

Н. А. БЕРЕЗИНА, Н. Б. АФАНАСЬЕВА

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Допущено

*Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебного пособия для студентов
высших учебных заведений, обучающихся
по специальности «Экология» и по направлению
«Экология и природопользование»*

УДК 581.5(075.8)

ББК 28.58я73

Б484

Рецензенты:

доктор географических наук, профессор МГУ им. М.В.Ломоносова

Г. Н. Огуреева;

доктор географических наук, старший научный сотрудник

Института географии РАН *А. А. Гольева*

Березина Н. А.

Б484 Экология растений: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Н. А. Березина, Н. Б. Афанасьева. — М. : Издательский центр «Академия», 2009. — 400 с.

ISBN 978-5-7695-5161-1

В учебном пособии рассмотрены вопросы взаимодействия растений и их совокупностей со средой, а также факторы, влияющие на эти процессы. Изложены основы устойчивости растительных организмов и типы их экологической гетерогенности. Особое внимание уделено фундаментальным исследованиям в области экологии растений.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть рекомендовано аспирантам, преподавателям вузов и специалистам, использующим в своей работе данные о жизни и экологии растений.

УДК 581.5(075.8)

ББК 28.58я73

Учебное издание

Березина Наталья Александровна, Афанасьева Наталья Борисовна

Экология растений

Учебное пособие

Редактор *Н. А. Соколова*. Технический редактор *Е. Ф. Коржуева*

Компьютерная верстка: *Л. А. Смирнова*. Корректоры *В. А. Жилкина, Г. Н. Петрова*

Изд. № 101110266. Подписано в печать 27.06.2008. Формат 60 × 90/16.

Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Усл. печ. л. 25,0.

Тираж 3000 экз. Заказ №

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.

117342, Москва, ул. Бултерова, 17-Б, к. 360.

Тел./факс: (495) 334-8337, 330-1092.

Отпечатано в ОАО «Тверской полиграфический комбинат».

170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5. Телефон: (4822) 44-42-15.

Интернет / Home page — www.tverpk.ru. Электронная почта (E-mail) — sales@tverpk.ru.

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

© Березина Н. А., Афанасьева Н. Б., 2009

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2009

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2009

ISBN 978-5-7695-5161-1

ПРЕДИСЛОВИЕ

Экология (от греч. *oikos* — дом, жилище, местообитание и *logos* — слово, учение) — наука об отношениях живых организмов и образуемых ими сообществ между собой и с окружающей средой. С середины XX в. в связи с многократным усилением воздействия человека на природу экология получила особое значение как научная основа охраны природы и рационального природопользования, а термин «экология» приобретает сейчас все более широкий смысл, выходя за рамки науки. Под влиянием средств массовой информации экология часто трактуется как сугубо прикладное знание о состоянии среды обитания человека. Хотя это и имеет важнейшее практическое значение и решение проблемы улучшения качества среды невозможно без экологических знаний, задачи экологии намного шире: объяснение строения и функционирования биосферы, роли живого в круговороте химических элементов и процессах превращения энергии; изучение закономерностей взаимосвязи разных биологических объектов между собой и со средой, распределения их в пространстве и изменения во времени. Особое место экология занимает в системе современных биологических знаний. Она стала очень важной областью науки, с которой связаны большие надежды человечества. Экология — одна из главных точек междисциплинарного синтеза в естественно-научном познании. И именно в экологическом аспекте традиционные биологические науки (ботаника, зоология и др.), исследующие природу в ее естественном состоянии, наиболее востребованы современным обществом.

В последнее десятилетие в соответствии с запросами времени в системе экологического образования появились новые специальности, факультеты и вузы экологического профиля. Они созданы на базе географических, инженерно-экономических, сельскохозяйственных, строительных, педагогических, юридических и других подразделений институтов и университетов для подготовки специалистов, компетентных в вопросах рационального природопользования. Учебные программы этих специальностей предполагают обязательное изучение основ классической экологии. Экология растений — один из ее разделов. Данное учебное пособие адресовано студентам разных экологических специальностей, в том числе тем, в чьи учебные планы не входит специальное изучение курса таких классических университетских дисциплин, как анатомия, морфология, физиология, география растений, фито-

ценология. Все эти аспекты важны для изложения материала об экологии растений, поэтому им в книге уделено особое внимание. Учебное пособие ставит своей целью дать будущему экологу систематизированное и эмпирически аргументированное представление об автотрофном блоке экосистем.

Экология растений описывает процессы взаимодействия растений и их совокупностей со средой, а также факторы, влияющие на эти процессы. На воздействия среды реагируют ботанические объекты разного уровня — от клеточного до ценотического. Поэтому экологическая ботаника рассматривает явления на уровне и клетки (цитозэкология), и организма (аутэкология), и разных совокупностей растений (синэкология). Она также обсуждает вопросы экологической физиологии растений, экологии видов, экологии популяций и сообществ растений. При этом в соответствии с традициями биологического экологического образования основным остается аутэкологический уровень (уровень особей), на котором рассмотрены эффекты действия факторов среды. Но в природе растения не встречаются поодиночке, поэтому в предлагаемой книге освещаются вопросы демэкологии и фитоценологии (экологии популяций и растительных сообществ).

В основу пособия положена программа курса «Экология растений», читаемого на кафедре геоботаники биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и введенного в учебный план основателем кафедры В. В. Алехиным еще в 1923 г. Каждый из преподавателей кафедры, читавших этот курс (В. В. Алехин, Н. Я. Кац, М. С. Двораковский, И. М. Культиасов, Н. А. Березина), вносил свои изменения, уточнения и усовершенствования в программу. Менялись понятия, концепции, подходы, но в своей основе курс опирался в первую очередь на учение об экологических факторах. Читавшийся на кафедре курс в разные годы был отражен в университетских учебниках (В. В. Алехин, 1950; М. С. Двораковский, 1978; И. М. Культиасов, 1982).

Авторы признательны всем коллегам биологического факультета МГУ, помогавшим в работе над рукописью, а также выражают искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору В. Г. Онипченко, доктору биологических наук, профессору Н. И. Шориной, доктору географических наук, профессору Г. Н. Огуревой и доктору географических наук, старшему научному сотруднику А. А. Гольевой за ценные советы по ее улучшению. Будем благодарны студентам, преподавателям и специалистам разных направлений за конструктивные критические замечания и пожелания.

ГЛАВА 1

ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Историю науки по экологическому изучению растений обычно связывают с первыми научными публикациями, появившимися в основных центрах цивилизации на разных континентах. Так, первые экологические сведения были запечатлены на древнехеттских глиняных табличках, возраст которых более 3 тыс. лет. Накопление научных сведений об экологических особенностях растений исторически тесно связано с развитием ботаники и географии.

1.1. История экологии растений до XX в.

Первые научные обобщения, касающиеся экологии растений, содержатся в трудах древнегреческого естествоиспытателя, ученика Аристотеля, Теофраста (372—287 гг. до н. э.), одного из первых ботаников древности. В своих трудах «Естественная история» (10 томов) и «О причинах растений» (8 томов) он рассматривал и вопросы распространения растений, приуроченности их к местообитаниям, отмечал изменение внешнего вида и формы растений при произрастании на разных почвах. Римский ученый Плиний Старший (23—79 гг. н. э.) в «Естественной истории» (37 книг) — энциклопедии естественно-научных знаний античности — излагал результаты эколого-ботанических исследований.

В период раннего Средневековья ботанические знания в Европе накапливались в основном в монастырях. Изучение природы, в том числе растений, сочеталось с суевериями, верой в магические силы растений и колдовство. Средневековье — время не только накопления знаний, но и оформления научной этики, когда изучение природы сочеталось с бескорыстным поиском истины. Обязательное знание латыни, обмен научной информацией привели к формированию науки как интернационального явления и бурному ее развитию в Западной Европе в последующие века. В период позднего средневековья (XII—XIII вв.) развитие науки во многих европейских странах привело к открытию светских школ и первых университетов.

Сведения о растениях можно найти в трудах Альберта Великого (1193—1280), немецкого философа и теолога, члена монашеского ордена доминиканцев, в ведении которого была инквизиция и борьба с ересью. Он преподавал в Кёльне и Париже и в своем трактате о растениях касался разных экологических вопросов: причин зимнего покоя растений, влияния качества почвы на жизнь растения, зависимости роста и развития растений от солнечного тепла. Знание природы в его трудах неизбежно сочеталось с пред-рассудками, характерными для его времени (например, он излагал представления о взаимном превращении видов, связанные с изменением почв: ячменя — в пшеницу, дуба — в виноград).

Великие географические открытия дали огромный ботанический материал и возможность его обобщения. В ботанических садах с познавательными целями стали создаваться коллекции растений из разных стран. Много сведений экологического характера опубликовано в трудах ботаников XVI—XVII в. Итальянский врач и ботаник А.Чезальпино (1519—1603) описал функции отдельных частей растений, разработал систему растительного царства. Французский ботаник и путешественник Ж.Ф.Турнефор (1656—1708) исследовал распределение растений в горах. Английский ботаник Д. Рей (1627—1705) в своем труде «*Historia plantarum*» специальную главу посвятил описанию местообитаний растений. Он указал, что на распространение растений влияют географическая широта и высота над уровнем моря, показал, что растения имеют различную экологическую амплитуду по отношению к факторам местообитания.

К XVIII в. накопилось большое количество сведений о растениях. Ботанические исследования в этом веке в первую очередь связаны с К. Линнеем (1707—1778). Он не только ввел в научный обиход бинарную номенклатуру и создал основы систематики организмов в «Системе природы» (1735), но и провел экологические исследования. К. Линней описывал растительный покров гор, тундр и болот, предложил типологию местообитаний растений. В его трудах присутствует также представление об «экономии природы» — упорядоченности естественных процессов, направленных на поддержание равновесия в природе. Эта упорядоченность понималась им с точки зрения креационизма: Творец специально создал разные группы организмов для исполнения определенных ролей, поэтому растения служат пищей травоядным, которым хищники не позволяют чрезмерно размножаться. К. Линней был первым президентом Шведской академии наук и в 1739 г. был избран почетным членом Петербургской академии наук.

Значительный вклад в разработку ботанических и экологических знаний внесли академики Петербургской академии наук: С. П. Крашенинников (1711—1755) при описании Камчатки представил элементы ее ботанической географии; И. Г. Гмелин (1709—

1755) изучал растительный покров Западной и Восточной Сибири; П. С. Паллас (1741—1811) исследовал растения и растительные сообщества Крыма; И. И. Лепехин (1740—1802) описал растительный покров пустынь, тропиков, умеренной зоны, указал на зависимость растений от изменения климата.

Во второй половине XVIII в. начинается отступление от креационистского понимания природы. От внешнего описания природы исследователи переходят к выявлению внутренних связей, определяющих ее развитие. Так, И. Кант в прочитанных в Кенигсбергском университете лекциях по физической географии подчеркнул необходимость целостного описания природы, учитывающего взаимодействие физических процессов с деятельностью живых организмов.

Начало XIX в. ознаменовалось публикацией трудов А. Гумбольдта: «Идеи о физиономичности растений» (1806) положили начало изучению жизненных форм, «Идеи о географии растений» (1807) легли в основу ботанической географии. А. Гумбольдт (1769—1859) предпринимал экспедиции в Центральную и Южную Америку, на Урал, в Сибирь, исследовал разные страны Европы. Его ботанико-географические исследования носили и экологический характер: он не только выявлял различия в распределении разных групп растений, но и объяснял их климатическими причинами. А. Гумбольдту принадлежит заслуга в том, что от изучения отдельных растений он перешел к познанию растительного покрова как целостности. Заложив основы географии растений, исследования А. Гумбольдта повлекли за собой целый ряд подобных работ.

В начале XIX в. во Франции Ж. Б. Ламарк предложил свою концепцию круговорота веществ на Земле, в которой живым организмам отводилась очень важная роль. Он полагал, что только деятельность организмов, приводящая к созданию сложных соединений, способна противостоять естественным процессам распада. Концепция Ламарка была умозрительной, не всегда соответствовавшей химическим данным, но в ней был предугадан ряд положений о биосфере, получивших развитие много позже.

XIX в. отмечен большим количеством основополагающих работ по экологии растений. Так, английский ботаник Х. Уотсон в 1833 г. предложил субординированную типологию экологических факторов, включающих тепло, увлажнение, условия освещения, экспозицию склонов, механические и химические свойства почв и др., и при этом отмечал важность сочетания факторов. Крупнейший французский ботаник О. П. Декандоль (1778—1841) в книге «Очерки начальной географии растений» (1820) дает определения и подчеркивает различие понятий «местонахождение» и «местообитание». В 1832 г. он обосновал выделение особой науки «эпиреологии», соответствующей современному пониманию аутоэкологии. Среда определялась им как совокупность условий, воздей-

ствующим на растения. Выясняя роль разных факторов в распределении растительности, О. Декандоль подчеркивал также важность конкуренции между видами за ресурсы. Его сын А. Декандоль (1806—1893), продолжив исследования отца, в книге «География растений» (1855) классифицировал местообитания, основываясь на таких факторах внешней среды, как температура, свет, влага, почва. А. Декандоль отмечал ограничивающее влияние на распространение растений климатических факторов, в первую очередь температуры периода вегетации (особенно периода цветения), изучал связь растений с почвами и указал на высокую пластичность растений из-за их «прикрепленности» и невозможности «уйти от неблагоприятных факторов». Позднее, в 1872 г., выходит капитальный труд А. Гризебаха (1814—1879), где впервые дано описание основных растительных сообществ всего земного шара.

Весомый вклад в развитие экологии растений внесли ученые, занимавшиеся агрохимией. Заложивший ее основы Ж. Б. Буссенго показал, что все растения нуждаются в почвенном азоте. Он также выявил, что для успешного завершения развития растениям необходимо разное количество тепла, которое можно учесть, ежедневно суммируя температуры в вегетационный период. В 1840 г. Ю. Либих сформулировал «Закон минимума», не потерявший своего значения и в современной экологии. Он показал, что необходимые растению химические элементы незаменимы. В современной экологии выявленная им закономерность учитывается при изучении факторов, ограничивающих распределение и численность организмов.

Эволюционное учение и публикация в 1959 г. книги Ч. Дарвина (1809—1882) «Происхождение видов путем естественного отбора» оказали большое влияние на развитие биологических наук. Представления о единстве организма и среды, изменчивости организмов, наследовании признаков и естественном отборе стали основополагающими и для экологии растений. Эволюционная теория созревала в умах разных естествоиспытателей (Э. Дарвин, А. Р. Уоллес и др.) и до выхода в свет основных трудов Ч. Дарвина. В России А. Н. Бекетов в работе «Гармония в природе» (1858) излагал сведения об изменении растений в различных условиях обитания, о борьбе за существование. Однако только после 1859 г. эволюционное мышление стало господствующим среди естествоиспытателей. Так, в русле эволюционных идей проводил исследования по экспериментальной экологии растений профессор Казанского университета Н. Ф. Леваковский. Его диссертация «О влиянии некоторых внешних условий на форму корней» была написана в 1868 г. А последователь и пропагандист дарвинизма немецкий ученый Э. Геккель в 1869 г. ввел в науку термин «экология».

Экология растений фактически оформляется в самостоятельное научное направление в конце XIX в. после работ датского ботаника Е. Варминга (1842—1924), а официально признается разделом ботаники в 1910 г. на III Всемирном ботаническом конгрессе в Брюсселе. Е. Варминг в 1895 г. возрождает забытый уже геккелевский термин «экология» и в труде «Plantensamfund» (1895) систематизирует и обобщает основную экологическую информацию того времени. Он дает обзор и классификацию всех абиотических и биотических факторов, влияющих на жизнь растений, вводит в научный обиход представления о гидрофитах, ксерофитах, мезофитах и галофитах. Книга Е. Варминга сыграла большую роль в развитии экологии растений в разных странах. В России она была переведена и издана дважды — в 1901 и 1902 гг. В последнем издании под названием «Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений)» в приложении была дана обобщающая сводка Г. И. Танфильева о растительном покрове России. В своих работах Г. И. Танфильев особое внимание обращал на роль почвенного покрова в распределении растений и растительных сообществ. Продолжением «морфолого-биологического» направления в экологии растений, основанного Е. Вармингом, явилась работа немецкого ботаника и фитогеографа О. Друде «Экология растений» (1913), где он представил систему жизненных форм растений (55 основных групп со многими подразделениями).

Основателем экологии растений наряду с Е. Вармингом можно считать и немецкого ботаника А. Шимпера (1856—1901). В 1898 г. вышла его книга «География растений на физиологической основе», где обобщена вся западная фитогеографическая, экологическая и фитоценотическая литература конца XIX в., послужившая основой для эколого-физиологического направления исследований. Особое внимание А. Шимпер уделял трем экологическим факторам: теплу, гидрометеорологическим условиям (в том числе ветру) и почве. Отмечалась им и приуроченность различных видов растений к определенным экотопам, обращалось внимание на эколого-физиологические особенности растений. В это время экология рассматривается учеными как ответвление физиологии, исследующее природу непосредственно и акцентирующее внимание на факторы среды, действующие на организм.

Подытоживая историю развития биологии в XIX в., К. А. Тимирязев (1908) подчеркнул ее бурное развитие и назвал это столетие веком наук, когда возникли и развились новые естественные науки и направления. Подчеркнув значение эволюционных идей для развития науки, он назвал XIX в. веком Ч. Дарвина. К. А. Тимирязев также полагал, что «рядом с морфологией описательной нарождается морфология экспериментальная» и наметилось «сближение задач морфологии и физиологии».

1.2. Современный этап развития экологии растений

В XX в. развитие экологии растений в нашей стране продолжил Б. А. Келлер (1901, 1903, 1907 и др.). Его работа (совместно с почвоведом Н. А. Димо) «В области полупустыни» (1907) и труды по экологии галофитов (1912) являются классическими. С усовершенствованием полевых экологических приборов появилось эколого-физиологическое направление, продолженное в работах Л. А. Иванова (влияние света), Н. А. Максимова (засухоустойчивость), И. И. Туманова (морозостойкость), П. А. Генкеля (солеустойчивость). Ряд работ был посвящен экологии фотосинтеза. В экологии растений оформилось особое направление — функциональная, или физиологическая, экология.

Большой вклад в развитие экологии растений внесли фитоценологи, изучающие сообщества растений. С начала XX в. признание мировой научной общественности завоевали экологические работы, выполненные американскими ботаниками. В США развивалось индикационное направление, связанное с изучением растений, указывающих на характер почв. Были выделены растения-индикаторы карбонатных, песчаных, гипсовых, засоленных почв и субстратов, содержащих отдельные химические элементы (труд Ф. Клементса «Растения-индикаторы» (1920), работа Дж. Е. Уивера и Ф. Клементса «Экология растений» и многие другие).

Важную роль в формировании экологической проблематики и ее методологии сыграло представление о сукцессии. Так, в США Г. Коулс детально описал последовательность изменения растительности песчаных дюн около оз. Мичиган. Разновозрастность дюн позволяла отыскать там растительные сообщества разного возраста (от бедных видами разреженных травяных фитоценозов начинающих зарастать песков до леса на старых дюнах). Концепцию сукцессии детально разработал Ф. Клементс. Растительное сообщество он считал целостным образованием, подобным организму и претерпевающим изменения, подобные онтогенезу.

В России ботаники тоже уделяли большое внимание синэкологическим исследованиям. Так, С. И. Коржинский, изучая границу между лесом и степью, отмечал важность воздействия самих растений на среду, их способность делать ее более пригодной для произрастания других видов. Большое значение для развития экологии растительных сообществ имели труды В. В. Алехина, В. Н. Сукачева, Л. Г. Раменского, А. П. Шенникова и других геоботаников. В. Н. Сукачев предложил свою классификацию сукцессий, экспериментально исследовал конкуренцию, изучал историю растительности. Он внес весомый вклад в учение о растительных сообществах, которые рассматривал как целостные структуры, образованные в результате коэволюции растений. В 1940-е гг. он разра-

ботал учение о биогеоценозе, включающем наряду с растительным сообществом почву, климат, воды, животных, микроорганизмы и т.д.

В 1920—1940 гг. формируется теоретическая основа современной экологии, предлагаются первые математические модели, вырабатывается методология. Оформляются два главных подхода современной экологии: популяционный, акцентирующий внимание на динамике численности организмов и их распределении в пространстве, и экосистемный, концентрирующийся на круговороте веществ и трансформации энергии (А. М. Гиляров, 2003).

Главной целью популяционного подхода было выявление закономерностей динамики численности популяций. Для этого использовались простые математические модели, в которых формулы отражали связь между разными характеристиками состояния популяции (рождаемостью или у растений появлением всходов, смертностью, скоростью роста, плотностью и др.). Они позволяли проверять последствия разных допущений, выявляя условия для реализации определенных вариантов популяционной динамики. Популяционный подход в экологии долгое время развивался преимущественно зоологами. Ботаники больше исследовали сообщества, которые трактовали как целостные образования, довольно четко отграниченные друг от друга. Однако уже в 1920-е гг. были высказаны противоположные взгляды о том, что виды растений — «не рота солдат, шагающих в ногу», что они неодинаково реагируют на факторы среды и по-разному распределены в ней. Исходя из этого, растительные сообщества должны рассматриваться как условные образования с размытыми границами. Этот новый взгляд на растительное сообщество в 1924 г. сформулировал Л. Г. Раменский, подчеркнув экологическую индивидуальность видов и непрерывность растительного покрова, зависимость его от множества факторов. Неизменными он считал только законы сочетаемости растений, которые и следовало изучать. В те же годы в США сходные взгляды независимо развивал Г. Глизон. В его «индивидуалистической концепции», выдвинутой в противовес представлениям Ф. Клементса (о сообществе как аналоге организма), также подчеркивалась независимость распределения видов друг от друга и непрерывность растительного покрова. Но широко популяционные исследования растений развернулись только в 1960-е гг. В СССР лидерами этого направления были Т. А. Работнов и А. А. Уранов, в Великобритании — Д. Харпер.

Другое направление экологических исследований XX в. — экосистемное. Термин «экосистема» был предложен в 1935 г. английским ботаником А. Тенсли для обозначения естественного комплекса живых организмов и физической среды, в которой они обитают. В 1930-х гг. в СССР Л. Л. Россолимо предложил «балансовый подход», уделяющий основное внимание круговороту веществ

и трансформации энергии. В рамках его Г. Г. Винберг разработал метод исследования создания растениями органического вещества, позволявший судить о продуктивности фотосинтеза по количеству выделившегося кислорода. Позднее в США Г. Райли и Р. Линдеманом были сделаны аналогичные работы, в которых предложена общая схема трансформации энергии в экосистеме. В частности, было продемонстрировано, что при переходе энергии с одного трофического уровня на другой (от растений к травоядным животным и т. д.) организмам каждого следующего уровня достается не более 10 % энергии предыдущего уровня. Рассматривалась роль растений в экосистемных процессах.

Во второй половине XX в. завершается становление экологии как самостоятельной науки, имеющей собственную теорию и методологию, круг проблем и подходы к их решению. В связи с широким применением математических подходов для решения различных экологических проблем развилась количественная экология. Математические модели становятся более реалистичными, их предсказания проверяются в эксперименте и наблюдениях в природе. А эксперименты и наблюдения все чаще проводятся для тестирования теоретически разработанных гипотез. Работы 1960—1970-х гг. были ориентированы на выяснение общих принципов устройства любых сообществ, а в 1980-е гг. основное внимание перенесено на механизмы формирования их структуры. Например, при изучении вытеснения одного вида другим экологи прежде всего стали интересоваться процессом этого вытеснения и особенностями видов, предопределяющими исход взаимодействия. Так, выяснилось, что при конкуренции растений за элементы минерального питания (азот, фосфор) победителем часто оказывается не тот вид, который в принципе (без дефицита ресурсов) может расти быстрее, а вид, способный поддерживать хотя бы минимальный рост при низкой концентрации этого элемента.

Особое внимание стало уделяться эволюции жизненного цикла и стратегии выживания растений. Поскольку возможности организмов всегда ограничены, а за каждое эволюционное приобретение приходится расплачиваться, между признаками возникают отрицательные корреляции. Например, растение не может очень быстро расти и одновременно много тратить на защиту от фитофагов. Изучение таких корреляций позволяет выяснить, как в принципе достигается возможность существования организмов в определенных условиях.

В современной экологии сохраняется актуальность и ряд проблем, имеющих давнюю историю исследований: установление закономерностей динамики численности организмов, оценка роли факторов, ограничивающих рост популяций, выяснение причин колебаний численности. В этой области достигнут значительный прогресс: для многих конкретных популяций выявлены механиз-

мы регуляции численности, продолжают исследования конкуренции и взаимовыгодного сотрудничества видов. Большой прогресс достигнут в изучении круговорота веществ и потока энергии. Примером может быть дистанционное (со спутников) определение содержания хлорофилла в поверхностных водах, позволяющее составить карты распределения фитопланктона для всего Мирового океана и оценить сезонные изменения его продукции.

Как продолжение идей XIX в. развивалась эволюционная экология — теоретическая основа для понимания экологических закономерностей эволюционного процесса и эволюционного становления современных экологических взаимоотношений. В XX в. в связи с возникновением и развитием палеоботанических методов в сочетании с использованием результатов исследований смежных и гуманитарных наук накопился обширный материал по истории природы, в том числе о роли антропогенных факторов в формировании современного растительного покрова.

В настоящее время большое внимание стало уделяться методологии экологических исследований. Было обращено внимание на то, что многие фундаментальные экологические теории, сформулированные в XX в., содержали «мифологическую» (романтическую) компоненту, опирались на признание слишком высокой целостности экологических явлений и существование «жестких» связей между средой и биологическими объектами (А. М. Гиляров, 2001; Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, 2005 и др.). Была подвергнута сомнению незыблемость ряда установившихся экологических концепций (правило 10 %, модель «хищник — жертва», положения «островной биогеографии», принцип конкурентного исключения и др.). Выявление множества исключений из установленных ранее принципов и правил экологии привело к необходимости очертить рамки их применимости, внести коррективы, смягчающие «жесткость» законов. Стала разрабатываться идея шкалирования биологического времени и пространства (признание необходимости выделять разные закономерности для объектов разного размера и продолжительности жизни). Было показано, что нестабильность в малых масштабах может быть условием стабильности в больших: так, устойчивость коренного разновозрастного леса связана с динамическими процессами нарушения (вывалы, порои и т. п.) и восстановления в отдельных его локусах. Таким образом, как и во многих науках, в это время в экологии наметился отход от универсализации экологических закономерностей, внимание к разнообразию, частным случаям (case studies).

Значение экологических исследований в современном мире возрастает. Кризисное состояние биосферы ставит проблемы охраны природы и восстановления биогеоценозов в число важнейших проблем современности. Накоплен огромный фактический материал, требующий обобщения и выхода в практику. Необходи-

димось правильного взаимоотношения человека и природы для обеспечения устойчивого жизнеобеспечения на планете должна быть осознана не только экологами, но и широкими массами населения, а также государственными руководителями и деловым сообществом. Для последних десятилетий XX — начала XXI в. характерен процесс экологизации мышления (в первую очередь исследователей разных специальностей), распространение экологических знаний по разным каналам коммуникации. Поскольку экологические проблемы приняли планетарный масштаб, развивается международное сотрудничество в согласовании экологических программ. В 1960-е гг. биологи разных стран объединились для решения задачи оценки продуктивности биосферы в рамках Международной биологической программы (МБП). В 1970-е гг. была организована международная программа «Человек и биосфера» для выявления и характеристики важнейших экологических проблем Земли. Ныне международное сотрудничество продолжается в рамках всемирных научных программ «Биоразнообразие», «Изменение климата» и др. При этом во многих случаях для решения конкретных экологических проблем требуется не столько дальнейшее накопление знаний, сколько совокупность грамотных управленческих решений и волевых усилий по внедрению рекомендаций экологов.

ГЛАВА 2

ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

В арсенале современной экологии растений существуют разные методы исследования, среди которых можно выделить три основные группы: полевые наблюдения, эксперименты в поле и лаборатории и моделирование (В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов, 1980).

2.1. Наблюдение и эксперимент

Метод *наблюдения* подразумевает невмешательство (или минимально возможные нарушения, вызываемые процессом наблюдения) исследователя в природную систему. Он представляет собой наиболее важный и исторически первый прием экологического исследования.

Сравнительные эколого-географические исследования прошли долгий путь от красочных описаний картин природы, сделанных натуралистами прошлых веков, до современных комплексных программ экологических наблюдений и изменений с помощью точной аппаратуры при длительных стационарных исследованиях.

Широкое применение в экологии растений получил экспериментальный метод. Особенность *эксперимента* в том, что исследователь изучает систему, в которой специально изменены определенные параметры (в том числе и достаточно сильно, что не характерно для ее естественного состояния). Методики экспериментальной работы постоянно совершенствуются, и корректность получаемых в эксперименте данных серьезно обсуждается.

Возможные воздействия экспериментатора на растение и его окружение очень разнообразны, поэтому очень разнообразны и экспериментальные подходы в экологии растений. Например, эксперименты различаются по степени контроля над объектом исследования. Так, большинство полевых экспериментов в естественных условиях относятся к *неконтролируемым*, так как вначале воздействуя на экосистему или ее отдельные объекты, далее экспериментатор следит только за изменениями, развертывающи-

мися на фоне всевозможных, часто непредвиденных и нежелательных, с точки зрения задач эксперимента, внешних воздействий (например, погодных). В лабораторных условиях обычно имеются условия для проведения в разной степени контролируемого эксперимента (почти полный контроль за множеством экологических факторов возможен только в специальных сложнейших установках типа фитотронов). Большую роль в экологии растений играют эксперименты по специальному культивированию растений в лабораторных условиях и на делянках под открытым небом.

Если в науках о неживой природе (физике прежде всего) распространен классический *однофакторный* эксперимент, когда изучается влияние одного избранного фактора при фиксированных значениях всех остальных, то в экспериментировании с биологическими объектами, поведение которых зависит от целого комплекса взаимосвязанных природных факторов, этот подход оказался менее эффективным. Поэтому в экологии растений наряду с однофакторным получили распространение *многофакторные* эксперименты, когда в каждом варианте из серии опытов экспериментатор изменяет не один, а сразу несколько факторов, значения которых комбинирует особым способом, в результате чего при математической обработке получается многофакторное описание изучаемого явления.

Экологи растений также постоянно имеют дело с результатами стихийных «экспериментов», которые ставит сама природа (засуха, наводнение, резкое похолодание и т.д.). Им остается в нужный момент и подходящим способом установить результат этих экспериментов измерениями (Г. Вальтер, 1974). Широкую известность получили также непредвиденные последствия преобразования человеком экосистем и отдельных их компонентов, а также интродукции видов. Анализ таких непредвиденных «экспериментов» внес заметный вклад в развитие теории экологии.

Среди специальных методов экологии растений особо выделяются сравнительные эколого-географические наблюдения и полевые эксперименты. Для сравнительного изучения отношения растений к среде широко используется разработанный Б.А. Келлером (1908) *метод экологических рядов*. Экологический ряд составляют конкретные местообитания вида, располагаемые в порядке постепенного изменения какого-либо экологического фактора (влажность, богатство почвы, рН, степень и состав засоления, освещенность и пр.). Таким образом выясняются экологические амплитуды вида по отношению к факторам среды, границы оптимумов и пессимумов. Кроме естественных местообитаний экологические ряды могут составлять экспериментальные участки (с различным количеством вносимых удобрений, влаги и пр.). В экологическом ряду меняются морфология, анатомия, темпы

онтогенеза, химический состав, гидратура и температура отдельных растений и другие характеристики. При изучении распределения растений в зависимости от экологических условий можно учитывать нескольких совместно действующих факторов.

2.2. Моделирование

Одно из плодотворных методов естественных наук представляет собой моделирование, т. е. построение, проверка и исследование моделей, интерпретация полученных с их помощью результатов. При моделировании реальная природная система замещается другой более простой системой, являющейся ее неполным подобием. *Модель* — это упрощенный образ оригинала, при котором сознательно огрублены отдельные черты изучаемого объекта или процесса.

В зависимости от характера упрощения для одного и того же оригинала можно получить несколько различных моделей, в том числе удобные для изучения тех или иных свойств оригинала. Стратегия моделирования заключается в стремлении путем упрощения получить модель, свойства и поведение которой можно было бы эффективно изучать, но которая в то же время оставалась бы достаточно сходной с оригиналом, чтобы результаты этого изучения были применимы к оригиналу. Обратный переход от модели к оригиналу — интерпретация модели. Эта процедура всегда неоднозначна в силу принципиально неполного соответствия модели и моделируемой системы.

В зависимости от особенностей объекта изучения и задач исследования в экологии растений применяются модели разных типов. Прежде всего модели подразделяют на реальные (натуральные, аналоговые) и идеальные (знаковые).

Реальные модели отражают оригинал по своей физической природе. Например, аквариум со всем его населением воспроизводит некоторые черты естественных водоемов. Главная проблема работы с такими моделями — трудность установления степени адекватности модели оригиналу и обоснование возможности применения результатов моделирования к исходной системе — оригиналу.

Знаковые модели представляют собой условное описание оригинала с помощью символов и операций над ними. Полученные результаты при использовании кода символического языка интерпретируются и сопоставляются с реальными природными образованиями. Наибольшее значение в экологии имеют две разновидности знаковых моделей — математические и концептуальные.

Концептуальная модель — более формализованный вариант традиционного естественно-научного описания изучаемого объекта

или процесса, состоящий из научного текста, сопровождаемого схемами, графиками и другим иллюстративным материалом. Назначение этих моделей — дать ясное обобщенное и достаточно полное выражение знаний об изучаемом явлении в рамках определенной концепции. Например, в русле концепции «соматической редукции» предложены схемы эволюции жизненных форм растений, а в рамках «энергетической» концепции построены схемы потока вещества и энергии в биогеоценозе, которые сопровождаются поясняющим текстом, таблицами и графиками. Концептуальные модели широко применяются в науке благодаря своей универсальности, гибкости, богатству средств выражения и др. Но им свойственны также высокая неоднозначность интерпретации и определенная статичность, затрудняющая описание постоянно изменяющихся природных объектов.

Математические модели используют разного рода абстрактные знаковые построения. Они дают возможность формально определять взаимодействия отдельных компонентов экосистем при их количественном выражении.