цитогенетическая биосистематика и эволюционные исследования у сосудистых растений: Э. Б. Бэбкок, Дж. Л. Стеббинс

- 1939—1941 Центральная роль АТФ в энергетическом балансе клетки: Ф. Липманн
- 1939—1953 Изменение  $^{13}\text{C}$  у растений: А. Нир и Э. А. Гульбрансон, Х. К. Урей, М. Кальвин, Й. В. Вайгель, П. Берчи
- 1941 Данные по живым экземплярам *Metasequoia*, которая до этого была известна только как ископаемая: Т. Кан, В. Вонг, К. Ву. Описание как *M. glyptostrobooides* в 1948 г. Х. Х. Ху и В. К. Ченг
- 1943 Доказательство генетического действия ДНК: О. Т. Эвери, К. М. МакЛеод и М. МакКарти
- 1947—1949 САМ-метаболизм: В. и Й. Боннер, М. Томас
- 1950 Прыгающие гены у кукурузы: Барбара МакКлинток
- 1950 Кладистические методы биосистематики: В. Хенних
- 1952 9 + 2-строение жгутиков: Ирэне Мантон
- 1952 Доказательство трансдукции наследственных структур у бактерий: Й. Ледерберг
- 1952—1953 Методы фиксации и тонких срезов для электронной микроскопии: К. Р. Портер, Ф. С. Сёстранд, Г. Э. Паладе
- 1952—1954 Фитохромная система: Х. А. Бортвик, С. Б. Хендрикс
- 1953 Производство аминокислот в условиях первичной земли: С. Миллер
- 1953 Двухспиральная модель ДНК: Дж. Д. Уотсон и Ф. Х. К. Крик
- 1953 Закономерности использования света в растительных травостоях: М. Монси, Т. Сэки
- 1954 Фотофосфорилирование: Д. Арнон
- 1954 Инфракрасный газоанализатор для непрерывного измерения фотосинтеза: К. Эгле и А. Эрнст
- 1954 Выделение веществ с цитокининовым действием: Ф. Скуг, К. О. Миллер
- 1954—1966 Открытие  $\text{C}_4$ -фотосинтеза: Х. П. Корчак, Й. С. Карпилов, М. Д. Хач и К. Р. Слэйк
- 1955 Первое доказательство «self-assembly»/самосборки (у ВТМ): Х. Френкель-Конрат и Р. Вилльямс
- 1957 Цикл фотосинтеза: М. Кальвин
- 1958 Экспериментальное доказательство полуконсервативной репликации ДНК: М. Мезельсон и Ф. В. Шталь
- 1960 Выделение протопластов: Э. К. Кокинг
- 1960—1961 Две световые реакции в эукариотических фототрофных организмах: Р. Хилл, Л. Н. М. Дуйсенс, Х. Т. Витт, Б. Кок
- 1961 Хемиосмотическая теория образования АТФ: П. Д. Митчелл
- 1961 Генетический код объяснен: М. В. Ниренберг, Й. Х. Маттэи и др.; универсальность кода: Ф. Х. К. Крик, Л. Барнетт, С. Бреннер и Р. Й. Уоттс-Тобин
- 1961 Модель регуляции активности генов: Ф. Жакоб и Й. Моно
- 1961 «Жизнь, ее природа, происхождение и развитие»: А. И. Опарин
- 1961 ДНК-гибридизация: С. Шпигельман
- 1962 Фотодыхание: Н. Е. Толберт
- 1962 Хемотаксономия растений: Р. Хегнауэр
- 1963—1964 Открытие абсцизовой кислоты: П. Ф. Уореинг и Ф. Т. Эддикотт
- 1964 Закономерности компартментации у настоящих клеточных: Э. Шнепф
- 1964—1966 Гаплонтные культуры: С. Гупта и С. К. Магешвари
- 1965 Первый коммерческий растровый электронный микроскоп: К. Оатс, Cambridge Instr.
- 1968 Повторяющиеся последовательности в составе генов эукариот: Р. Й. Бриттен и Д. Э. Коне
- 1970 Про- и эукариоты как отдельные империи организмов: Р. Й. Станир
- 1970 Современная формулировка эндосимбиотической теории: Линн Маргулис

- 1970 Родословные древа последовательностей: Маргарет О. Дейхофф
- 1971 Получение Высших растений из протопластов листа: И.Такебе и Г. Мельхерс
- 1971 — 1972 Сигнальные последовательности при транспорте протеинов через мембраны: Г. Блобел и Б. Добберштайн, К. Мильштайн
- 1972 Жидкостно-мозаичная модель биомембраны: С. Й. Сингер и Г. Л. Николсон
- 1974 Рестрикционные эндонуклеазы как инструменты анализа ДНК: В. Эрбер
- 1976 Пэтч-кламп-техника для изучения ионных каналов в мембранах: Э. Неер, Б. Сакманн
- 1977 Секвенирование ДНК: В. Гилберт, Ф. Сэнгер
- 1977 Особое положение архебактерий: К. Р. Вёзе, О. Кандлер
- 1977 Мозаичные гены, интрон/экзонная структура генов: С. Хогнесс, Й. Л. Мандель, П. Чамбон
- 1979 *Arabidopsis thaliana* как модельное растение для молекулярной биологии («растительная дрозофила»): К. Р. Сомервиль, Э. М. Мейеровитц и др.
- 1979 *Agrobacterium tumefaciens* как переносчик генов: Й. Шелл, М. ван Монтаго и др.
- 1980 Реконструкция гаметофита псилофитов: В. Реми
- 1982 Объяснение структуры бактериального фотосинтетического реакционного центра: Й. Дайзенхофер, Х. Михель, Р. Хубер
- 1982 «Рибозимы», РНК как ферменты: Т. Р. Чех, С. Альтман
- 1985 Полимеразная цепная реакция: К. Муллис
- 1986 Первые полные секвенирования хлоропластной ДНК (*Nicotiana*: М. Сугиура с сотр.; *Marchantia*: К. Охайама с сотр.)
- 1991 Генетическое программирование образования цветка гомеотическими генами, «АВС-модель»: Э. М. Мейеровитц, Э. С. Козн, Х. Седлер
- 1993 Молекулярная кладограмма покрытосеменных на основе ДНК-последовательностей хлоропластного гена *rbcL*: М. Чейз с сотр.
- 1995 Первые полные ДНК-последовательности геномов бактерий (*Haemophilus influenza* и *Mycoplasma genitalium*: Й. К. Вентер с сотр.)
- 1996 Первые полные ДНК-последовательности геномов архебактерий (*Methanococcus jannaschii*: Й. К. Вентер) и эукариот (дрожжи, *Saccharomyces cerevisiae*: участвовали свыше 100 лабораторий)
- 1999 Идентификация Amborellaceae как базальной группы покрытосеменных: С. Мэтьюс и М. Додонохью; П. С. Солтис с сотр.; Й.-Л. Кью с сотр.
- 2000 Первая полная ДНК-последовательность высшего растения, резунки Таля *Arabidopsis thaliana*: The Arabidopsis Genome Initiative, участвовали 27 лабораторий в США, Европе и Японии
- 2001 «Золотой рис»: первое введение пути биосинтеза (провитамина А) в особенно важную для человеческого питания растительную ткань, эндосперм риса, путем трансформации: И. Потрикус и П. Бейер

# Предисловие к русскому изданию

Предлагаемая вниманию читателей книга Э. Страсбургера «Ботаника» впервые вышла в свет более 100 лет назад и быстро получила признание мировой научной общественности за фундаментальность и широту охвата материала, оригинальность и наглядность его представления, доступность изложения, став классическим пособием для многих поколений исследователей. Жизнь растений во всем многообразии ее проявлений, сложность структурно-функциональных взаимосвязей, обеспечивающих роль и место растений в биосфере, становились более понятными и зримыми после прочтения книги. Переиздание книги после кончины Э. Страсбургера поддерживается международными коллективами авторитетных ученых, которые, сохраняя принципы построения книги, наполняют ее новым фактическим материалом, поддерживают теоретический уровень изложения согласно времени переиздания.

Постоянное обновление издания обеспечило ему необычно долгую жизнь. И настоящее издание очень отличается от предыдущих: в переработке четырех основных разделов из шести приняли участие новые авторы. Перевод 35-го издания этой оригинальной книги, без сомнения, классической сводки по ботанике, должен стать полезным и необходимым пособием для русскоязычных читателей, изучающих ботанику как интегральную науку о жизни растений. Его нельзя рассматривать в качестве стандартного учебника. Это пособие для всех тех, кто выбрал для себя растительный мир как интересный объект исследования и хочет получить о нем новейшие научные представления, что важно и для начинающего ботаника, и для опытного натуралиста-исследователя, и особенно для студентов, аспирантов, преподавателей вузов.

Книга начинается с описания структуры и свойств воды и биохимии полимеров растительной клетки (нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов), что является достаточно обобщенным и позволяет при изучении последующих разделов — цитологического, морфологических и анатомических — лучше понять принципы функциональной организации клетки и растительного организма. В разделе о строении клетки дается описание методологии ее изучения, приводятся современные представления о биохимии, физикохимии и работе мембран, о компартментации и клеточных компартментах, их эволюции.

Значительная часть книги — это описание физиологических функций растительного организма, их метаболических систем, составляющих основу жизнедеятельности и обеспечивающих существование организма в разнообразных условиях среды. Такие метаболические системы находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом, и координация их функционирования во времени и пространстве представлена на современном уровне.

Обменные реакции в организме требуют значительных затрат энергии, источником которой служат универсальные для клеток бактерий, хлоропластов и митохондрий растений и животных процессы трансформации энергии. Во всех этих системах световая энергия, или энергия окисляемых субстратов, используется для организации электронного транспорта в мембране, сопряженного с созданием протонного градиента, который применяется для синтеза молекул АТФ. Поэтому нужно понять общие принципы организации электрон-транспортных цепей в сопрягающих мембранах и дать характеристику основным компонентам, участвующим в переносе

электрона. Это возможно при внимательном изучении соответствующих глав. Важную роль в жизни растительного организма играют взаимодействия митохондрий и хлоропластов, во время которых между ними устанавливаются системы прямых и обратных связей, имеющих существенное значение для поддержания клетки как целостной функциональной единицы, гибко приспосабливающей интенсивность дыхания к действию различных эндогенных и экзогенных факторов. Важнейшей задачей для понимания сущности процессов жизнедеятельности растения является изучение современных представлений в области фотосинтеза как физиологической функции, составляющей основу биоэнергетики. Фундаментальные процессы фотосинтеза — структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата, молекулярная структура и физико-химические свойства пигментных систем, механизм первичных процессов преобразования энергии и представления о структуре и функционировании реакционных центров — подверглись в последние годы перееисследованию, что нашло отражение в соответствующих главах.

Растения — это компоненты биосферы, которые выполняют огромную геохимическую работу, обусловленную прежде всего их способом минерального питания и водообмена. За последние годы существенно изменились наши представления о поступлении ионов и воды в растение, значительно расширились знания о функциях элементов минерального питания. Большой объем материала о механизмах поступления ионов и воды в апопласт, системах их транспорта через мембраны, транспорте веществ на ближние и дальние расстояния и их круговороте по растению, изложенный в книге, позволяет понять роль этих процессов в формировании функционально-целостной системы.

Рост и развитие растений представляют собой интегральные физиологические функции, в которых раскрываются генетические возможности организма, обеспечивающие адаптивный и репродуктивный потенциал вида. Изучение принципов гормональной, световой, термо- и других ви-

дов регуляции роста и развития растений составляет важнейший раздел ботаники. Жизнь растительного организма протекает в постоянном взаимодействии как с абиотическими (физическими, химическими), так и с биотическими (другими растениями, животными, микроорганизмами) факторами внешней среды. И эти взаимодействия могут существенно модифицировать развитие растения и его потенции к воспроизведению. Очевидны возможные изменения в структуре ценозов, обусловленные гипервлинием абиотических и биотических факторов. Эволюция выработала множество механизмов, позволяющих растению преодолеть неблагоприятные воздействия и сохранить потенциал размножения и распространения. Действие каждого стресс-фактора рассматривается как с позиций его повреждающего эффекта, так и с точки зрения ответных реакций растительного организма, направленных на формирование механизмов адаптации, которые позволяют преодолеть или избежать неблагоприятные воздействия.

Помимо текста несомненным достоинством книги является широкое использование многочисленных схем, таблиц и разнообразных иллюстраций: рисунков, микрофотографий высокого разрешения, карт и фотографий ландшафтной растительности. Можно отметить существенное увеличение объема раздела «Экология», включившего в этом издании все основные сведения современной науки о растительном покрове Земли, а также систематику растений в рамках системы, основанной на учете новейших молекулярно-генетических исследований родственных связей между различными таксонами. Разработанные ботаниками в последние годы подходы позволили значительно продвинуться в понимании принципов функционирования растительного организма или растительных сообществ как целостных биологических систем, что отражено в данной книге и несомненно будет интересно широкому кругу читателей.

*Профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова  
И. П. Ермаков*



# Предисловие научного редактора

Четвертая, заключительная, часть 35-го издания учебника Э.Страсбургера «Ботаника» в авторском варианте носит название «Экология». Если предшествующие части книги содержат всесторонние характеристики различных представителей многообразного царства растений на разных уровнях организации (от молекулярного до организменного), рассматривают закономерности и специфические особенности основных процессов жизнедеятельности растений — их физиологию, таксономическое разнообразие, то части, объединяемые в последнем томе, призваны объяснить не менее удивительный феномен — пространственно-временную организацию растительного мира в глобальном масштабе — растительность или растительный покров земного шара. Очевидно, что в процессе заселения необозримых пространств суши, океанических, морских и пресноводных бассейнов растениям пришлось приспосабливаться к различным условиям существования.

Следует заметить, что растения в силу присущих им способностей к расселению (за счет размножения) почти всегда вынуждены были как в прошлом, так и в настоящем времени существовать не изолированно, а в постоянном соседстве и взаимодействии друг с другом и с особями других организмов (при этом не только растений), живущих рядом, на тех же местобитаниях. Это требовало от растений-компонентов, образованных в процессе совместного произрастания растительных сообществ, или фитоценозов, выработки определенных «правил общежития». В этих «правилах» взаимоотношения отдельных растений с внешней средой должны быть согласованы таким образом, чтобы обеспечить не только выживание каждого индивидуума, но и возможность удержания

занятой территории всем сообществом. Именно такое представление о взаимоотношениях растений с окружающей средой, утвердившееся в экологии только во второй половине XX в. и включившее целый комплекс их биотических взаимодействий как между собой, так и с другими компонентами природных экосистем — биоценозов, объединило аутоэкологию и синэкологию, выделившуюся в особую ботаническую дисциплину — фитоценологию, или фитосоциологию, изучающую закономерности и особенности функционирования и взаимодействия с факторами природной среды популяций растений и растительных сообществ.

Настоящий том учебника включает четыре раздела: основы экологии растений; растения в жизненном пространстве; экология популяций и растительных сообществ; растительность земного шара. Эти разделы экологической направленности придают книге Страсбургера законченность в плане охвата всех важнейших аспектов ботанической науки, а их конкретное содержание отражает всегда присущую данному изданию научную фундаментальность и современность.

Первые два раздела в наибольшей степени соответствуют классическому пониманию экологии растений. Так, рассмотрение основ экологии растений начинается с определения понятий и терминов, относимых обычно к общеэкологическим: лимитированность, процветание, оптимум, стресс, адаптация, экосистема, биоценоз, местобитание, биотоп, экотоп и т. п. Необходимость такого подхода несомненна.

Наибольшей новизной характеризуются раздел «Растения в жизненном пространстве». Хотя автор и ошибается, относя экологию растений к таким же молодым наукам, как молекулярная биология

(ее основателями можно считать Александра Гумбольдта, Огюстена и Альфонса Декондолей, Евгения Варминга и ряд других ученых), несомненным является переосмысление многих считавшихся до недавнего времени полностью раскрытых с эколого-физиологических позиций явлений и процессов на основе достижений второй половины XX в. (установление многофакторной, а в ряде случаев и многоэтапной обусловленности приспособительных особенностей растений: морозоустойчивости, свето- и тенелюбия, реакции на красный свет, дефицит влаги и др.). Именно работы последних десятилетий показали более сложную, чем считалось ранее, многомерную взаимозависимость от экологических факторов всех важнейших физиологических процессов, составляющих специфику растений: фотосинтеза, транспирации, корневого питания и др. В этом разделе рассмотрены процессы потребления растениями питательных веществ почвы, в первую очередь азота и фосфора, а также конкуренция и симбиоз в корневой сфере, по-новому охарактеризована роль азота и фосфора в продукционном процессе, иначе объяснены экологическая взаимообусловленность роста, фотосинтеза и дыхания и многие другие явления.

Описание воздействий экологических факторов (радиации, светового режима, тепло- и влагообеспеченности и др.) сопровождается краткими объяснениями проходящих при этом физических процессов и основных показателей, их характеризующих (ФАР, ЕТ, индекс листовой поверхности и т.п.). Умелое и умеренное использование математических формул и уравнений делает изложение материала вполне отвечающим современному уровню научных знаний в области экологии, когда объяснение процессов и реакций растений в большинстве случаев опирается на известные уже количественные расчеты и показатели. Обширный иллюстративный материал (схемы, графики, таб-

лицы, рисунки и фотографии) существенно облегчает понимание описываемых явлений и процессов. Нашли свое место в разделах и описания современных методов экологических исследований. Не менее интересен и насыщен новейшими данными раздел «Экология популяций и растительных сообществ». Несколько удивляет, правда, наличие в нем таких подразделов, как «Ареалы растений», «Флористические области и флористические царства», относящихся обычно к разделам ботанической географии, а также подраздела «Экология растительности», содержание которого составляет основу фитоценологии, или учения о растительных сообществах. Да и начальный подраздел «Экология популяций» в настоящее время чаще относят к особой ветви ботаники, получившей название «Демография растений», как части популяционной биологии, опирающейся на генетику популяций. Однако логика включения этих подразделов в экологическую часть книги отражает позицию автора, фактическое же содержание вполне объективно отражает современный уровень знаний и методов исследования в этой ботанической дисциплине.

Завершающий четвертый том учебника раздел «Растительность земного шара» представляет собой описание современных итогов освоения растениями планеты, характеризуя в кратких очерках с соответствующими иллюстрациями разнообразие как климатических условий, отраженных в климатограммах, так и физиономических типов растительности в разных частях земного шара. У меня нет сомнения, что и читатель-специалист, давно знакомый со Страсбургером по прошлым изданиям, и читатель-новичок, желающий постичь основы современной ботаники, не разочаруются в содержании этой книги.

*Профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова  
В. Н. Павлов*



# Введение

Предыдущие тома учебника «Ботаника» были посвящены метаболизму, развитию и строению растений, их эволюции и как результату последней — огромному разнообразию их форм. Задача завершающих глав, с 12-й по 15-ю, — продемонстрировать высокую приспособляемость растений к условиям существования. Речь пойдет о механизмах освоения местообитания, возможностях растения приспособиться к меняющимся внешним условиям, как абиотическим, так и биотическим, пережить экстремальные ситуации, устоять в конкурентной борьбе и исходя из этих реакций и свойств сформировать популяции и сообщества. Последние, взятые в целом, обуславливают характер экосистемы всей Земли.

Экологическая ботаника занимается такими реакциями растений, которые направлены на то, чтобы такие элементарные жизненные процессы, как фотосинтез или митохондриальное дыхание, несмотря на почти необозримо многогранные условия существования, всегда могли протекать в однообразной клеточной среде. Наряду с физиологическими реакциями важную роль играют прежде всего приспособления жизненного ритма и морфологии — свойства, широта колебаний которых специфична. В конечном счете проблема преодоления различных условий существования решается в природе отбо-

ром генотипов или заменой всего набора видов. Фундамент функциональной экологической ботаники, также ориентированной на разъяснение этих явлений, — физиология, морфология, репродуктивная биология и генетика, таксономия и геоботаника. Необходимы и основы знаний о климате и почвах (в особых случаях и микробиологические).

Научная экология наряду с молекулярной генетикой относится к самым молодым биологическим наукам, в области которых (как и в ядерной физике и астрофизике) за прошедшие десятилетия достигнуты самые крупные успехи. Характерно, что обе они направлены на изучение объектов самой малой и самой крупной величины. Продвижение на ощупь по комплексу запутанных взаимосвязей между организмами, которые трудно себе представить в целом, создавало новое понимание природы и приводило к пониманию относительности значения многих структур и процессов, происходящих на уровне отдельного индивидуума.

Последующие главы построены так, что друг за другом следуют сначала концептуальный обзор и некоторые общие положения (гл. 12), затем обобщение способов приспособлений растений к климатическим и почвенным факторам (гл. 13). Далее идет знакомство с популяциями растений и биоценозами — популяцион-

◀

В дикой природе растения существуют в отношениях конкуренции и партнерства с другими организмами и реагируют на разносторонние влияния климата и почвы. Возникающие в результате этого сообщества и экосистемы отражают данные взаимодействия. Многофакторные условия среды приводят к многообразным сообществам, как, например, в горном (монтанном) поясе северных отрогов Альп близ Энгельберга в Швейцарии (1 200 м). На небольшом пространстве здесь сталкиваются друг с другом горные леса, болота, заросли высокотравья, снеговые ложбинки, скальная растительность, луга по берегам ручьев и культурные ландшафты, созданные человеком. Бук — одна из важнейших лесобразующих пород Европы (на переднем плане ветка бука с галлами, образованными насекомыми; см. рис. 9.1), которая сменяется в этом поясе горным кленом и елью

ной биологией, биотическими взаимоотношениями, геоботаникой (гл. 14). В заключение дан результат всех воздействий и реакций на них — обзор растительности Земли (гл. 15).

Понятно, что интересы экологической ботаники сконцентрированы на наземных биоценозах и при этом особенно на доминирующих в них семенных растениях.

## Благодарности

В то время как основные разделы «Ботаники», как и хорошее вино за годы выдержки, несмотря на многочисленные новации, отражали неоценимую работу предыдущих поколений и накопленные ими знания, экология растений во многих областях начиналась с нуля. В этой молодой частной дисциплине биологии еще очень многое меняется и сложность предмета находится в противоречии с дидактическим обобщением, краткость которого обусловлена объемом учебника. Там, где место для рассуждений ограничено, могут помочь иллюстрации. Большая часть графики, за исключением тех рисунков, которые приводятся по более ранним изданиям, сделана в течение года в лекционном отделе университета Базеля и отражает талант моей сотрудницы Сюзанны Пелаец-Ридль, сумевшей из часто очень фрагментарных набросков сделать четкие иллюстрации. От всего сердца благодарю ее за терпение и творческое участие в работе.

Главы этой части книги затрагивают ряд вопросов, которые иначе трактуются в других учебниках. Естественно, выбор материала и ограничение его лишь самым существенным всегда есть нечто субъектив-

Что касается наземных споровых растений, следует сослаться на гл. 11. Водные биоценозы относятся к области гидробиологии (для морей — морской биологии, для пресных вод — лимнологии); их проблемы здесь можно коснуться только коротко. Замечания о произрастании и образе жизни водорослей также содержит гл. 11.

Поскольку в краткости не всегда талант, но и опасность приводящих к ошибочному пониманию упрощений, для меня были весьма ценны комментарии и исправления, сделанные в отдельных фрагментах главы квалифицированными специалистами. Это К. Бейеркунляйн (Росток), П. Блазер (Бирменсдорф), К. Брекле (Билефельд), Б. Эршбамер (Инсбрук), М. Фишер (Цюрих), Г. Глатцель и Г. Грабхерр (Вена), Й. В. Кадерайт (Майнц), В. Лархер (Инсбрук), Р. Матисек (Мюнхен), Х. Поортер (Утрехт), Х. Рихтер (Вена), Б. Шмид (Цюрих), Р. Зигвольф (Вюренлинген), П. Зитте (Фрейбург), Е. Шпен (Базель), Й. Штёклин (Базель), У. Таппейнер (Инсбрук), Х. Вейт (Берн). Всем им я приношу сердечную благодарность.

Поскольку основные фрагменты этой части книги были впервые включены в «Ботанику», они не прошли процесса «созревания» в нескольких изданиях. Буду особенно благодарен читателям за указания на ошибки или необходимые дополнения.

Кристиан Кёрнер  
Базель, февраль 2002 г.

# 12

# Основы экологии растений

<b>12.1. Лимитированность, процветание и оптимум</b> .....	24
<b>12.2. Стресс и адаптация</b> .....	25
<b>12.3. Фактор времени и нелинейные реакции</b> .....	27
12.3.1. Фенология и биологическое хронометрирование .....	27
12.3.2. Нелинейность и частота .....	28
<b>12.4. Биологическая изменчивость</b> .....	29
<b>12.5. Экосистема и ее структура</b> ...	30
12.5.1. Структура биоценоза .....	30
12.5.1.1. Иерархическая структура .....	30

Научная экология изучает **взаимодействия** между организмами и окружающей их живой и неживой средой. Она охватывает все уровни интеграции — от отдельных организмов до биосферы. Соответственно многообразны направления исследований и частные дисциплины (см. 12.6).

Экология — относительно молодая наука, поэтому все еще трудится над концептуальными построениями, базирующимися, как и в физике, на некоторых основных общепотребительных высказываниях, которые сделали такие ученые, как Т. Р. Мальтус, Ч. Дарвин, Г. Ф. Гаузе, Р. Л. Линдеманн и Р. М. Май. П. Груб сформулировал следующие выводы:

- каждая существующая ненарушенная популяция индивидуумов достигает лимитирования ресурсов;
- в едином жизненном пространстве один вид будет сменяться другим, если у последнего более обильное плодоношение или менее высокая смертность;
- из этого следует, что два вида могут длительно сосуществовать только в том

12.5.1.2. Таксономическая структура ..	31
12.5.1.3. Функциональная структура ...	31
12.5.1.4. Материальная структура .....	33
12.5.1.5. Пространственная структура .....	33
12.5.2. Биотоп: местообитание и факторы внешней среды .....	34
12.5.2.1. Местообитание и местопрорастание .....	34
12.5.2.2. Климат и микроклимат .....	35
12.5.2.3. Почва .....	40
<b>12.6. Подходы к исследованию экологии растений</b> .....	48

случае, если они занимают различные функциональные ниши (см. ниже);

- плотность растительного покрова влияет на популяции или совокупности видов таким образом, что число особей стабильно или подвержено циклическим изменениям;
- имеющаяся энергия уменьшается вдоль пищевой цепи.

Вид может быть заменен генотипом, а в определенных случаях таксоном более высокого ранга (например, родом) или группой функционально сходных видов. Эти «основные положения экологии» имеют значение только при длительных периодах наблюдений (много поколений). Красной нитью через все эти предпосылки проходит ограничение ресурсов и пространства. Под воздействием нарушения может прерваться тесная связь между ресурсной базой и пространственным размещением особей.

Для растений понятие **ресурс** заключается не только в питательных веществах и воде, но и в солнечном свете и даже в наличии симбионтов и опылителей. Нет единого мнения о том, относятся ли к ресурс-

сам температура (тепловая энергия), пространство (место) и время (ниши развития, например начало и длительность цветения). **Экологическая ниша** соответствует определенному сочетанию запаса ресурсов и его источнику (и не только в пространственном отношении). Центральным содержанием изложенных предпосылок является то, что лимитирование — это всеобъемлющий феномен жизни, краеугольный камень экологии, экономии и бюджета ресурсов.

## 12.1. Лимитированность, процветание и оптимум

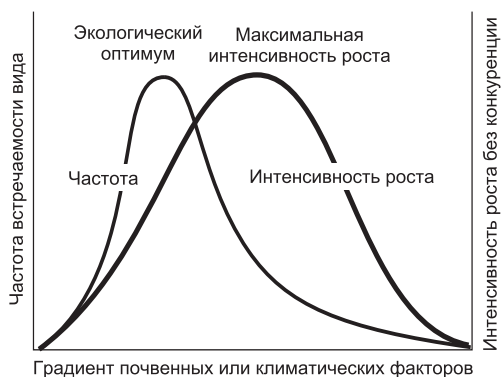
Понятие лимитирования (ограничения) означает «слишком мало» (от лат. *limes* — граница). Слишком мало чего? Слишком мало для чего? Что касается союза чего, то это очевидно. В пустыне слишком мало воды, под пологом леса слишком мало света (конкуренция), на болоте слишком мало доступного растениям азота. Менее очевидные лимитирования выявляются через сравнительные эксперименты и анализы. Часто наблюдается взаимосвязанное лимитирование нескольких факторов (например, при сухости почвы из нее плохо усваиваются питательные вещества). Зато проблематично дать ответ на второй вопрос — лимитирование для чего? Здесь есть две различные основополагающие отправные точки:

- для продуцирования биомассы, т.е. **роста**, независимо от того, какие виды растений ее производят;
- для дальнейшего **существования** вида в жизненном пространстве.

Если в качестве примера взять удобрение азотом естественного луга с большим видовым богатством, то ограниченность ресурсов по отношению к продуцированию биомассы при этом повысится, увеличится и урожай сена. Но если повторять обработку в течение нескольких лет, это приведет к тому, что виды растений, изначально считавшиеся лимитированными, за немногими исключениями исчезнут, и сено будет состоять большей частью из новых видов. Для существования большего числа видов в данном пространстве обеспечение

азотом, наверное, не было лимитированным, а прежнее ограничение продукции биомассы из-за нехватки азота было даже условием, необходимым для существования этих видов (см. 13.8).

Заимствованная из сельскохозяйственных наук, ориентированная на продуцирование биомассы концепция лимитирования мало может помочь экологии. В отношении максимального прироста биомассы почти все растительные сообщества лимитированы дефицитом какого-нибудь ресурса. Если же, напротив, рассматривать характерный для местообитания набор видов, или **биоразнообразие**, понятие «лимитирование» становится проблематичным. Как правило, это именно ограничивающая



**Рис. 12.1.** Естественное произрастание и максимальная интенсивность роста изолированных индивидуумов одного вида растения вдоль градиентов внешней среды.

Ясно видна разница между наивысшей частотой встречаемости вида (экологический оптимум) и теми условиями, при которых в эксперименте без конкуренции со стороны других видов достигается наивысшая интенсивность роста. Это несоответствие объясняется взаимодействием абиотических и биотических факторов и нарушений в природном местообитании (конкуренция, травоядные животные, патогенные организмы, симбионты, пожары, механическое нарушение) или имеет исторические причины (скорость распространения). Часто при физиологически оптимальных условиях роста для одного вида другие виды более конкурентоспособны, так как они лучше справляются с каким-то одним внешним фактором или появились там первыми. Кривая частоты встречаемости может быть многовершинной, экстремально узкой или очень широкой

рост растений нехватка какого-либо ресурса, который произрастанию определенных видов только способствует. Рост растений на сухих лужайках периодически лимитируется засухой. Если их, однако, обводнять, типичные для них виды быстро бы исчезли. Это лужайки «сухих условий», поскольку слагающие их виды засухоустойчивы и приспособлены к данному местообитанию (см. 13.8). Долгосрочность существования означает **процветание (приспособленность)** — «**фитнес**», когда таксон (в большинстве случаев вид) остается постоянно представленным в данном пространстве и воспроизводит нормальное (также способное к размножению) потомство. Оно может (но не обязательно) сочетаться с большой индивидуальной биомассой. Благодаря своему модульному строению растения в этом отношении существенно пластичнее животных (у тех в подавляющем большинстве унитарное строение). Лимитировано существование только таких видов, у которых нет приспособленности к существованию в определенном жизненном пространстве. Специфические для каждого вида условия процветания и пути (механизмы) его достижения — важное поле деятельности экологической ботаники.

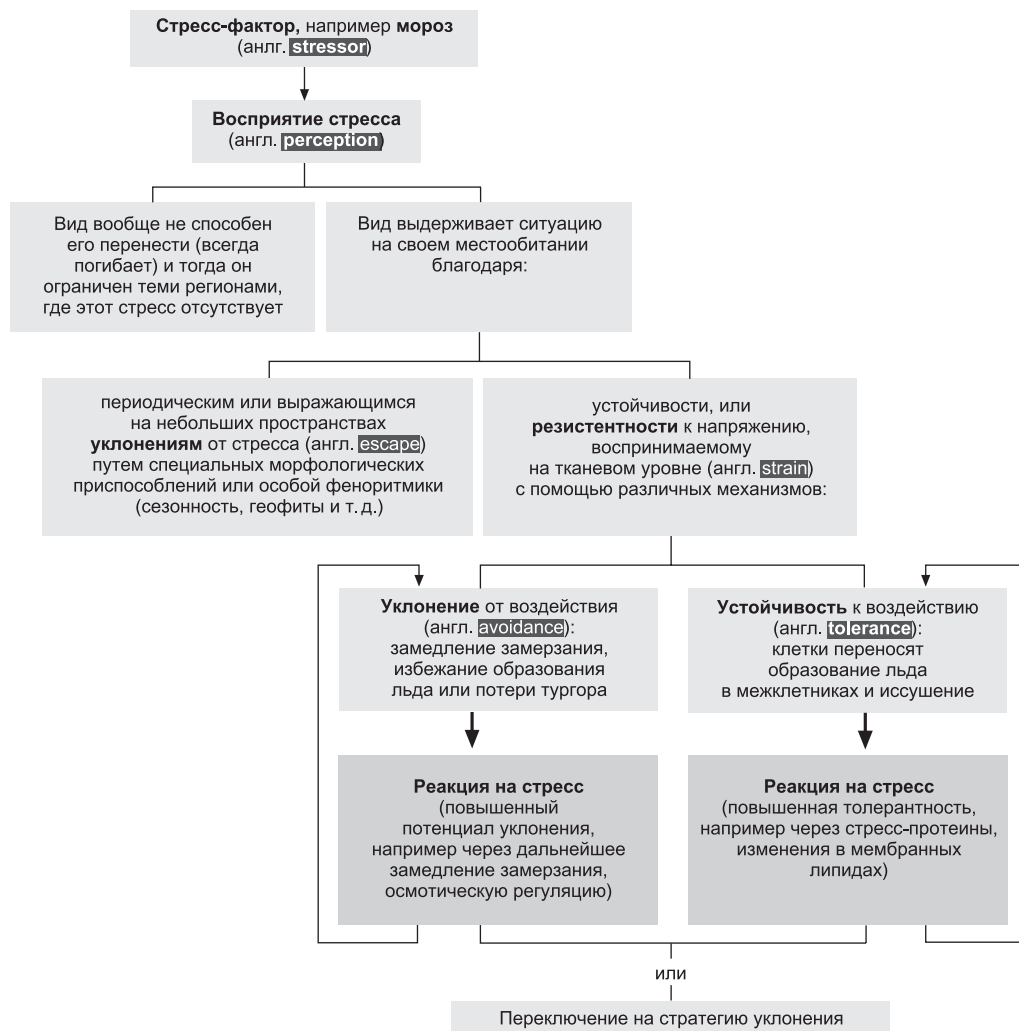
Таким же образом различаются агрономическое и экологическое понятия **оптимума**. Для каждого вида растений можно выявить, при каких условиях внешней среды данное растение растет наиболее успешно, а в отношении продуктивности имеет **оптимальный урожай**. Но это ничего не говорит об успешности его существования в живой природе, в местообитаниях с комбинацией различных факторов. Как правило, существуют другие виды, которые еще лучше справляются с этими условиями или, к примеру, не имеют здесь фитофагов. По меньшей мере также существенно то, что оптимальному (в вышеуказанном смысле — максимальному) росту часто сопутствует снижение устойчивости к нарушениям (механической прочности), стрессу и часто даже к патогенным организмам. Оптимальность условий в жизненном пространстве — результат взаимодействия большого числа абиотических и биотических факторов, и это не может быть воссоздано в однофакторном лабораторном экс-

перименте. **Экологический оптимум** отражает результат оптимальной гармоничности многих жизненных функций (а не только продукции биомассы). О его наличии можно судить прежде всего по относительной численности (обилию) вида, причем очень большую роль играет исторический фактор (например, давно происходившие нарушения), сильное влияние также может иметь степень зрелости сообщества (ранняя это или поздняя стадия сукцессии, см. 14.2.4.2). При широком распространении вида возможны аппроксимации (наука об ареалах, см. 14.2). Но нельзя исходить из положения, что там, где вид обладает максимальной численностью, отдельные факторы среды имеют оптимальные значения для продукции его биомассы (рис. 12.1). Так, обыкновенная сосна *Pinus sylvestris* в Западной Европе может быть обильной и на очень кислых (болотных) и на слабоосновных (известковых) почвах, но она росла бы гораздо лучше на слабокислых почвах, если бы ее оттуда не вытесняли бук или дуб.

## 12.2. Стресс и адаптация

Не каждое отклонение от физиологического оптимума роста означает стресс. Без периодических отклонений от наиболее благоприятных жизненных условий большинство организмов, включая человека, совершенно не смогли бы переживать пиковые нагрузки. У растений такими стимулирующими, доводящими до нужной кондиции нагрузками являются, например, периодический дефицит влаги, колебания температуры, ветровые нагрузки, сильные колебания солнечного излучения. Все они имеют тренирующее, закаливающее действие, являясь таким образом конструктивными, даже если они и снижают продукцию биомассы. От этих жизненно необходимых колебаний нагрузок отличается деструктивная нагрузка, или **стресс**. Часто трудно доказать негативное воздействие стресса, если учтены не все обстоятельства. Так, одно дерево под влиянием стресса может сбросить все листья, а соседнему стресс вообще может стоить жизни, что вполне способствует фитнесу первого, по-





**Рис. 12.2.** Реакции растений на стресс. Из-за многообразия стресс-факторов и ответных реакций растений всеобъемлющая схема преодоления стресса отсутствует. Здесь в качестве примера схематически представлены возможности преодоления стресса в случае заморозка или иссушения. Если растение не может уклониться от таких стрессовых ситуаций, то оно, чтобы их пережить, должно избегать последствий для тканей или вынести их

сколькo оно получит больше места для своего развития. Нужно также учитывать различие между последствиями стресса для изолированно растущей особи и для популяции в сообществе (возобновление). Итак, стресс есть нечто субъективное. Один и тот же стресс-фактор (например, уменьшение количества доступной воды) может быть для одного вида деструктивным, а для другого — повседневным или даже благопри-

ятным. Так же различаются и ответные реакции на стресс, поскольку они зависят как от вида растения (и его предьстории), так и от типа стресс-фактора, поэтому общей схемы преодоления стресса нет. На рис. 12.2 дан пример ориентировочной схемы преодоления минусовых температур и сухости.

Последствия стресса для эволюционного процесса таковы, что в конечном счете

серьезные нагрузки будут лучше переноситься растением или более не будут стрессовыми: в этом случае говорят о **приспособляемости**. Является ли она фактическим результатом адаптаций в случае фиксирования признаков в генотипе и, следовательно, процесса отбора или представляет лишь один «приобретенный» признак, давший внезапный положительный эффект, определить в большинстве случаев невозможно. Но эти причинно важные нюансы редко различаются в терминологии. Правильнее в данном случае говорить об **адаптивных признаках**, а не об адаптации. Иначе говоря, это толерантность, достигнутая в результате постоянной **тренировки** в среде обитания. В ней участвуют повторяющиеся активные процессы, такие, например, как формирование плотной листовой кутикулы на световых листьях; это также **адаптация**. Чтобы правильно оценить такие функциональные различия, выделяют три категории адаптивных признаков:

- модуляционные, или акклимативные, признаки;
- модификационные признаки;
- эволюционные, или генетически фиксируемые, признаки.

Даже если способность к возникновению первых двух категорий адаптивных признаков должна быть также генетически обусловлена, все-таки между ними имеются существенные различия. Модуляционные, или акклимативные, признаки (акклиматизация) означают, что в течение жизни одного органа или всего растения происходят **обратимые** изменения фенотипа, например приобретение устойчивости к морозу под воздействием низких температур. Модификационная адаптация касается главным образом морфологических изменений, которые для данного органа **необратимы**. Из зрелого светового листа естественным образом никогда не получится теневой лист. Наконец, эволюционная (генотипическая) адаптация касается **наследственных** свойств, таких, как суккулентность или фотопериодизм, которые не могут никогда модулироваться или модифицироваться разве лишь в очень узких пределах. Разнообразные адаптивные реакции и признаки растений описаны в гл. 6, 8, 10 и 13.

## 12.3. Фактор времени и нелинейные реакции

### 12.3.1. Фенология и биологическое хронометрирование

Для ботанико-экологических наблюдений применение устойчивых линейных мер времени (час, календарная дата) проблематично в том случае, если нужно сравнивать реакции организмов, связанные с динамикой развития. При определенных обстоятельствах, особи одного и того же вида растений, например, могут зацвести уже через 40 дней после посева, при других условиях — через 80. Для сравнения лучше выбрать определенную фазу развития или фенологическое состояние (например, раскрытие первого цветка), а не определенную дату. Таким образом уделяют внимание **фенологии** (видимое изменение состояния в процессе развития) и подгоняют эти наблюдения под фенофазы. Характерные фенофазы — прорастание или распускание листьев, цветение, плодоношение, листопад или начало старения (физиология развития, см. 7.7). Последовательность этих моментов постоянна, но длительность интервалов между ними вариабельна.

**Фенометрия** измеряет изменения определенных параметров в течение прохождения фаз развития растения. Фенологические ряды представляют собой результат интеграции внешних условий и внутреннего состояния растения, иначе говоря — биологический календарь. Благодаря ценности такого рода биологически интегрированных чисел для характеристики хода погоды фенологические даты используются метеорологической службой. Ретроспективно эти даты имеют чрезвычайное значение для суждений об изменениях климата, так как никакие «нормальные» метеорологические измерительные величины не обладают такой чувствительностью. Для разрешения подобных задач (при условиях, не ограниченных засухой) наиболее подходит так называемое **термическое время** (англ. thermal time) — продукт суммирования температур

(обычно среднесуточных) за период определенной длительности (если это число дней, то суммируются суточные температуры; англ. day degrees); также можно просуммировать и среднечасовые значения (degree hours). Нередко можно обнаружить тесные корреляции между такими «весомыми» мерами времени и фенологией.

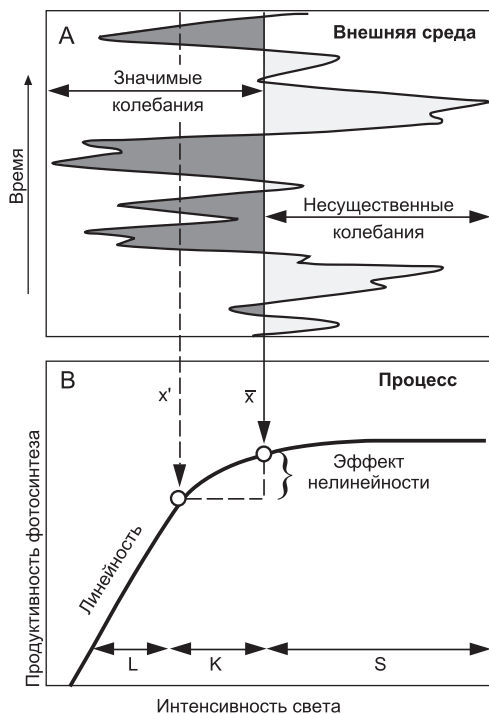
Часто бывает особенно интересно понять динамику вегетативного развития растения в промежутке между двумя такими фенологическими «крупными событиями», как прорастание и цветение. Неоднократно используемая временная мера для последовательного процесса вегетативного развития — **пластохрон**. Пластохрон соответствует отрезку времени между появлением двух следующих друг за другом листьев на одном побеге. Возраст развивающегося побега можно приблизительно определить по числу появившихся листьев с момента определенного исходного временного пункта (стадия 5 листьев равна приблизительно 5 пластохронам). Такие измерения играют особенно большую роль в сельскохозяйственных исследованиях для определения возраста побегов. Данные о возрасте (в днях) имели бы меньшую ценность для сравнений.

### 12.3.2. Нелинейность и частота

Нелинейность связей процессов с окружающей средой является правилом, а не исключением. Типичные примеры — воздействие температуры на дыхание и рост или света и  $\text{CO}_2$  на фотосинтез (см. 13.7). Полученные для одной области данные измерений не могут быть экстраполированы на другую, как это имело бы место при линейности связей (в пределах определенного доверительного интервала), пока не известен характер кривой.

Особую проблему представляют при этом **сильные и нерегулярные колебания внешних условий**, поскольку их низкие и высокие измеряемые величины имеют непропорциональные воздействия. Наряду со знанием графической характеристики связи процесса с внешними условиями для их реконструкции или прогнозов также необ-

ходимы параметры внешней среды, причем высокодискретные во времени, а не их средние значения. На стандартной кривой нормы реакции средние значения варьиру-



**Рис. 12.3.** Нелинейные реакции на варьируемую внешнюю среду.

Большинство жизненных процессов, например продуктивность фотосинтеза (**В**), реагируют на изменения внешней среды нелинейным образом, например на меняющуюся во времени интенсивность освещения (**А**). Средние значения ( $\bar{x}$ ) таких состояний среды непригодны для того, чтобы прогнозировать интенсивность процесса на основе нормы реакции (**В**). В этом примере изменения значений во времени в области **S** несущественны, так как в этой области рассматриваемый процесс насыщен. Изменения слева от  $\bar{x}$  (ненасыщенная область) оказывают воздействие, но в области **K** нелинейным образом. При очень низких значениях переменных внешней среды отношения вначале могут приобретать линейный характер **L** (англ. initial slope). Чтобы в этом примере рассчитать суммарное или среднее значение интенсивности процесса, нужно каждое отдельное значение освещенности сопоставить с соответствующим значением интенсивности фотосинтеза или представить состояние фактора среды в форме распределения частот и умножить по классам

ющих во времени внешних условий дали бы фальшивую картину, не соответствующую их реальному влиянию на процесс.

Особенно наглядно это можно продемонстрировать на кривой воздействия света на фотосинтез (рис. 12.3). Фотосинтез в листьях большинства растений приближается к насыщению при 25 % от полного солнечного излучения. Увеличение интенсивности излучения между этим порогом насыщения и максимумом (100 %) в листьях, перпендикулярно ориентированных к лучам света, не дает прироста фотосинтеза. При очень слабом свете, напротив, фотосинтез очень чувствителен к малейшим колебаниям освещенности. Точное установление варьирующих величин интенсивности излучения в области слабого света имеет очень большое значение, в области насыщения — практически незначимо. Однако арифметическое среднее всех измеряемых величин придало бы одинаковый вес величинам интенсивности фотосинтеза как в области насыщения, так и в области слабого света.

Итак, поскольку временные ряды переменных внешней среды в большинстве случаев для целей анализа воздействий не могут быть усреднены, необходимо либо иметь оригинальные временные данные, фиксируемые с достаточно тонким интервалом (например, для освещения — менее 2 мин), либо табелировать результаты по классам освещенности. Из практических соображений по большей части выбирают второй вариант. Распределение частот состояний внешней среды — удобная мера для того, чтобы судить о варьирующих во времени воздействиях на растения. При каждой оценке влияния среды нужно исходить из «временной ткани» его интенсивности (отсюда — гистограмма; *histos* — ткань) или концентраций рассматриваемого влияющего фактора. Диаграмма частот — это до некоторой степени эмблема функциональной экологии (см. 12.4).

## 12.4. Биологическая изменчивость

С тех пор как проводятся научные биологические наблюдения и эксперименты, осмыслению данных мешает изменчивость. В ботанике, ориентированной на экологию, тоже желательны такие однозначные, понятные результаты, тесные функцио-

нальные связи, в идеальном случае — жесткие причинно-следственные зависимости, известные из «точных наук». К такому идеалу можно тесно приблизиться и при работе с растениями, если соблюдать определеннные начальные и граничные условия. Для этого выбирают по возможности однородный растительный материал (например, клоны одного генотипа); все внешние переменные, кроме той, что интересует наблюдателя, должны быть константными или нелимитированными, а результаты должны относиться к строго определенной области исследуемой реакции. Так достигаются наибольшие точность и воспроизводимость результатов.

Данные результаты, правда, часто нельзя экстраполировать на природные условия, поскольку исключительно однофакторной зависимости или не существует, не бывает таких избранных «оптимальных» условий роста, или этот генотип не играет особой роли. При условиях наблюдений и опытов, близких к естественным, достигнутые результаты лишены подобных недостатков, но все же они очень непостоянны и поэтому трудны для статистической обработки, часто не содержат математически однозначных выражений. В области напряжений между точностью и релевантностью и вращаются экологические исследования. Иногда решение проблемы лежит в комбинации этих подходов. Какой бы из подходов не был выбран, требуется перенесение результатов выборочного контроля на участок реального мира, по возможности большой и всегда с включением в протоколы опытов или наблюдений данных биологической изменчивости (разные генотипы или происхождение вида, разные местообитания, разные виды), при этом, как правило, возрастает разброс включаемых данных, но всегда значительно повышаются и затраты труда.

Эволюция, согласно современному ее пониманию, находится в сильной связи с биологической изменчивостью. Успех существования вида в изменяющихся условиях внешней среды часто будет определяться индивидуумами, которые отклоняются от нормы (средних значений). Желательно поэтому, чтобы эксперименты или наблюдения охватывали по возможности большую изменчивость. Чем больше диапазон наблюдений, тем содержательнее и полезнее будут результаты. Вариабельность форм проявления и типов реак-

ций имеет большое научное и практическое значение, и ее нельзя смешивать с неточностями, возникающими из-за недостатков методов измерений или наблюдений. Напротив, биологическая вариабельность нагляднее всего выявляется из документации распределения частот.

Более высокие материальные, временные и технические затраты требуются для учета внутривидовой и межвидовой биологической изменчивости и границ жизненного пространства растения. При этом необходимо осознавать, как выгоднее получить результаты — путем углубленного исследования небольшого количества проб или путем менее углубленного исследования многочисленных проб. Сама по себе максимально достигаемая точность измерений — недостаточный критерий, чтобы ради него жертвовать учетом биологической изменчивости или созданием условий роста, близких к естественным. Немного информации о многом часто имеет большее значение, чем большая (точная) информация о немногом, если речь идет о подтверждении существующих теорий или формулировании новых. Перед постановкой опытов, требующих значительных технических затрат, нужно выяснить, не разумно ли применить менее дорогие методы, но таким образом, чтобы добиться максимально достоверных, хорошо подкрепленных показаний, которые хотя и менее точны, но безупречны в отношении достоверности документации и статистически защищены от биологических случайностей.

Научная экология непрерывно сталкивается с проблемой, заключающейся в том, что признанные международные правила существуют для математико-статистического выражения результатов, однако не для реальных условий и релевантности опытов и наблюдений, равно как и для выбора объектов. Последние требуют в каждом случае ясного истолкования, прежде всего в экспериментальной экологии. Кроме необходимости охвата биологической изменчивости имеется пять важнейших критериев для достижения близких к реальности и таким образом пригодных для интерпретации, а в идеальном случае и для генерализации результатов:

- сопряженность растения с определенной или (в идеальном случае) естественной средой почвы (почвенные организмы, в особенности микоризообразователи, доступность природных питательных веществ);
- выбор растения в фазе развития, соответствующей решению поставленной задачи;

- достаточная длительность наблюдения;
- репрезентативный климатический режим, т. е. дифференцированный во времени (климатические циклы), пространстве (побег — корень) и в определенных случаях;
- соседство других растений (конкуренция, мутуализм).

Разумеется всегда, как и в каждом естественно-научном исследовании, необходимо независимое индивидуальное и (или) пространственное повторение опытов или наблюдений, но только достигаемая этим «точность» все же не компенсирует нехватки данных в вышеупомянутых пяти критериях или биологическом разнообразии.

## 12.5. Экосистема и ее структура

Под экосистемой понимается совокупность взаимодействующих абиотических и биотических компонентов в какой-либо ограниченной области. Абиотическая матрица (местообитание) обозначается как **биотоп**, а живая составляющая — как **биоценоз**. Эта сильно упрощенная схема разъединяет то, что само по себе неразделимо, поскольку биоценоз постоянно изменяется и создает биотоп; даже его первоначальное пребывание создает свойственное ему жизненное пространство (биотоп), поскольку в абсолютно неживой форме его не бывает. Еловые леса ведь не растут изначально на свойственных им лесных почвах, но такие почвы формируются там, где достаточно долго росли ели. Эта дихотомия — биотоп-биоценоз символизирует тем не менее изменения в физико-химических условиях вместе со связанными с ними организмами.

### 12.5.1. Структура биоценоза

#### 12.5.1.1. Иерархическая структура

Биоценоз — это совокупность всех живых организмов экосистемы: растений, животных, грибов и микроорганизмов. Для

совокупности всех растений существует понятие **фитоценоза**, или растительного сообщества (англ. plant community). Каждый **вид** такого «товарищества» (фитоценология, см. гл. 14), как правило, представлен многими особями, совокупность которых именуется **популяцией** (размножающееся товарищество). Популяция включает все возрастные состояния вида, а также те особи, которые присутствуют незаметно в почве в виде семян. Популяция состоит из генетически различных особей или генетически различных групп индивидов, возникших клональным способом (генетически тождественных в пределах клона), — триб (англ. ramets). При этом индивидуум (особь) воплощает собой определенный **генотип** или в случае генетически идентичной отдельной **раметы** — часть **генеты** (англ. genet — синоним клона). Поскольку возникшие из семян особи также могут быть генетически идентичны (апомиксис, см. 10.1.3.3), клоны, содержащие генетически однородные особи, встречаются чаще, чем можно было бы предположить исходя из их морфологии (например, апомиктический вид *Taraxacum officinale*). Аналогичная иерархическая структура имеется и в сообществах животных, грибов и микроорганизмов.

### 12.5.1.2. Таксономическая структура

Характер экосистемы создает присутствие определенных видов растений. По ним можно судить о местных условиях существования, поэтому часто в начале анализа экосистемы устанавливается список видов (индикаторные виды, см. 12.5.2.2; индикаторное значение, см. 14.3.3). Выявление **числа видов** и относительного **обилия** (частоты) отдельных видов — важная биологическая инвентаризация, обозначаемая в фитоценологии (см. 14.3.3) немецкоязычных стран как структура сообщества (Bestandesstruktur). Поскольку английское слово «structure» (структура) почти исключительно используется для обозначения пространственной структуры (см. 12.5.1.5), целесообразно применить здесь понятие «видовой состав». Понятие **биоразнообразия** обычно применяется для коли-

чественной оценки числа видов. Тем не менее оно также включает внутривидовое генетическое разнообразие и надвидовой уровень, а именно многообразие растительных сообществ (см. 14.2.4.1).

### 12.5.1.3. Функциональная структура

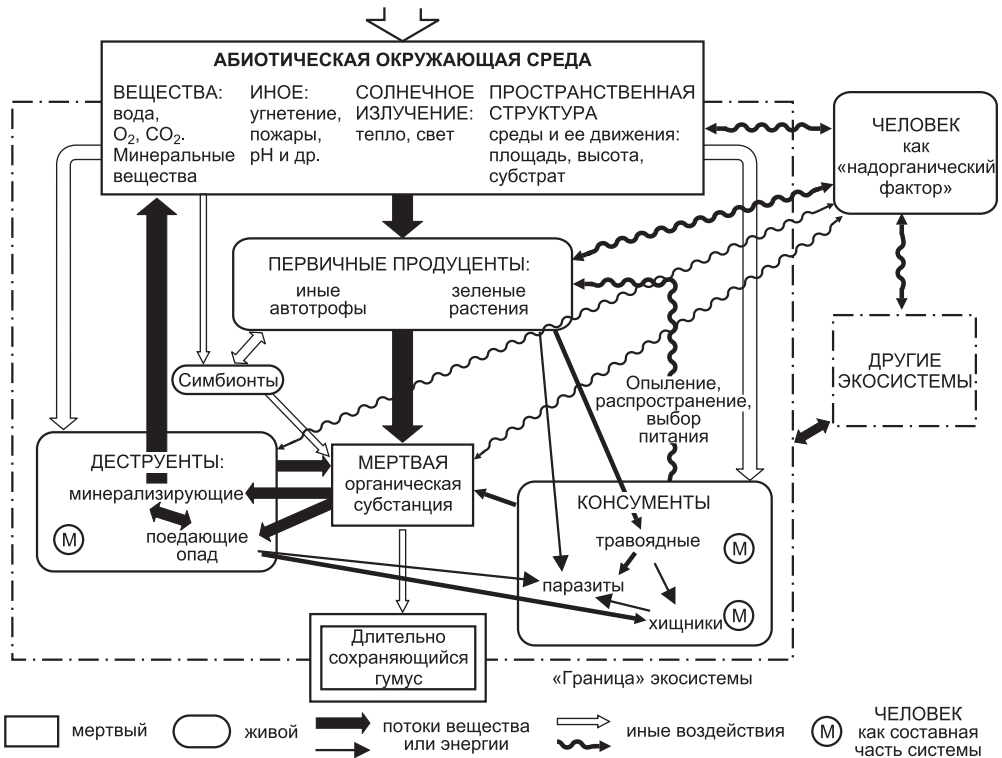
Все фотосинтетически активные организмы объединяются понятием **первичных продуцентов**. Им противостоят **консументы** (поедающие живые организмы) и деструкенты (редуценты, разлагающие органическое вещество). Консументы функционируют непосредственно как **травоядные животные** (фитофаги, питающиеся растениями) или опосредованно как **хищники** (первого, второго или третьего порядка). Мертвые органические остатки в конце концов разлагаются самыми различными **деструкентами**. К ним в особенности относятся **детритофаги** (детрит — мертвый опад; поедающие опад клещи и черви) и **минерализаторы** (бактерии и особые грибы). Такие **пищевые цепи**, или лучше пищевые сети (англ. food web), связывают друг с другом членов каждой экосистемы, как и потоки энергии и круговорот веществ. Эти связи могут быть обратными и делают возможной в ограниченном объеме **саморегуляцию**, направленную против внешних изменений (рис. 12.4).

Внутри растительного сообщества можно различать **функциональные группы**, или функциональные типы (англ. functional types). Теоретически их так же много, как и видов (см. введение к гл. 12), если же рассматривать функционально очень различающиеся возрастные состояния одного индивидуума (например, проросток — дерево), то их даже больше, чем видов. Концепция функциональных групп направлена на то, чтобы свести число огромное разнообразие видов к небольшому числу «сходных по функционированию» категорий, что необходимо прежде всего для моделирования экосистем и теоретических обобщений (генерализации). Существует много таких попыток группирования; приведем некоторые важные. Наиболее простая и, пожалуй, наиболее используемая — это группирование по

**морфотипам** (травы, кустарники, деревья или глубоко укореняющиеся в сравнении с поверхностно укореняющимися розеткообразующие граминоиды и т.д.) и **фенотипам** (однолетние, многолетние, летнезеленые, вечнозеленые и т.д.; фенология, см. 7.7. и 12.3.1). При группировке по **физиотипам** исходят из особенностей обмена веществ, как, например, по типам фотосинтеза:  $C_3$ -,  $C_4$ -, или САМ-типы (см. 6.5.7—6.5.9), по потребности в свете соответственно положению в сообществе (теньевые и солнечные растения), специализации к субстрату (кальцефилы и кальцефобы) или свойствам резистентности (к засухе, засолению почвы, морозу, жаре). **Симбиотипы** основываются на способности к симбиозу с азотфиксирующими бактериями или специальными микоризными грибами. Критериями для объединения в группы могут служить и

различные другие формы мутуализма и паразитизма.

Концепция, изначально инспирированная зоологией, — это группирование по господствующим **жизненным стратегиям** (англ. life strategies), ставшее классическим разделение растений по образу жизни на **r-стратегов** (первая буква слова «reproductive», что подчеркивает их устойчивость) и **K-стратегов** (первая буква слова «kompetitiver», что подчеркивает их преимущественно вегетативный способ размножения); с течением времени было развито много различных концепций стратегий растений. Особенно известна система треугольника Грайма, или CSR-стратегов (конкуренты, стресс-толеранты, рудералы). Она выводится из двумерной матрицы, в которой растения группируются по их толерантности к стрессу и нарушениям (малым или большим); одна из четырех комбинаций (сильный стресс и



**Рис. 12.4.** Концепция экосистемы (по Н. Эллиенбергу).

Упрощенная схема совершенной экосистемы, т.е. широкой саморегулирующей структуры взаимодействий живых организмов и окружающей среды (объяснения см. в тексте)

много нарушений) рассматривается как несуществующая, и остаются три категории. Они маркируют в углах треугольника экстремальные ситуации. Каждое растение занимает свое место между этими экстремами. Расстояния от угловых пунктов называются радиусами; например, стресс-радиус свидетельствует о степени стресс-толерантности вида. Как и каждая попытка типизировать многообразие жизненных ситуаций, эта концепция также критиковалась как слишком упрощенная.

П. Грабб (P. Grubb), напротив, считает, что категория стресс-толерантных растений должна быть отнесена к трем различным стратегиям, поскольку их поведение в течение жизни может изменяться. Ученый различает виды, которые сохраняют свой тип стратегии на протяжении жизни от всходов до взрослого растения (low flexibility strategy — стратегия низкой пластичности), виды, которые только в состоянии всходов хорошо переносят стресс (switching strategy — переключающаяся стратегия), и наконец виды, которые могут перестраиваться и в известной степени менять тип и переходить в другую категорию, когда условия очень благоприятны (gearing strategy — приспособительная стратегия). Признаками стресс-толерантности наряду с другими являются медленный рост, многолетние органы, низкое репродуктивное усилие, сравнительно толстые листья с низким содержанием азота.

Перечень примеров типизации и группирования можно продолжать еще долго. Опыт показал, что функциональные группы часто обнаруживают предполагающиеся для них общие функции только очень ограниченно и видоспецифические различия в пределах функциональных групп часто значительнее, чем между самими группами. При группировании может оказаться так, что особи разного возраста будут отнесены к различным функциональным группам, что затрудняет попытки группирования видов. Для разных целей предпочитают и разные способы группирования или даже создают новые группы (например, группы видов, устойчивых к озону, тяжелым металлам или застою увлажнению). Морфо- и фенотипы могут по-прежнему представлять собой наиболее практичные функциональные группы для таксономического описания структуры фитоценоза.

#### 12.5.1.4. Материальная структура

Для наименования и разделения растительной субстанции в экосистеме установлены международные правила (все данные без исключения приводятся в сухом весе после высушивания при 80—100 °С). Живая, надземная и подземная растительная составляющая экосистемы называется **биомассой** растений. В биомассу включаются также омертвевшие внутренние ткани (одревесневшие структуры), которые все же относятся к живому растению. Наружные отмершие части растений (надземные и подземные) обозначаются как **некротасса** (англ. standing dead). Совокупность всех живых и отмерших наружных частей растений называется **фитомассой**. Ей противопоставляются отделившиеся мертвые части растений в экосистеме — **подстилка** (англ. litter), причем различают напочвенную подстилку (лежащую на поверхности почвы) и подземный опад (например, отмершие корни). Органические остатки, в которых простым глазом больше нельзя распознать структуру органа, относят к **гумусовому** комплексу (англ. soil organic matter, SOM), он охватывает все переходы от грубого гумуса до комплекса молекул гуминовых кислот в органической составляющей почвы. Органическая субстанция животного происхождения (большей частью мелких почвенных животных) и микроорганизмов очень незначительна (< 0,1 %) и обычно прибавляется к углеродной составляющей почвы или вообще игнорируется, что, конечно, ничего не говорит о важной функции этих организмов в экосистеме.

#### 12.5.1.5. Пространственная структура

Способ освоения воздушного пространства и почвы определяет не только общий внешний облик, но и свойства экосистемы. Морфология побегов и корней доминирующих видов растений, прежде всего геометрия или **архитектура сообщества**, придает каждой экосистеме свое неповторимое своеобразие, определяет, где происходит преобразование энергии, откуда поступают вода и питательные вещества.



Важнейшие признаки надземной структуры — высота доминантов, индекс листовой поверхности и вертикальное размещение листовой поверхности, подземной — типы корневых систем, максимальная глубина проникновения корней и вертикальное распределение корней в почвенном профиле.

**Индекс листовой поверхности LAI** (англ. leaf area index) — безразмерная единица, которая показывает, сколько квадратных метров листовой поверхности приходится на 1 м<sup>2</sup> поверхности почвы (фактическая листовая поверхность независимо от ее ориентации в пространстве; при толстых или не плоских листьях это их наибольшая площадь проекции). В сомкнутых растительных сообществах на хорошо развитых почвах с достаточным водоснабжением LAI достигает значений 5—8. Для большинства посевных растений максимальное значение LAI достигает почти 4. **Плотность листовой поверхности LAD** (англ. leaf area density), измеряемая в метрах в минус первой степени (м<sup>-1</sup>), дается для всего сообщества в целом, если LAI разделить на высоту сообщества или на высоту отдельных ярусов (отношение величины листовой поверхности в м<sup>2</sup> к 1 м<sup>3</sup> объема сообщества). LAI и LAD определяют профиль освещенности в сообществе (см. 13.1.3).

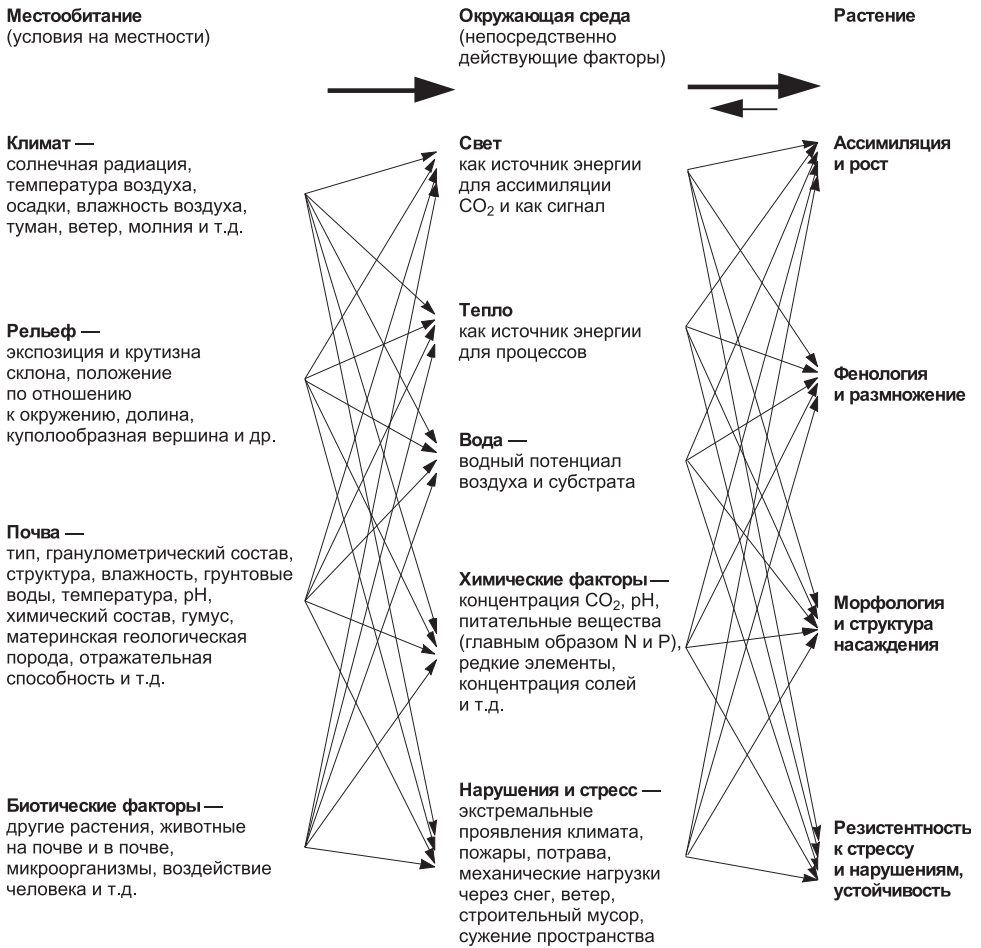
Большая часть тонких корней находится обычно близко к поверхности почвы (< 1 м), часто даже в верхних 20 см почвенного профиля, там же сосредоточена большая часть минерализаторов и микоризных грибов. Часть **корневых систем** может достигать значительной глубины (см. табл. 13.3). Такие глубоко проникающие корневые системы служат в основном для обеспечения водой. Ярусное распределение корней отдельных видов в почвенном профиле — классический пример дифференциации ниш, которая в значительной степени определяет биоразнообразие. Глубоко проникающие корни могут также служить для увлажнения верхних почвенных горизонтов (гидравлический лифт, см. 13.6.4). Многообразие типов корневых систем часто превосходит разнообразие типов побегов и является существенным структурным признаком каждой экосистемы.

## 12.5.2. Биотоп: местообитание и факторы внешней среды

### 12.5.2.1. Местообитание и местопроизрастание

**Факторами местообитания** (в определенный период времени при фиксированных данных местности) называют климат, рельеф, почву и биотические воздействия других присутствующих организмов (например, затеняющие лесные деревья). Им противостоят непосредственно действующие и сильно варьирующие в короткие промежутки времени **факторы внешней среды**: фактическое количество солнечной радиации, тепло, влажность, химические факторы, а также механические и биологические нарушения. Растения реагируют на них ростом, развитием, структурными проявлениями и резистентностью (рис. 12.5).

Под **местообитанием** понимается поверхность, которая характеризуется разнообразными факторами. Понятие «**местопроизрастание**» означает конкретное место, на котором растение фактически растет (= местонахождение). Фактические условия жизни местопроизрастаний в пределах одного и того же местообитания могут существенно варьировать через проявления микроклимата, локального микрорельефа и свойств почвы, через другие виды растений, произрастающих в близком соседстве, и через животных. Твердо установлено, что местопроизрастания не являются случайными, виды растений закономерно существуют в подобных местопроизрастаниях, и там они чувствуют себя «дома»; в этом случае говорят об их **естественной среде** (habitat). Естественная среда — достаточно узкое понятие, применяется к определенному виду растений или группе видов, в то время как местообитание — более широкое понятие, ориентировано на местные условия независимо от того, какие виды там произрастают. Виды растений могут населять также и несколько различных типов естественной среды. Эти три понятия часто смешивают или употребляют в качестве синонимов; однозначного перевода слова



**Рис. 12.5.** Факторы местообитания и внешней среды.

Проявляющиеся на местности вторичные факторы местообитания оказываются комплексом из первичных факторов местообитания и факторов окружающей среды, которые действуют непосредственно на различные структуры растения и процессы. Они оказывают обоюдное влияние. В дальнейшем можно установить разнообразные обратные связи между растением и средой

«местообитание» на английский язык не существует (большая часть употребляет-ся лапидарное «site»).

### 12.5.2.2. Климат и микроклимат

Под **климатом** понимаются усредненное за много лет состояние атмосферы и средний ход метеорологических условий. **Погодой** обозначают наблюдаемую в данный момент ситуацию. Различные климаты Земли обусловлены прежде всего количеством и распределением по временам года при-

тока тепла и осадков. Эти различия можно представить наглядно в форме **климадиаграмм** (рис. 12.6).

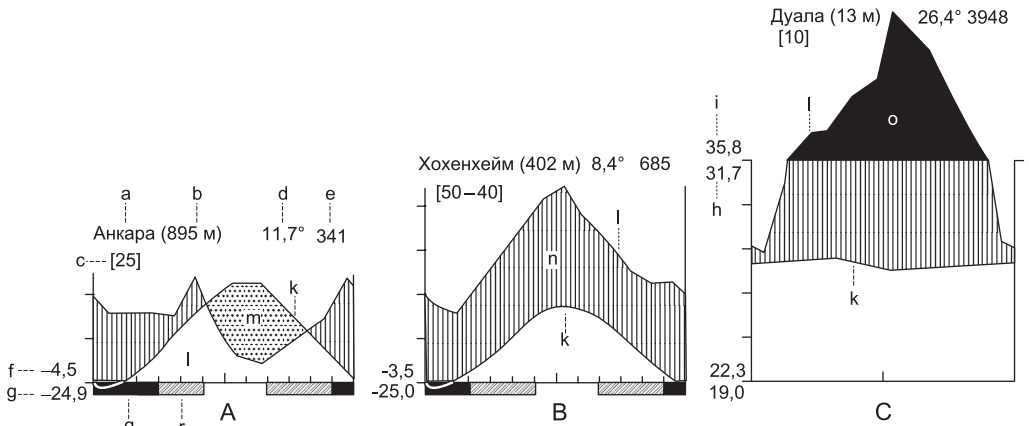
Наглядность климадиаграмм обеспечивается определенным масштабированием в соотношении 2:1 изображением осадков и температуры и равным образом нанесением штриховки, основанном на конкретном опыте. Для биологии ценность климадиаграмм заключается в визуализации динамики климата именно по временам года, вместо средних или суммарных значений. Температуры означают не только тепло, но и потенциальное испарение, на их основании возможно делать выводы о сезон-

ном водном балансе (например, о сухих периодах). Информация дополняется введением данных по суммам осадков, температурным экстремумам и координатам местообитания. В тропиках среднемесячные температуры почти не меняются (в отношении температур суточные колебания больше значат, чем смена времен года), сезонность, если она имеется, выражается только в количестве осадков.

В зависимости от географической широты изменяются солнечное излучение, а с ним и температура, обусловленная температурой **сезонность** и потенциальная эвапотранспирация (возможное испарение с поверхности почвы и растений при хорошем снабжении водой). Там, где годовая сумма осадков значительно превышает потенциальную эвапотранспирацию, господствует гумидный климат, если осадки заметно ниже потенциальной эвапотранспирации, климат семиаридный или аридный. При этом для растительности важнее

распределение осадков по сезонам года, чем их сумма.

Помимо географической широты климат зависит от глобальной **циркуляции воздуха** (рис. 12.7) и морских течений. Экваториальная зона низкого давления с восходящими потоками воздуха (конденсация и зенитальные дожди) — влажная, субтропическая зона высокого давления с нисходящими воздушными потоками в континентальной области (так называемые конские широты) — сухая (область пустынь). Благодаря устремляющимся к экватору приземным воздушным течениям возникают пассатные ветры, которые особенно в Южной Азии изменяются, подвергаясь муссонной циркуляции (максимум дождей отмечается летом). В умеренной зоне Северного и Южного полушарий благодаря перемешиванию теплых и холодных воздушных масс образуются циклоны, которые вследствие вращения Земли двигаются в виде господствующих западных ветров на восток (циклональные осадки и затяжные дожди характерны для гор краевых областей континен-



**Рис. 12.6.** Климатодиаграммы (по Н.Валтер):

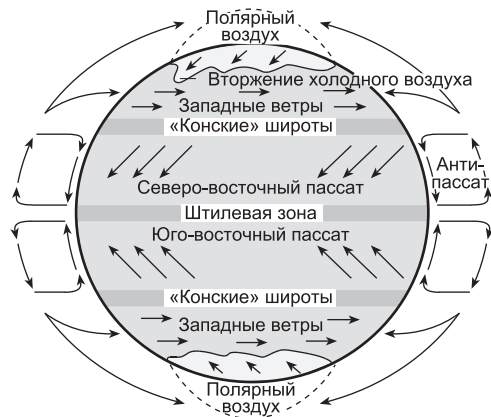
**А** — для теплоумеренного климата с континентальным влиянием, с зимними дождями и летними засухами; **В** — для умеренного климата с океаническим влиянием, с осадками в течение всего года; **С** — для влажного тропического климата с выраженным периодом дождей и (относительно) сухим периодом. Приведены температуры воздуха в тени на высоте 2 м. Абсцисса: месяцы, ордината: одно деление = 10 °С и соответственно 20 мм осадков; а — станция (место); б — высота над уровнем моря; с — число лет наблюдений; d — годовая температура, °С; e — среднегодовое количество осадков, мм; f — средний дневной минимум температур самого холодного месяца; g — абсолютный минимум температур (= самый низкий из измеренных температур); h — средний дневной максимум самого теплого месяца; i — абсолютный максимум температур (= самый высокий из измеренных температур); k — годовой ход среднемесячных температур; l — годовой ход среднемесячного количества осадков; m — сухие периоды (пунктировано); n — влажные периоды (вертикальная штриховка); o — периоды со среднемесячным количеством осадков > 100 мм (масштаб на 1/10 уменьшен); q — «холодное» время года (месяцы со среднедневным минимумом ниже 0 °С); r — месяцы с абсолютным минимумом ниже 0 °С, т. е. с поздними или ранними заморозками (косая штриховка)

та, внутренние области остаются сухими). Воздух полярных областей содержит мало влаги, соответственно, осадков очень мало, но все же больше очень низкой потенциальной эвапотранспирации. Близкие к побережью (морские = океанические) области отличаются меньшими годовыми амплитудами климата, чем отдаленные от побережья (континентальные).

Важный фактор для снабжения влагой — сезонное перемещение высоты стояния солнца. Средиземноморская область благодаря этому попадает зимой в зону западных ветров, а летом в субтропическую зону высокого давления. В тропиках Северного полушария максимум осадков сдвигается летом на север, а зимой на юг, вследствие чего, например, в окраинных частях тропиков возникают ясно выраженные влажный и сухой периоды.

Зональный климат сильно преобразовывается и **морские течения**. Если бы не Гольфстрим, климат в Северной Германии был бы такой же, как на Лабрадоре. Холодное течение Гумбольдта приводит к относительно малому количеству осадков на западном побережье Южной Америки к югу от экватора (экстремальный вариант — пустыня Атакама). Аналогичная ситуация наблюдается и в Юго-Западной Африке (пустыня Намиб). Периодически повторяющаяся аномалия давления и температур в экваториальной части Тихого океана (Эль-Ниньо) возникает примерно раз в пять лет, она вызывается устойчивыми направленными на запад пассатами и сопутствующими им морскими течениями и приводит к наводнениям на западном побережье Южной Америки и к засухам в областях Индомалайзии, где обычно преобладает гумидный климат. В каждом подобном случае экологическое воздействие значительно.

Характерным образом меняется климат и с **высотой над уровнем моря**. В горах средние температуры падают с увеличением высоты на  $0,55^{\circ}\text{C}$  через каждые 100 м (причинами этого служат в особенности более слабое нагревание воздуха через поверхность почвы, меньшая плотность воздуха и увеличение теплового излучения). Это приводит к образованию характерных высотных тепловых и растительных поясов. Давление воздуха падает примерно на 10 % через каждые 1000 м, благодаря чему снижается и парциальное давление  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ , с падением давления также увеличивается разрежен-



**Рис. 12.7.** Схема воздушных течений на Земле в горизонтальной и вертикальной проекциях в период равноденствия

ность газов. Все остальные климатические параметры не обнаруживают единообразного высотного изменения. Радиационный климат находится в сильной зависимости от облачности. Во влажных областях есть горы, где количество солнечного излучения сильно падает с высотой (например, Новая Гвинея). В Альпах при безоблачном небе прирост интенсивности радиации и увеличение облачности с высотой держатся почти в одном соотношении, отчего доза (интенсивность излучения за единицу времени) не увеличивается. Ни ветер, ни осадки не придерживаются единообразного общего шаблона, нет у них и определенных изменений, связанных с высотными поясами, хотя имеются градиенты, специфические для данного региона (так, в Альпах и Скалистых горах количество осадков с высотой возрастает, а в некоторых частях Южных Анд — падает). В центральной части горных массивов климат обычно несколько другой (более сухой и теплый), чем в краевых, а потому высотные градиенты также различны (так называемый эффект поднятия воздушных масс).

Благодаря рельефу, экспозиции, структуре почвы и растительного покрова реальный климат, в котором живут растения, не всегда соответствует тому, который фиксируется метеостанциями (рис. 12.8). Этот **микроклимат** может так сильно отличаться от макроклимата, что на уровне конкретного растения периодически исчезают раз-

личия между климатическими зонами. Особенно сильно этот эффект проявляется в горах, где низкие, очень сомкнутые растительные сообщества сильно препятствуют теплообмену со свободно циркулирующим атмосферным воздухом, поэтому днем благодаря теплоте излучения на поверхности травостоя могут возникать тропические температуры. Чем ниже и гуще насаждение, тем больше выражено это расхождение в климате (на лужайках оно сильнее, чем в лесу). Тепловая отдача в ясные ночи понижает температуру поверхности насаждения по сравнению с температурой воздуха, что может повлечь за собой непредвиденные повреждения от заморозков. Существенно, что растительный покров сам действует как преобразователь климата. При этом модифицируются все компоненты климата.

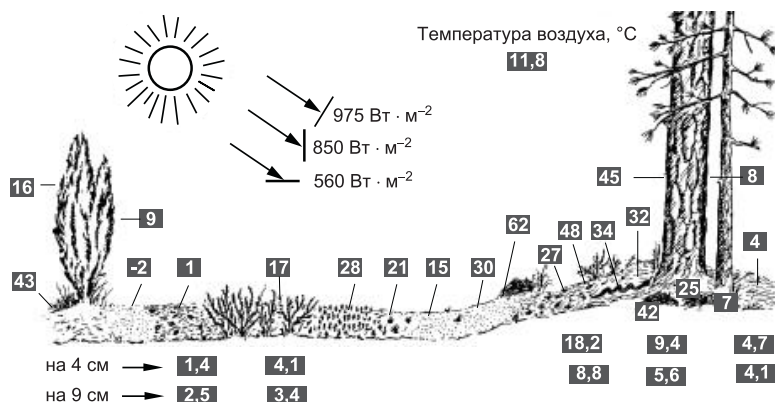
В качестве примера комплексного совместного воздействия рельефа, микроклимата и его вторичных последствий рассмотрим ситуацию на кустарничковой пустоши в Центральных Альпах (рис. 12.9).

Структура рельефа оказывает влияние на количество солнечной радиации, а также на обусловленные ветрами и крайне неравномерное распределение снега. В мульдах с длительно сохраняющимся снежным покровом почва увлажнена хорошо, но вегетационный период

сильно сокращен, что усиливает возможность поражения ослабленных растений разнообразными хионофильными грибами. На обдуваемых ветрами куполообразных вершинах зимой часто вообще отсутствует снежный покров, поэтому растения здесь подвержены воздействию низких температур и сильной солнечной радиации (возможно морозное иссушение). На солнечных склонах близ поверхности почвы температуры летом особенно высокие, что может привести к оголенным участкам в растительном покрове. На наветренной стороне подобные пустые пространства часто обусловлены ветровой эрозией.

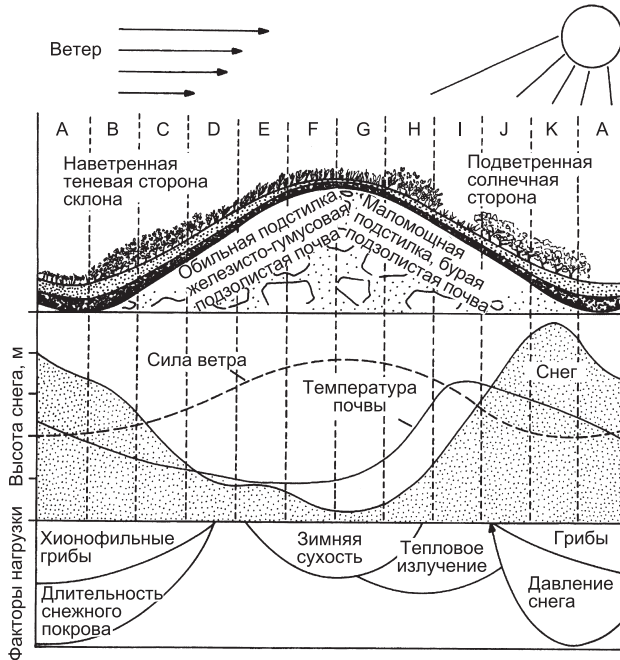
Распределение различных видов растений очень точно отражает условия небольших по площади местообитаний в пределах кустарничковой пустоши. Сравнивая одни виды с другими, можно в общих чертах использовать их как **экологические индикаторы** (см. 14.3.3) и придать им соответственно эталонированию по фактически измеренным величинам индикаторные значения для определенных факторов местообитания. Тем самым для растительных сообществ и их биотопов можно без трудоемких измерений получить полуколичественные данные для действующих там экологических факторов.

В водных экосистемах температура и доступная радиация также сильно отклоняются от климатических данных метеостан-



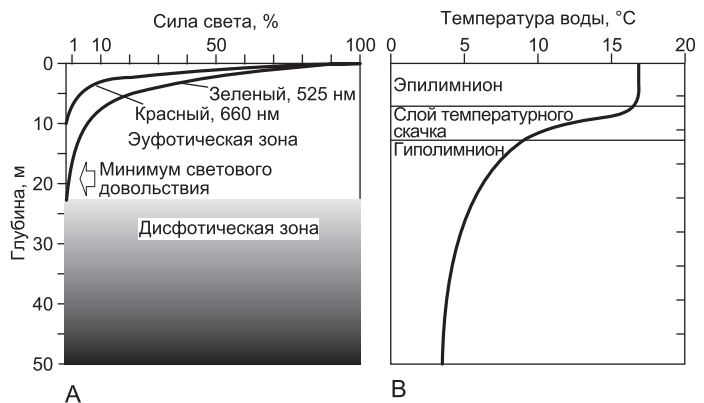
**Рис. 12.8.** Микроклимат в наземном жизненном пространстве (по P. Stoutjesdijk).

Весенняя ситуация на опушке леса в Нидерландах (полдень после ясной ночи, 3 марта 1976 г.). Пример сильного пространственного разнообразия микроклимата, воздействующего на растения, по сравнению с температурой воздуха (макроклиматом). Интенсивность солнечной радиации различается в зависимости от угла падения на облучаемую поверхность



**Рис. 12.9.** Совместное действие рельефа, микроклимата и других модифицированных биологических факторов на примере профиля через альпийскую кустарничковую пустошь в Центральных Альпах (см. также рис. 12.13) (по Н. Aulitzky из W. Larcher).

Реакции на различающиеся условия жизни в микростоюбиотах при одном и том же макроклимате — характерное чередование растительности: **А** — лужайка в днище мульды с *Soldanella* и мхами; **В** — заросли альпийского рододендрона (*Rhododendron ferrugineum*); **С** — рододендроновые заросли с *Vaccinium myrtillus*; **Д** — кустарничковая пустошь с доминированием *Vaccinium uliginosum*; **Е** — луазелеуриевая пустошь (*Loiseleuria procumbens*); **Ф** — лишайниковая пустошь с оголенными участками вследствие ветровой эрозии; **Г** — несомкнутая растительность с розеточными и подушковидными растениями и *Juncus trifidus*; **Н** — кустарничковая пустошь с *Arctostaphylos uva-ursi* и *Vaccinium vitis-idaea*; **И** — пятно, обусловленное перегревом; **Ж** — заросли карликового можжевельника (*Juniperus communis* ssp. *alpina*) с *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*; **К** — рододендроновые заросли с можжевельником



**Рис. 12.10.** Климатические отношения в водном жизненном пространстве (по I. Findenegg из W. Larcher):

**А** — солнечное излучение; **В** — распределение температур по слоям во время летних месяцев в эвтрофном озере умеренной зоны (Мондзее, Зальцкаммергут)

ций (рис. 12.10). Весной и летом верхние слои воды преимущественно нагреваются. Благодаря своей малой толщине теплая вода остается летом на поверхности (**эпилимнион**), в то время как холодный и более плотный **гиполимнион** лежит под ним (рис. 12.10, В). Охлаждение осенью и зимой совместно с действием ветра способствует перемешиванию слоев, что имеет решающее значение для снабжения кислородом и питательными веществами всей толщи воды.

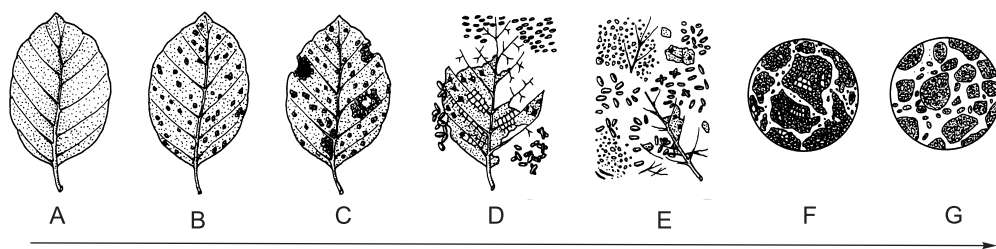
### 12.5.2.3. Почва

Почва формируется в результате совместного воздействия факторов почвообразования: материнской породы, живых организмов, климата и рельефа, которые с течением времени воздействуют на процессы почвообразования. Важнейшие процессы почвообразования — выветривание, преотложение, образование гумуса, минерализация и оструктуривание. В зависимости от топографического положения образуется таким образом живая **педосфера**, представляющая собой часть биосферы. **Эдафон** — это совокупность присущих почве живых организмов. **Ризосфера** охватывает все пространство, занятое корнями, и представляет собой зону соприкосновения растительного покрова и почвы. По-

чвы — открытые пористые системы, состоящие из твердой, жидкой и газовой фаз, в которых происходит обмен веществом и энергией с литосферой, атмосферой, гидросферой и биосферой. Большое значение, особенно для плодородия почвы, имеет образование глинистых минералов и гумуса. **Гумус** — органический компонент почвы, возникающий под действием эдафона путем разложения и переработки растительного опада и его перемешивания с минеральными составляющими почвы (рис. 12.11).

В пересчете на массу и обмен веществ в умеренно-гумидной зоне важнейшими почвенными организмами являются дождевые черви и бактерии. Дождевые черви при живой массе  $20—80 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$  могут переработать  $10—40 \text{ т}$  мелкозема на  $1 \text{ га}$  за год. В субтропиках и тропиках с сухим периодом доминирующие животные-деструкторы — термиты (в Танзании, например, насчитывали до  $200$  термитников на  $1 \text{ км}^2$ ); они принимают решающее участие в перемешивании и насыпании почвы (при распаде колоний). В степных областях о постоянном перемешивании почвы заботятся разнообразные роющие грызуны (полевки, земляные белки и др.).

Обогащение органической субстанции в почве ведет в зависимости от насыщенности основаниями к понижению значе-



**Рис. 12.11.** Разложение листовой подстилки и образование гумуса (мульч) в буковом лесу на бурой лесной почве (по G. Zachariae из F. Schaller):

**А** — листовая опад; **В** — окончатое выгрызание (ногохвостки и др.), при котором открывается эпидермис (начало поселения бактерий и грибов); **С** — переход к прогрызанию отверстий; **Д** — прогрызание отверстий и разрушение скелетных жилок (равноногие рачки, многоножки и др.), помет животных; **Е** — кульминация микробного разложения (бактерии, грибы), дальнейшее поедание сапрофитами (моховые клещи и др.); **Ф** — поглощение разложившейся массы, перемешивание ее с минералами и образование глинисто-гумусного комплекса с помощью детритофагов (дождевые черви и др.); **Г** — состояние после повторного прохода через кишечник (ускоряемого бактериальным разложением!) и формирование зернистой структуры — мульч-гумуса (**А—Е** — почти  $1 : 3$ , **Ф—Г** — около  $150\times$ )

ний рН, в экстремальных случаях до крайних значений — около 3. Все факторы, сдерживающие разложение растительного материала, такие, как трудноразлагающаяся хвойная подстилка, неблагоприятные климатические условия или бедные основаниями породы, способствуют образованию грубого гумуса и при этом **подкислению почвы**. С этим тесно связаны мобилизация и доступность минеральных питательных веществ. Большинство растений с помощью микоризообразующих грибов имеют возможность лучше использовать запасы питательных веществ почвы и при этом увеличивать продукцию биомассы.

Взаимодействия между почвой и растительностью многообразны и очень комплексны, так что простых выводов относительно причинно-следственных связей сделать нельзя. Определяющие факторы структуры этих взаимодействий — исходная подстилающая порода и климат. Растения не только поселяются на определенных почвах, но и влияют на почвообразование. Этот процесс часто ведет к смене видов. Качество и количество подстилки (например, хвои или листвы) существенны для динамики верхнего слоя почвы.

Доступность оснований, которая из-за буферности кислот в почве может сильно варьировать даже в пределах одной ступени рН в какой-либо системе буферности, в экологическом отношении важнее, чем **значение рН** в данный момент. Важнейшие буферные системы соответствуют следующим значениям рН: карбонатная — 8,6—6,2; катионообменная — 5—4,2; алюминиевая — менее 4,2; железистая — менее 3,8; кремниевая — всей амплитуде значений. Особенно важно содержание кальция. Помимо значительного буферного воздействия он влияет на физические свойства почвы, например на оструктуренность (комковатая структура), и тем самым на водный, воздушный и тепловой режимы.

Значения рН почвы в верхнем слое находятся в следующих примерных границах: 2,6—4,5 в сильноокислых почвах верховых болот и кустарничковых пустошей; 3,5—4,5 в кислых лесных почвах; 4,5—6,0 в богатых, умеренно- и слабокислых почвах смешанных лиственных лесов и пахотных почвах; 5,0—6,5 в почвах низин-

ных болот; 6,0—7,5 в буковых лесах на карбонатных породах; 6,5—8,0 в пойменных лесах; 7,0—8,5 в более или менее щелочных почвах степей на известняках, до 10 и более под аридной галофитной растительностью (сильнощелочные содовые почвы — это уже солонцы).

Перекисление почвы объясняется не только образованием гумусовых кислот, но и также выделением кислот корнями и микроорганизмами, диссоциацией угольной кислоты и вымыванием оснований. Поскольку рост растений и активность почвенных организмов находятся под воздействием сезонных колебаний осадков и температуры, значения рН подвержены типовому сезонному ритму. Подщелачивание почвы обусловлено прежде всего обогащением солями сильных оснований и слабых кислот (например,  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{CaCO}_3$ ).

В лесах большая часть органического опада скапливается на поверхности (подстилка). Это направленное поступление опада приводит к очень сильной вертикальной дифференциации почвенного профиля (рис. 12.12). Под травянистой растительностью и в типичных степных почвах органический опад преимущественно поступает при отмирании тонких корней, что наряду с активностью роющих животных и пониженной из-за сухости инфильтрацией объясняет значительно меньшую вертикальную дифференциацию содержания гумуса. Средняя продолжительность пребывания углерода в почве для определенных компонентов исчисляется тысячами лет,

Таблица 12.1. **Классы гранулометрического состава почвы, принятые в Германии**

Фракция почвы	Величина частиц*, мкм
Скелетная почва	> 2 000
Мелкозем	< 2 000
Песок	63—2 000 (50—2 000)
Суглинок	2—63 (2—50)
Глина	< 2

\* Величина в скобках дана согласно международным классам.





**Рис. 12.12.** Развитие почвы в атлантической климатической области Европы (по P. Duchaufour из J. Braun-Blanquet, с современной номенклатурой горизонтов).

Стратификация почвы наглядно показана посредством ее профиля, который изменяется с течением времени. Почвы «созревают», но могут также и деградировать. График показывает последовательность стадий почвообразования

поэтому богатые гумусом почвы имеют весьма значительный возраст, и отсюда их разрушение в определенные периоды времени окончательно и необратимо.

Типизация **почвенного субстрата** ориентирована: 1) на исходный материал (например, известняк, силикаты); 2) на тек-

стуру, так называемое **деление на классы по гранулометрическому составу**; 3) на содержание гумуса. Принятые в Германии классы гранулометрического состава перечислены в табл. 12.1.

С экологической точки зрения кроме размера частиц почвы особенно важна ее структура, которую определяют одновременно объем пор и **классы пористости**, имеющие решающее значение для накопления воды (табл. 12.2). Песчаные почвы имеют крупные поры, хорошо проветриваются, быстро дренируются, почему и имеют малую влагоемкость (легкие, теплые почвы); суглинистые и глинистые почвы, напротив, тяжелые, холодные. Соединения коллоидных глинистых минералов и гуминовых веществ (очень сложные гигантские молекулы из многочисленных ароматических циклов частично со связанным азотом и алифатическими боковыми цепями) образуют **глинисто-гумусовые комплексы**, с отрицательно заряженными поверхностями которых связаны обменные катионы. В ненару-

Таблица 12.2. **Классы пористости**

Обозначение	Размер пор, мкм	Свойства
Широкие грубые поры	> 50	Вода быстро просачивается
Узкие грубые поры	10—50	Вода легко доступна
Средние поры	0,2—10	Доступность воды от средней до затрудненной
Тонкие поры	< 0,2	Вода недоступна для растений

шенных почвах с этими агрегатами столь тесно ассоциируются корневые волоски, микоризы и микроорганизмы, что чрезвычайно затрудняет вымывание питательных веществ. Из-за химического связывания **азота** в частично крайне инертных **гуминовых веществах** большое количество азота находится в недоступной для растений форме (отношение C/N в гумусе 10/20, в зеленых листьях 30/50, см. 13.6.1), поэтому данные об общем запасе азота в почвах ничего не говорят об обеспечении им растений. Максимальная «загрузка» почв доступными для растений минеральными питательными веществами определяется в значительной степени содержанием глинистых частиц и гумуса. Согласно недавно выведенной биогеохимической модели, продуктивность Земли в конечном счете лимитирована содержанием глинистых веществ в почвах. Отсюда встает вопрос: какое количество углерода во всем мире может быть связано в биосфере?

**Классификация почв** сильно ориентирована на строение почвенного профиля, т. е. на формирование горизонтов, которые обычно обозначаются прописными буквами (см. бокс 12.1). Различают органогенные и минеральные горизонты.

Основные **органогенные горизонты**:

L — подстилка, в значительной степени не разложившиеся растительные остатки (англ. litter);

F — горизонт ферментации или образования модера (структура тканей различима);

H — гумусовый горизонт, органические остатки без структуры тканей.

Основные **минеральные почвенные горизонты**:

A — верхний почвенный горизонт (сильно гумифицированный);

E — горизонт вымывания (элювиальный горизонт);

B — минеральный горизонт иллювиирования (характеризуется новообразованиями минералов и обогащением);

G — горизонт, находящийся под воздействием грунтовых вод;

S — горизонт, находящийся под воздействием застойных вод;

C — исходная материнская порода, из которой образовалась почва.

В наименованиях **типов почв** руководствуются такими бросающимися в глаза признаками, как, например, окраска (буроземы, черноземы), или последовательностями легко различаемых горизонтов. Смена типов почв происходит при изменении фактора почвообразования. Если в условиях умеренно-гумидного климата факторы почвообразования не меняются, то из слабоструктурированных примитивных почв (A—C) позднее формируются иллювиальные почвы (буроземы типа A—B—C) или типы почв, сформированные под воздействием процессов переотложения (подзолы A—E—B—C). У недавно сформировавшихся почв типа A—C (например, рендзин на известняковых породах или ранкеров на силикатах) горизонт A лежит непосредственно на материнской породе. Почвообразующие факторы могут сильно варьировать на небольшом пространстве, что приводит к мозаике почв (рис. 12.13). Горизонт A считается донором, горизонт B — реципиентом для мобилизуемых в ходе развития почвы веществ.

Обычная последовательность горизонтов в умеренно-холодных хвойных лесах, а также под тундровой растительностью следующая.

Гумус присутствует в форме **грубого гумуса** (англ. moor), который лежит на минеральных горизонтах почвы и в котором можно различить горизонты L, F и H различной мощности. В горизонте A, поверх которого лежат различные формы грубого гумуса, происходит перемешивание гумусовых веществ и минеральных составляющих почвы. В холодных и влажных областях за горизонтом A следует более или менее отбеленный и бедный гумусом или вообще лишенный его **горизонт вымывания** (E), характерный для подзолов. В этом горизонте глинистые минералы выветрены в наибольшей степени, и продукты их выветривания переоткладываются, как Fe и Al, содержащие гумусовые золи. В экстремальных случаях горизонт E состоит из одного только кварцевого песка. В подзолистых почвах горизонт B поэтому не только является **горизонтом выветривания**, но и обнаруживает заметные признаки обогащения веществами, особенно содержащими железогумусовые коллоиды. Данный горизонт при известных условиях может быть настолько пропитан этими веществами (ортштейн), что станет трудно проливаемым для корней. Переход от горизонта B к C большей частью постепенный.

Этот пример последовательности горизонтов в молодых примитивных почвах еще не выражен. Соответственно стадии развития в почвах типа А—С горизонты Е и В отсутствуют, они начинают развиваться только в ходе формирования почвы при соответствующих условиях почвообразования.

В умеренных условиях, примерно в таких, как лиственные леса, гумус часто находится в форме, которую называют **модером** и которая характеризуется маломощными горизонтами L, F и H. При очень благоприятных условиях разложения возникает форма гумуса, называемая **мулль**, в которой горизонты F и H совершенно отсутствуют. Мулль не представляет собой форму модера, поскольку под слоем подстилки непосредственно лежит минеральный горизонт А, в котором гумусовые вещества и минеральный мелкозем смешаны между собой. В таких условиях подзолы не формируются, а доминируют почвы из серии буроземов, в которых нет полуторных окислов и органометаллических соединений.

В областях с большим количеством осадков и в почвах с затрудненным просачиванием воды образуются переувлажненные так называемые псевдоглеевые почвы, ко-

торые в отличие от глеевых почв постоянно переувлажнены грунтовыми водами.

В сухих, теплых континентальных климатах (лесостепей и прерий) формируются преимущественно черные почвы (черноземы). Это очень богатые питательными веществами плодородные почвы типа А—С с мощным, окрашенным в черный цвет гумусовым горизонтом, переходящим непосредственно в минеральный субстрат (часто это лёсс). До глубины проникновения атмосферных осадков в этих почвах имеет место вымывание извести, которая переотлагается в более глубоких горизонтах. В аридных полупустынных и пустынных областях доля гумуса становится все меньше. Здесь образуются, например, окрашенные в каштановый или серый цвет почвы (каштаноземы, аридизоли). Во впадинах таких областей, где скудная влага может скапливаться и просачиваться, это приводит благодаря сильному испарению к восходящему транспорту растворимых солей (например,  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NaCl}$ ,  $\text{MgSO}_4$  и др.), которые накапливаются и образуют выцветы на поверхности почвы. В таких большей частью сильнощелочных почвах (солончаки) рН может достигать 10. Во влажных тропиках подстилка разлага-



**Рис. 12.13.** Возникновение растительной мозаики благодаря различающимся в соответствии с климатом и рельефом свойствам почв (по Н. Ellenberg).

Пример, как и на рис. 12.9, взят из альпийского пояса, поскольку там эта вариабельность почв проявляется на особенно незначительных по площади участках

ется очень быстро и формируются бедные питательными веществами латеритные почвы. Из глубоко выветренных минеральных почв вымываются щелочные и щелочно-земельные элементы, а также крем-

невые кислоты, тогда как окислы железа и алюминия наряду с каолинитом накапливаются. Эти почвы едва ли содержат большие количества выветриваемых силикатов (бокс 12.1).

### Бокс 12.1. Классификация почв

В связи с большим числом различных типов почв возникает необходимость их группирования в **классы почв**. Такая классификация облегчает общение между специалистами и позволяет осуществлять картирование почв по сходным особенностям. До сих пор отсутствует признанная международная единая система классификации почв. В настоящее время классификация проводится тремя различными методами, причем основой для них служат или почвообразующие факторы, или почвообразовательные процессы, или свойства самих почв. Классификация, основанная на факторах почвообразования, приводит к делению почв в соответствии с климатическими и растительными зонами (зональные почвы) или с типом исходной породы и топографией (азональные почвы). Типичные **зональные почвы** — бореальные подзолы, буроземы умеренной зоны, как и тропические латеритные почвы. Типичные аazonальные почвы — почвы наносных участков, переувлажненные или примитивные почвы.

Классификация по свойствам почв основана на точно определяемых признаках диагностических горизонтов. Эта система развивалась в США в 1960-х годах («Soil Taxonomy») и сейчас относится к наиболее употребляемым методам классификации, хотя требует

значительного количества полевых и лабораторных данных. В большинстве европейских стран, напротив, почвы классифицируются с морфогенетической точки зрения, причем одновременно учитываются почвообразовательные процессы и факторы местообитания. Эта система лучше всего подходит для педогенетической интерпретации отдельных почв, она была несколько модифицирована в отдельных странах соответственно их конкретным условиям и потребностям.

Очень широко употребляемая классификационная система — система ФАО-ЮНЕСКО, разработанная в целях картирования почвенного покрова мира. В этой системе классификация проводится по диагностическим признакам почв, равно как и по почвообразовательным процессам и факторам местообитания.

Из-за очень сильно различающихся классификационных подходов строго логичное сопоставление единиц классификации различных систем невозможно и не всегда имеет смысл. Тем не менее можно попытаться показать, как наиболее распространенные типы почв представлены в трех классификационных системах.

«Soil Taxonomy» [таксономия почв] США высшими категориями признает 10 порядков (orders); названия почв составлены в основном из греческих и латинских слогов (табл. А).

Таблица А. Таксономия почв США

Порядок (order)	Признаки	Происхождение названия
Энтисоли	Неразвитые почвы без выраженных горизонтов	Англ. «recent» — молодые
Вертисоли	Плотные, темные почвы из набухающих глин с сильно выраженной способностью к набуханию и сжатию	Лат. «vertere» — поворачиваться, изменяться
Инсептисоли	Слаборазвитые почвы с выраженными горизонтами	Лат. «inceptum» — начало
Аридисоли	Почвы, свойственные сухому климату	Лат. «aridys» — сухой
Моллисоли	Почвы с мощным, темно-окрашенным, рыхлым, богатым гумусом типа мулль горизонтом А	Лат. «mollis» — мягкий, рыхлый

Окончание табл. А

Порядок (order)	Признаки	Происхождение названия
Сподосоли	Почвы с альфегумусовым (Al, Fe) горизонтом обогащения, возникшим вследствие иллювиирования и с выраженным горизонтом отбеливания	Греч. «spodos» — зола
Альфисоли	Почвы с глинистым горизонтом обогащения, но с умеренным силикатным выветриванием	«Pedalfers» — староамериканское название почв, лишенных карбонатов
Ультисоли	Почвы с глинистым горизонтом обогащения, слабой насыщенностью основаниями; свойственны областям с годовой температурой > 8 °С	Лат. «ultimus» — последний
Окисоли	Почвы внутренних тропических районов, богатые полуторными окислами, сильно выветренные	«Oxis»
Гистосоли	Болотные и другие почвы с мощным слоем органического вещества	Греч. «histos» — ткань

Таблица В. Почвенная классификация ФАО

Группа	Признаки	Происхождение названия
Флювисоли	Почвы пойм и побережий со слабо выраженной дифференциацией профиля	Лат. «fluvius» — река
Глейсоли	Почвы с сильно выраженными гидроморфными признаками	Gley — влажные, тяжелые почвы
Регосоли	Примитивные почвы из рыхлых горных пород на твердых кристаллических породах	Греч. «regos» — покров
Литосоли	Слаборазвитые поверхностные почвы преимущественно из твердых кристаллических пород	Греч. «lithos» — камень
Андосоли	Темные почвы из вулканических пеплов	Яп. «an do» — черные почвы
Вертисоли	Почвы с сильно выраженными явлениями набухания и сжатия из-за высокого содержания глин	Лат. «vertere» — поворачиваться, изменяться
Камбисоли	Почвы с изменяющимися в результате выветривания окраской, структурой и текстурой	Лат. «cambiare» — меняться
Кальцисоли	Почвы, обогащенные известью на глубине менее 1,25 м	От «calcium»
Солончаки	Почвы, обогащенные свободными солями (NaCl, гипс и др.)	Русское название засоленных почв
Солонцы	Почвы с высокой сорбцией Na <sup>+</sup>	Русское название щелочных почв
Черноземы	Черные земли степей	Русск. «черный»
Лювисоли	Почвы с иллювиированием глин и высокой насыщенностью основаниями	Греч. «luo» — вымывать
Подзолы	Почвы с сильноотбеленным горизонтом вымывания	Русск. «под золой»

Окончание табл. В

Группа	Признаки	Происхождение названия
Акрисоли	Кислые почвы с низкой насыщенностью основаниями	Лат. «acris» — кислый
Нитисоли	Почвы с иллювирированием глин и хорошо различимыми глинистыми кутанами	Лат. «nitidus» — блестящий
Феррасоли	Почвы с высоким содержанием полуторных окислов	Лат. «ferrum» — железо, «al» — алюминий
Гистосоли	Органические почвы, болотные почвы	Греч. «histos» — ткань
Антросоли	Почвы, возникшие под воздействием человека и (или) существенно им преобразованные	Греч. «anthropos» — человек

Почвенная классификация ФАО содержит 28 основных групп почв (табл. В), в ней перечислены группы, имеющие особенно важное значение для Центральной Европы.

В табл. С представлен фрагмент **классификационной системы**, применяемой в Германии, как пример систем, используемых в большинстве стран Европы.

Таблица С. Система классификации почв Германии (фрагмент)

Тип почвы	Свойства
<b>Наземные почвы</b>	
Примитивные наземные почвы	См. регосоли и литосоли ФАО
Почвы типа А—С:	Почвы без суглинистой подпочвы
ранкеры	На твердых горных породах, некарбонатных или бедных карбонатами
регосоли	На рыхлых горных породах, некарбонатных или бедных карбонатами
рендзины	На карбонатных или гипсовых твердых горных породах
парарендины	На мергелях
степные почвы	См. черноземы ФАО
Буроземы	Типичные буроземы без иллювирирования глин или парабуроземы с иллювирированием глин
Подзолы	См. классификацию ФАО
«Кальциевые земли»	Пластичные почвы из карбонатных пород сухих и теплых местообитаний; terra fusca и terra rossa
Переувлажненные почвы	Стагносоли: псевдоглеевые и стагноглеевые почвы
Антропогенные почвы	Коллювий или коллювисоли, хортисоли, ригосоли
<b>Полуназемные почвы (с грунтовыми водами)</b>	
Пойменные почвы	См. флювисоли ФАО
Глеевые почвы	См. глейсоли ФАО (типичные глеевые, заболоченные глеевые, болотные глеевые)
Марши	Илистые почвы
Болота	Почвы с торфяным слоем свыше 3 дм

## 12.6. Подходы к исследованию экологии растений

Вопросы экологии растений следующие: что, где, как и почему произрастает и каково влияние при этом факторов местообитания и внешней среды (см. рис. 12.5). Как и любая наука, экология растений исходит из наблюдений конкретных примеров (пространственно-структурных и процессуально-временных). Они будут иметь причинный характер только при наличии **функциональной связи** по меньшей мере между двумя уровнями наблюдений или связи данного примера с условиями внешней среды. При этом не играет роли, объясняется ли функционирование биосферы свойствами крупных биомов (см. 15.2), функционирование леса свойствами деревьев, реакция фотосинтеза в листе свойствами хлоропластов или связан ли каждый элемент этих ступеней с внешними факторами. Ограничение наблюдений одним уровнем без попытки объяснения, например, составления списка видов без карты растительности, без накапливания данных о внешних факторах или химических свойствах тканей, понимается только как описательный подход и часто представляет собой лишь исходный пункт.

Измерительная экология не имеет исходных (контрольных, справочных) величин. Экологических эталонов не существует. Это означает, что по каждому отдельно взятому наблюдению можно судить о каком-либо другом только относительно. Поскольку другое наблюдение часто проводится в иных (иногда в очень иных) условиях, экология больше, чем любая другая наука, сталкивается с проблемой сравнимости результатов. Сравнительный подход к опыту или наблюдению, последовательная **компаратистика** (англ. comparative ecology — сравнительная экология) необходимы для того, чтобы получились убедительные результаты. Различие между так называемыми аутоэкологией и синэкологией (изучение одного вида или соответственно нескольких видов или даже сообществ в целом), часто подчеркивавшееся ранее,

сейчас едва ли уместно. В соответствии с выбранной методикой можно различать:

- наблюдательную (полевую) экологию растений (без вмешательства в процессы);
- экспериментальную экологию растений (с вмешательством);
- теоретическую экологию растений (моделирование).

**Наблюдательная экология** исходит из наблюдений за опытными объектами и реакциями в живой природе и выводит свои суждения из связи между различными объектами под воздействием условий местообитаний и внешней среды. Эти результаты всегда имеют коррелятивный, статистический характер — слабое место, которое частично компенсируется реально наблюдаемыми отношениями. К данной области относятся очень разные частные дисциплины, которые в немецкоязычном пространстве таблированы: прежде всего **фитосоциология** (фитоценология, ассоциации растений); **хорология**, или учение об ареалах (распространение растений, флористическая геоботаника, биогеография); **количественная геоботаника** (видовой состав и динамика в растительных сообществах; англ. community ecology — экология сообществ); **экологическая геоботаника** (учение о местообитании, истолкование типов распространения); **популяционная биология** (динамика возобновления и распространения); ориентированные на полевые наблюдения части **экофизиологии** (реакции обмена веществ, роста и развития на условия внешней среды); **системная экология** (обмен веществ на экосистемном уровне) с непосредственными отношениями к **экологии почв**. Области исторической экологии (**палеоэкология**, история растительности) имеют такие отрасли, как палинология (наука о пыльце в связи с историей растительности) и дендрэкология (исследование годичных колец деревьев). В иной плоскости идут подразделения экологии по жизненным пространствам (городская, тропическая, полярная, лесная, прибрежная, водная экология и т.д.).

**Экспериментальная экология растений** пытается раскрыть причинно-следственные связи, используя активные действия. К ней относятся целенаправленные **мани-**

**пуляции** в полевых условиях (например, высушивание, обводнение, затенение, удаление конкурентов, вмешательство в процессы опыления, изменение температур почв, опыты с повышением содержания  $\text{CO}_2$  или вредных газов) и **моделирование** жизненного пространства при контролируемых условиях (в оранжерее, климатроне). Специальная и особенно ценная грань, которая равным образом подходит и для наблюдательных дисциплин в качестве объекта исследования, — **природный «эксперимент»**. Под ним понимают столь сильные проявления градиентов внешней среды на небольшом расстоянии, что они дают возможность проанализировать воздействие отдельных факторов среды при очень сходных условиях местообитаний (субстрат, макроклимат, часто и одинаковый набор видов). Примеры — профили меняющихся значений высоты, экспозиции, увлажнения, питательных веществ в субстрате, освещения (изучение трансект), но при постоянном природном (так называемом геологическом) источнике  $\text{CO}_2$ . Такие «опыты» самой природы имеют неопределимое значение, поскольку им не присущ недостаток, свойственный всем искусственным экспериментам, а именно кратковременность. Зато они, к сожалению, обычно недоступны в большом

числе (недостаточность повторностей в статистическом смысле). Во всяком случае потенциал таких естественных природных «экспериментов» используется слишком мало.

**Теоретической экологии** досталась роль интерпретатора и разработчика предварительных концепций. Она работает с математическими **моделями**. При интерпретации теоретическая экология использует результаты проводившихся ранее исследований и интегрирует их в пригодный для моделирования алгоритм. При этом вскрываются пробелы этих исследований и восполняются приемлемыми допущениями, с чего и начинается создание теорий. С одной стороны, предпринимается попытка ретроспективно истолковать распространение растительности и ее преобразование, с другой — оценить современное функционирование экосистем и их частей. Используя такие опыты, можно проектировать возможное развитие в будущем. Большое преимущество такого моделирования по сравнению с практическими исследованиями состоит в том, что оно практически не ограничено во времени и пространстве, недостаток в том, что оно все же фиктивно. Отсюда вытекает необходимость обратной связи с наблюдательным и экспериментальным направлениями.