

## Литература

- Волкова В.С. Верхнеплиоценовые и нижнечетвертичные отложения юга Западной Сибири // Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М.: Наука, 1971. С. 61–93.
- Гитерман Р.Е. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений юга и востока Сибирской платформы // Тр. ГИН АН СССР. М., 1960. Вып. 31.
- Гитерман Р.Е., Голубева Л.В., Заклинская Е.Д., Коренева Е.В., Матвеева О.В., Скиба Л.А. Основные этапы развития растительности северной Азии в антропогене // Тр. ГИН АН СССР. М., 1968. Вып. 177.
- Гричук М.П. Вопросы изучения истории растительного покрова в Сибири в четвертичное время // Четвертичный период Сибири. М.: Наука, 1966. С. 299–308.
- Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности // Бот. журн., 1970. Т. 55. № 1.
- История развития растительности внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднелиоценовое и четвертичное время // Тр. Ин-та геологии и геофизики. М.: Наука, 1970. Вып. 92. 364 с.
- Карпиусова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука, 1985. 205 с.
- Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
- Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 182 с.
- Крылов А.Г., Речан С.П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 224 с.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения // Научные очерки Томского края. Томск, 1898. 15 с.
- Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
- Лесков А.И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 2.
- Сочава В.Б. Фратрии растительных формаций СССР и их филогенеза // Докл. Акад. наук СССР. 1945. Т. 45. № 1.
- Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филогенеза маньчжурского смешанного леса // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Т. 2. С. 283–302.
- Сочава В.Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 167–173.
- Сукачев В.Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5. Вып. 4.
- Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.

## ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ДИНАМИЧНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Крышень А.М.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Взаимоотношения растений в сообществе – один из ключевых вопросов фитоценологии. Как в классической, так и в современной научной литературе имеется достаточно большое количество публикаций о значении и многообразии взаимоотношений ценоэлементов (Сукачев, 1972; Harper, 1977; Василевич, 1983; Работнов, 1996; Ипатов, Кирикова, 2000; Keddy et al., 2002; Grime, 2006 и др.). Не обсуждая специально вопрос разнообразия форм взаимодействия растений (он достаточно хорошо описан различными авторами (см. например Ипатов, 2007), остановлюсь на значимости ценоценологического фактора для динамических сообществ. Отмечу, что слово «динамичный» в названии доклада имеет тройное значение. Первое указывает на принадлежность рассматриваемых сообществ к изменяющимся (нестатичным, нестационарным) системам. Связанное с первым второе значение указывает на наличие внутренней силы, побуждающей к изменчивости (указание на то, что взаимоотношения растений – это не что иное, как внутренний, ценоценологический фактор изменчивости сообщества). Третье значение слова «динамичный» в данном случае можно и нужно воспринимать как синоним определений «быстрый» и «подвижный» и именно оно указывает на объекты исследований. Динамичные сообщества могут дать исследователю интересный материал по взаимоотношениям растений, т. к. здесь постоянно идет процесс подбора видов, способных к сосуществованию в определенных условиях, и, если процесс протекает достаточно активно, то возможно применение методов, учитывающих не простое взаимное присутствие (как в стабильных ценозах), а сопряженное изменение обилий, что гораздо точнее может указать на механизмы формирования структуры сообщества. В этом случае очень важным становится вопрос четкого определения положения сообщества в пространственно-временных координатах (Крышень, 2007).

**Объекты.** В докладе представлены результаты исследования двух типов сообществ. Первой группой динамичных объектов были поля лесных питомников, которые характеризуются периодическими разрушениями растительного сообщества: несколько раз за сезон осуществляется частичное или почти полное уничтожение напочвенного покрова с помощью ручных прополок и иногда с применением гербицидов, а раз в 3–4 года – практически полное механическое уничтожение растительного сообщества, сопровождающееся приме-

нением химикатов. Вторая группа объектов – также очень изменчивые во времени сообщества – начальные стадии восстановления леса после сплошной рубки. Здесь идут естественные (без вмешательства человека) или регулируемые (посадка, агротехнические и лесоводственные уходы и т. п.) процессы восстановления сообщества после однократного частичного его разрушения.

**Методы.** Поскольку в сообществах преобладают не прямые контакты, а взаимодействия через среду, то используя геоботанические методы, мы фактически измеряем не силу воздействия вида А на вид В, а реакцию вида В на изменения среды, вызванные присутствием вида А. При этом, если изменения среды природными или антропогенными факторами значительно сильнее тех, которые обусловлены присутствием особей исследуемых видов, то задача определения силы взаимодействия видов геоботаническими методами становится трудноразрешимой. Понять то, как происходит взаимодействие и определить, хотя бы приблизительно, силу взаимовлияния видов можно только используя комплекс методов. На всех указанных объектах применялись экспериментальные методы, долговременные наблюдения на постоянных опытных участках и математическая обработка большого количества описаний, которые группировались с учетом основных природных и антропогенных факторов, что позволяло косвенно определить их (факторов) значимость. Для определения силы связи различных видов растений в меняющихся сообществах использовались математические методы, учитывающие количественные показатели обилия (корреляционный и дисперсионный анализы). При исследовании межвидовой сопряженности видов на вырубке использовалась 9-польная таблица, т. е. изменение проективного покрытия (ПП) каждого вида было разбито на три класса: 1) ПП уменьшилось, 2) ПП вида не изменилось и 3) ПП увеличилось.

**Результаты.** По результатам анализов ассоциированности 18-ти наиболее распространенных на питомнике видов друг с другом для всех описаний, для описаний отдельных полей в отдельные годы и массивов, объединяющих описания по различным признакам (возраст посевов, год наблюдений, содержание микроагрегатов в почве, выращиваемая порода) были выделены четыре группы пар видов. В первую группу вошли 77 пар видов, взаимосвязь которых не была обнаружена данными методами (не получено ни одного достоверного значения коэффициентов для массивов описаний, объединенных по каким-либо признакам). Связано это в большинстве случаев с тем, что виды разделены в пространстве или во времени и, произрастая в одном сообществе, практически не взаимодействуют; в большинстве случаев эти пары сложены видами с очень высоким обилием.

Анализ пар видов с достоверной положительной связью (всего 41 пара), вошедших во вторую группу, показал, что в большинстве случаев ассоциированность видов является следствием схожих требований видов к условиям произрастания или одинаковой реакции на приемы агротехники.

Третья группа пар видов с отрицательной связью самая немногочисленная (8 пар). Если один из видов в паре имеет крупные размеры (*Sonchus arvensis*, *Cirsium setosum*, *Chamaenerion angustifolium*), то отрицательные связи могут объясняться физическим вытеснением им других видов. В других случаях (*Achillea millefolium* – *Senecio vulgaris*, *Agrostis tenuis* – *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens* – *Polygonum lapathifolium*, *Elytrigia repens* – *Spergula arvensis*) взаимодействия носят более сложный характер. Многие пары из этой группы составлены видами, доминирующими на полях с сеянцами различного возраста: *Senecio vulgaris*, *Spergula arvensis*, *Polygonum lapathifolium* – первого года; *Achillea millefolium*, *Equisetum arvense*, *Elytrigia repens* – второго; *Agrostis tenuis* – третьего. Фактически имеется система видов, доминирование которых разделено во времени. Одной из причин такого разделения могут являться взаимоотношения растений, на что указывают результаты эксперимента, в котором искусственное сдерживание развития малолетних сорняков привело к бурному развитию уже в посевах первого года видов многолетников, доминирующих, как правило, только на второй год (Крышень, 2007).

Четвертую группу пар видов (всего 12) составляют наиболее распространенные в лесных питомниках Карелии виды: *Elytrigia repens* – *Viola arvensis*, *Achillea millefolium* – *Rumex acetosella*, *Achillea millefolium* – *Spergula arvensis*, *Agrostis tenuis* – *Chamaenerion angustifolium*, *Chamaenerion angustifolium* – *Viola arvensis*, *Elytrigia repens* – *Vicia cracca*, *Equisetum arvense* – *Spergula arvensis*, *Linaria vulgaris* – *Senecio vulgaris*, *Senecio vulgaris* – *Spergula arvensis*, *Achillea millefolium* – *Cirsium setosum*, *Chamomilla suaveolens* – *Linaria vulgaris*, *Rumex acetosella* – *Spergula arvensis*. В этих парах нет постоянного «лидера», характер взаимоотношений между видами в этой группе меняется в зависимости от внешних факторов.

Анализ взаимовлияния наиболее распространенных и обильных видов в объединенном массиве данных (описания более 1200 площадок за многие годы на различных участках) показал, что доля вида А в сумме факторов, влияющих на обилие вида В, может быть оценена (условно) как 2–4%. Много это или мало? Поскольку речь идет о взаимодействии только 2-х видов с высоким обилием (а их несколько), то в совокупности значимость внутреннего (ценотического) фактора хоть и меньше, но сравнима с влиянием почвенного и агротехнического факторов, определяющих структуру сообщества сорных растений лесного питомника в среднем на 20–25% (Крышень, 1994).

Таким образом, результаты анализа взаимоотношений видов растений статистическими методами указывают на то, что положительные корреляции в большей степени обусловлены одинаковой реакцией растений на изменение среды, при этом нельзя игнорировать ценотические отношения, которые могут играть определенную роль в формировании структуры сообщества. Взаимоотношения между одинаково хорошо приспособленными к существованию в лесных питомниках видами имеют антагонистический характер или, как правило, результат их взаимодействия зависит от конкретных условий, в т. ч. и от стадии развития сообщества.

Эксперименты, поставленные на полях питомников, подтвердили сложный характер взаимоотношений растений. Было показано, что химические выделения служат не для подавления одного вида другими, а являются носителями информации о состоянии пространства, на которое претендует растение – занято оно или свободно (Крышень, 1996). Информационное взаимодействие, ключевым моментом которого является реакция на то или иное воздействие, особенно важно в меняющейся ситуации.

Одним из способов сравнить конкурентную силу видов является использование фитомеров. На полях питомника идеальными фитомерами являются сеянцы сосны и ели. У этих видов нет выраженных приспособлений для произрастания в сообществах сорных растений (их существование обеспечивается специальной агротехникой) и поэтому они достаточно чувствительны к воздействию сорняков. Оценка зоны влияния отдельно расположенных сорных растений различных видов показала, что состояние сеянцев не определяется размерами близко расположенных сорных растений. Влияние, главным образом, опосредовано – происходит через перераспределение ресурсов среды, изменение микробиологической обстановки и т. п. Так, анализ сохранности и биомассы сеянцев сосны в зависимости от расстояния до корневища пырея показал, что влияние последнего распространяется на 4–6 см, что на порядок превышает диаметр корневища.

Другим принципиально отличающимся от полей питомника растительным сообществом является вырубка. Вырубка – это стадия восстановления лесного сообщества, продолжающаяся от момента рубки древостоя до смыкания крон древесных растений. Основное отличие от питомника заключается в том, что здесь нет периодических разрушений сообщества, а идет его восстановление – направленное изменение. В целом результаты исследований взаимоотношений доминантов злаковых вырубок ельников черничных подтвердили закономерности, выявленные на питомниках. Во-первых, более или менее правдоподобную картину взаимоотношений видов в сообществе можно получить, только применяя комплекс методов. Во-вторых, исследования показали, что характер взаимоотношений видов непостоянен и зависит как от условий биотопа, так и от стадии развития и состава сообщества. К примеру, анализ сопряженного изменения обилий *Calamagrostis arundinacea* и других доминантов напочвенного покрова показал независимое варьирование его обилия и обилий *Agrostis tenuis* и *Avenella flexuosa*. В то же время можно говорить о тенденции его вытеснения *Chamaenerion angustifolium* и древесными породами, что в целом согласуется с данными факторного анализа, но не подтверждается дисперсионным анализом (критерии Фишера и Kruskal-Wallis) и анализом многочисленных описаний, полученных в маршрутных исследованиях. Долговременные наблюдения на пробных площадях и масштабные маршрутные исследования показали, что на вырубках независимо от условий формируется олигодоминантное сообщество, состав и соотношение доминантов которого определяется конкретными условиями среды и, что особенно важно, положением сообщества в сукцессионном ряду.

Таким образом, исследования в динамичных сообществах показали, что взаимоотношения видов не имеют постоянного характера: меняется как «знак» взаимодействия (меняется обилие одного вида по отношению к изменению другого), так и чувствительность видов к воздействию друг друга (меняется интенсивность реакции или сила отклика на изменение обилия соседа). Ключевым в динамичных (нестабильных) сообществах является информационное взаимодействие, проявляющееся в реакции одного вида на присутствие в непосредственной близости особей другого вида. В целом же для успешного существования вида в сообществе (наборе сообществ) важно не то, как он реагирует на воздействие другого конкретного вида, а то, какие у него приспособления для совместного существования с определенным набором видов в определенных условиях и каков вклад этого вида (за счет разветвленных связей) в устойчивость и развитие всего сообщества.

*Исследования проводились при поддержке РФФИ (02-04-48467, 06-04-48599)*

#### Литература

- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.  
 Ипатов В.С. Взаимоотношения растений // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 145–156.  
 Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 92–100.

- Крышень А.М. Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1994. Вып. 2. С. 40–48.
- Крышень А.М. Изучение структуры фитоценоза лесного питомника. Ч. 2. Использование дисперсионного и корреляционного анализов для изучения взаимоотношений сорных растений // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биолог. 1995. Вып. 1. С. 97–99.
- Крышень А.М. Фитоценологические особенности *Spergula arvensis* (Caryophyllaceae) // Бот. журн. 1996. № 10. С. 45–52.
- Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М., 2006. 264 с.
- Крышень А.М. К вопросу о механизмах устойчивости и развития растительных сообществ // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 157–175.
- Работнов Т.А. Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общей биологии. 1996. Т. 57. № 3. С. 376–380.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. 418 с.
- Grime J.P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences // J. Veget. Sc. 2006. Vol. 17. № 2. P. 255–260.
- Harper J. L. Population Biology of Plants. London; NY; San Francisco, 1977. 892 p.
- Keddy P., Nielsen K., Weiher E., Lawson R. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants // J. Veget. Sc. 2002. Vol. 13. № 1. P. 5–16.

## ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ НЕМОРАЛЬНО-БОРЕАЛЬНОГО ЭКОТОНА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Крюкова М.В.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

Экотоны представляют собой переходные, граничные пространства между различными природными, антропогенными системами, средами, зонами, характеризующиеся специфическим составом, структурой, режимами функционирования, механизмами устойчивости и условиями развития. Это и определяет актуальность исследований экотонов с целью познания их места в структуре биогеоценологического покрова планеты, значения в эволюции органического мира, а также как индикаторов состояния природных систем и выявления тенденций их динамики (Walter, Vox, 1976; Коломыц, 1988; Экотоны в биосфере, 1997; Delcourt, Delcourt, 1992 и др.).

Экотон как переходная, дискретная система растительного покрова изучался нами на территории Нижнего Приамурья в пределах зоны контакта Циркумбореальной и Восточноазиатской хвойно-широколиственной ботанико-географических областей. В сочетании со сложной дифференциацией рельефа, климата он определяет сложную иерархию структуры растительного покрова, сферу контакта различных по генезису формаций: берингийской, охотской, маньчжурской, восточносибирской, монголо-даурской и горно-тундровой, – представленных на сравнительно небольшом пространстве (Сочава, 1980).

Зональное значение в Нижнем Приамурье имеет лесной комплекс видов, так как леса являются преобладающими как по занимаемой площади, так и полному соответствию их современным климатическим условиям. Он включает 996 видов сосудистых растений, что составляет 57,5% от индигенной флоры региона (Крюкова, 2003). Распределение видов растений лесного комплекса зависит от многих факторов и в пределах Нижнего Приамурья имеет специфические черты, нигде в других частях Евразии так отчетливо не повторяющиеся. Эта специфика выражается в сочетании зональности с высотной поясностью, которая представлена амурским вариантов (Сочава, 1980). Горные системы, имеющие преимущественно субширотное направление, смещают пояса и подпояса растительного покрова, которые продолжают к югу широкими полосами, вытянутыми вдоль осевых линий хребтов (Колесников, 1955). Эти условия способствуют развитию на горных и равнинных водоразделах и на склонах бореальных, северных типов растительного покрова – темнохвойных и светлохвойных лесов, представленных в видовом разнообразии берингийского, охотского и восточносибирского флороценогенетических комплексов. Они отесняют к югу теплолюбивые формации неморальных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов маньчжурского флороценогенетического комплекса.

Область распространения формаций хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, представляющих северный вариант растительного покрова Восточноазиатской области, на территории Нижнего Приамурья расположена в наиболее теплых районах Муссонной лесной климатической области. Естественным рубежом, ограничивающим их распространение, является долина р. Амур в пределах 51–52° с. ш. и 134–137° в. д. Видовое разнообразие хвойно-широколиственных и широколиственных лесов составляет 693 таксона. Они содержат наивысшие по численности показатели видового разнообразия в локальных и конкретных флорах (от 120 до 270 таксонов). Разнообразие экологических, экотопических условий определяет разнообразие маньчжурских флороценогенетических комплексов, объединяющих комплекс горных и предгорных хвойно-широколи-