

УДК 581.55

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРУКТУРЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА: КОНЦЕПЦИЯ ИЕРАРХИЧЕСКОГО КОНТИНУУМА

© 1999 г. Л. Б. Заугольнова

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва

Обсуждаются основные представления о структуре растительного покрова в рамках иерархического континуума: континуальность растительного покрова, его иерархическая организация (структурная, пространственная, функциональная иерархия), разномасштабная гетерогенность растительного покрова в связи с абиотическими, биотическими и антропогенными факторами. Рассмотрены некоторые следствия концепции в отношении ряда понятий (сообщество, сукцессии, климакс) и современные тенденции в развитии представлений о структуре растительного покрова.

ВВЕДЕНИЕ

Современное состояние фитоценологии как науки характеризуется трансформацией традиционных представлений, сложившихся в первой половине нашего столетия и долго господствовавших в научном сообществе без существенных изменений. В этой предметной области в течение длительного времени центральным объектом изучения служил фитоценоз, определяемый разными авторами весьма неоднозначно [19, 37, 65, 79]. Естественно, что по мере накопления разнообразного фактического материала, а также параллельно с развитием новых направлений в фитоценологии (в частности, популяционной биологии растений) изменялись представления о фитоценозе.

Современные тенденции в изучении растительности состоят прежде всего в том, что внимание с одного типа объекта (фитоценоза) перемещается на совокупность разномасштабных единиц, которые формируют растительный покров как непрерывное целое. Следствием такой ориентации становится все более четкое понимание того, что базовым свойством растительного покрова является его неоднородность. Поэтому происходит смена задач: от поиска однородных единиц в растительном покрове исследователи обращаются к анализу и типизации неоднородных по структуре вариантов растительного покрова [20, 73]. Надо подчеркнуть, что в отечественной фитоценологии всегда хорошо была выражена традиция изучения пространственной неоднородности фитоценоза [23, 29, 44]. В центре внимания фитоценолога все чаще оказывается растительный покров территории как сложно структурированное образование, т.е. внимание с фитоценоза как элементарного объекта перемещается на растительный покров как неоднородную систему, где фитоценоз – лишь один из ее

пространственных элементов. Кроме того, исследования, посвященные жизнедеятельности животных [60], позволяют говорить о том, что формируется понимание искусственности выделения растительного покрова, поскольку взаимосвязи с гетеротрофами зачастую определяют саму возможность поддержания структуры и функционирования автотрофного компонента экосистемы.

Вторая четко отслеживаемая тенденция состоит в том, что сообщество растений (фитоценоз) воспринимается уже не как жестко интегрированное образование, а скорее как компания [33, 37, 60] видовых популяций, которые интегрируются разными факторами [37], при этом экологические и биологические свойства видовых популяций могут различаться в разной степени. В качестве примера можно привести широколиственные леса, хорошо исследованные в популяционном отношении [7, 59].

Становление современных концепций в фитоценологии происходит путем взаимной ассимиляции и переработки ранее оформленных представлений, которые зачастую воспринимаются как противоположные друг другу [26]. Основными источниками современных представлений послужили следующие идеи: 1) концепция континуума и экологической индивидуальности видов Раменского – Глизна [54, 69, 70, 122], 2) концепция цено типов Раменского [51] и типов стратегий Грайма [96, 97], 3) концепция циклического развития одно-многовидовых фрагментов сообщества [68, 119, 120] и гэп-парадигма, первоначально сформулированная на базе изучения тропических лесов в 50–60-е годы, а впоследствии примененная и к лесным сообществам умеренного пояса (см. обзор [22]), 4) представления о структуре и динамике популяций растений [47, 74, 99], 5) положения о главных механизмах сукцессионных процессов в растительном покрове и концепция поликли-

макса [70, 88, 91, 121], 6) развитие методов ординации растительности [53, 54, 95, 111, 122, 123], 7) представления о влиянии конкуренции на распределение видовых популяций по градиентам среды и концепции оптимумов у растений [25, 49, 78, 92]. Таким образом, современные взгляды на структуру растительного покрова были подготовлены всем предшествующим развитием фитоценологии.

В формировании современной концепции растительного покрова большую роль сыграл теоретический семинар, организованный в Вене в 1988 г. рабочей группой по теоретической фитоценологии (Working Group of Theoretical Vegetation Science) Международной Ассоциации науки о растительности – IAVS [115]). Была сделана попытка интеграции знаний о свойствах среды, отдельных растений, популяций и сообществ. К этому времени вышел целый ряд фундаментальных работ и сводок фактического материала как за рубежом [100, 104, 105, 107–110, 112], так и в нашей стране [5, 24, 32, 58, 59, 75], которые способствовали формированию новой концепции, позднее получившей название “иерархического континуума” [90].

В данном обзоре сделана попытка осветить наиболее существенные стороны этой концепции, учитывая не только те из них, которые находят отражение в англоязычных изданиях, но и работы отечественных исследователей, вклад которых практически не отражен в зарубежной литературе.

В качестве основных аспектов концепции иерархического континуума можно рассматривать: 1) представление о континуальности растительного покрова, 2) представление об иерархической организации (структурная, пространственная, функциональная иерархия), 3) представление о разномасштабной гетерогенности растительного покрова в связи с абиотическими, биотическими и антропогенными факторами.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О КОНТИНУАЛЬНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Понятие континуума к настоящему времени достаточно хорошо разработано в фитоценологии [32, 34, 35, 53, 54, 70]. Физическая непрерывность живого покрова (включая растительный) очевидна, и это свойство базируется на представлениях В.И. Вернадского о растекании живого. Чаще всего обсуждается проблема континуальности видового состава, которая выражается прежде всего в отсутствии четких границ по этому признаку между любыми единицами, выделяемыми в растительном покрове, и в формировании единиц переходного состава (экотонов). Четкость границ и соответственно дискретный характер единиц может рассматриваться как част-

ный случай континуума и обычно наблюдается при наличии контрастных условий или воздействий.

Континуальный характер изменения видового состава (с учетом обилия видовых популяций) связывают с взаимным перекрытием кривых экологической толерантности видов [52, 93]. Развитие взглядов в отношении этих представлений происходило в двух направлениях.

Во-первых, гипотеза независимого распределения оптимумов кривых по градиенту факторов [86] сменилась представлением о иерархической структурированности такого распределения. Его суть заключается в том, что у видов с широкой амплитудой экологической толерантности оптимумы распределены регулярно, в то время как у видов с более узкими амплитудами – независимо друг от друга, а их амплитуды включены в более широкие [93]. Эта иерархия включения была представлена как концепция “ядро – сателлиты” [89, 90]. Она сводилась к тому, что широко распространенные виды с высоким обилием обладают значительными амплитудами толерантности и образуют “ядро” сообществ, в то время как “сателлиты” встречаются реже, имеют невысокое обилие и характеризуются более узкими амплитудами. Такие представления перекликаются с распространенными в отечественной фитоценологии классификациями фитоценоципов [41, 66], отражающими роль популяций в жизни сообществ (доминанты, ассектаторы).

Дальнейшее развитие представлений с непрерывности растительного покрова выразилось в гипотезе композиционного континуума [86], согласно которой оптимумы видов могут быть распределены по градиенту как регулярно, так и нерегулярно, при этом степень взаимозависимости таких распределений может быть различной. Эта гипотеза и легла в основу концепции иерархического континуума. Сложный характер взаимного распределения видовых диапазонов по градиентам среды подтвержден фактическим материалом [85].

Во-вторых, существенному пересмотру подверглись представления о характере самих кривых экологической толерантности. Благодаря изучению распределений конкретных видовых популяций по градиентам среды выявилось, что одновершинная и симметричная кривая – частный вариант. Для многих видов характерна та или иная степень асимметрии распределения вплоть до дву-, многовершинных распределений популяционной мощности (обилия, плотности, биомассы) по градиентам среды [75, 85, 86]. В некоторых сообществах только 45% видов имеют симметричную кривую распределения [103]. В отечественной фитоценологии на несовпадение популяционных оптимумов с серединой амплитуды экологической

толерантности видов обратил внимание еще Шенников [78], а позже этот вопрос обсуждался Работновым [49] и Куркиным [25]. В перечисленных работах в качестве причины такой асимметрии рассматриваются воздействие более сильных конкурентов и взаимодействие разных факторов среды, которые выступают в качестве комплексных природных градиентов (классификация таких взаимодействий предложена Куркиным [24]).

В отечественной фитоценологии проблема "непрерывность – дискретность" в отношении растительного покрова имеет длительную историю [2, 5, 34, 42, 51]. Раменский [51, 52] рассматривал наличие четких границ между сообществами как частный случай. Ниценко [42] весьма диалектично подходил к этой проблеме, полагая, что "единство прерывистости и непрерывности разлито повсюду в растительном покрове и осуществляется во всех точках как несотъемлемое свойство, присущее самому явлению в целом" [36, с. 391]. В качестве причин, определяющих возможность возникновения относительно резких границ, могут выступать: антропогенные воздействия, резкие экологические рубежи, существование экологических порогов в популяционных реакциях, взаимодействие растений [2, 42]. Стоит заметить, что взаимодействия растений в одних случаях могут усиливать дискретность между единицами растительного покрова [1, 87], в других – ослаблять ее [86].

Если исходить из современных представлений о континуальности растительного покрова, то выделение единиц любого масштаба по любым избранным признакам в большинстве случаев оказывается условным, что подчеркивает Миркин [34]. Границы популяционных единиц в таком случае также будут условными. При этом границы между вариантами растительного покрова будут зависеть от выбранного исследователем условия выделения (например, по степени доминирования видовых популяций или по группам константных видовых популяций). Разнообразие границ по пространственному рисунку, а также несовпадение границ, выделенных по разным признакам сообществ и среды, были показаны на обширном фактическом материале [44].

Признание континуальности растительного покрова не противоречит представлениям о дифференциации его состава в связи с градиентами факторов, однако степень дифференциации может быть разной. Сопоставление степени сходства вариантов растительности и экологического расстояния между ними обнаруживает прямую зависимость [93], т.е. чем значительнее экологический градиент, тем лучше дифференцирована растительность по своему составу.

Преобладание постепенных переходов (экотонов) между разными вариантами растительности

Таблица 1. Соотношение числа видов с разными диапазонами толерантности по отношению к освещенности (по шкале освещенности – затенения Цыганова [76])

Конец диапазона	Начало диапазона			
	1	2	3 •	4
3	147*			
4	151*			
5	218			
6	110			
7	31	7	35	
8	34**	18**	26***	
9	14**	11**	45***	14***

* Группа светолюбивых видов.

** Группа теневыносливых видов с широким диапазоном толерантности.

*** Группа теневыносливых видов с более узким диапазоном толерантности.

связано также с тем, что в процессе эволюции преимущество получают виды с широкими и по этой причине – с сильно перекрывающимися экологическими амплитудами (табл. 1). Такое соотношение амплитуд и определяет нечеткость (континуальность) разделения экологических групп видов. Поэтому только при значительном градиенте экологических факторов можно ожидать заметную смену разных экологических групп, что придает большую четкость границам.

Соотношение непрерывности и дискретности растительного покрова, по-видимому, имеет смысл рассматривать как совокупное отражение свойств разных биосистем: популяций (широкие амплитуды толерантности и их частичное перекрытие), ценозов (взаимодействия популяций и средообразование) и экосистем (экологически обусловленные границы). В современных представлениях о растительном покрове проблема "непрерывность – дискретность" успешно решается на основе принципа дополнительности [26].

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ИЕРАРХИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Структурная иерархия биосистем

Концепция структурных уровней организации живого на Земле уже прочно заняла свое место в экологии [45, 55, 83, 84, 104]. Для понимания организации растительного покрова наибольшее значение имеет характер соотношений между биосистемами трех уровней организации: организменного, популяционного, ценотического. Последовательность биосистем организм – популяция – ценоз отражает иерархию включения, где

Таблица 2. Роль различных взаимодействий в организации (О) и дифференциации (Д) растительного покрова

Тип растительного покрова	Взаимодействия		
	фитогенные	зоогенные	экоtopические
Пустыни	Д – 1	О – 1, 2	О – 1, 2, 3
Тундры	Д – 1	Д – 1	О – 1, 2, 3
Леса	О – 1	О – 1, 2, 3	Д – 1, 2, 3
Степи	Д – 1	О – 1, 2	Д – 1, 2, 3
Болота	Д – 1	?	О – 2, 3
Луга	Д – 1	О – 1, 2	Д – 1, 2, 3

Примечание. Масштабы единиц растительного покрова: 1 – микроуровень (фрагменты сообществ), 2 – мезоуровень (собственно сообщества), 3 – макроуровень (сочетание сообществ).

каждая предыдущая биосистема является элементом последующей.

Хотя свойства биосистемы тесно связаны со свойствами элементов, однако, для каждого уровня можно установить набор специфических свойств, которые возникают как результат взаимосвязей между элементами.

Организм как биосистема. Специфика растительного организма (как следствие его модульной организации) состоит в том, что индивидум обладает некоторыми свойствами популяционных систем. Отдельные модули (листья, побеги) потенциально способны к самостоятельному существованию и реально переходят к нему в результате вегетативного размножения. Поэтому такие популяционные признаки, как численность, соотношение элементов по возрасту, размеру и половому статусу, вполне могут рассматриваться и как признаки растительного организма. Объединяет все модули одного индивида их генетическая идентичность и наличие проводящей и механических систем тканей.

Популяция как биосистема. Популяция как совокупность организмов представляет собой биосистему, состоящую из дискретных и взаимозаменяемых элементов. Она существует благодаря непрерывному потоку (кругообороту) поколений индивидов. Популяционные механизмы интеграции принципиально иные по сравнению с биосистемами организменного уровня и характеризуются отсутствием четкой централизации [16]. Живые организмы вследствие своей жизнедеятельности формируют вокруг себя поля, которые получили разные названия (биологические [40], фитогенные [71], экологические [118]). Наложение таких полей обеспечивает интеграцию популяционной системы в пространстве. Формирование системы взаимодействующих полей [5] разной

напряженности предопределяет континуальный характер популяций в пространстве.

Структурные и функциональные особенности организма растений [77] накладывают свой отпечаток на их популяционные свойства. Для популяционной жизни растений характерны [12] следующие черты: 1) значительный вклад вегетативного размножения в процессы самоподдержания популяций, 2) поливариантность развития растений в онтогенезе, 3) наличие длительных покоящихся стадий развития и формирование запаса зачатков, 4) разнообразие стабильных вариантов возрастных соотношений в популяциях видов с разными жизненными формами.

Фитоценоз как биосистема. С позиций системной иерархии сообщество (ценоз) – это совокупность видовых популяций, каждая из которых обладает специфическими экологическими (см. выше) и биологическими свойствами. Представления о биологической индивидуальности (наряду с экологической) отразились в концепции цено типов Раменского [51], а в англоязычной литературе оформились независимо много позже в виде концепции типов стратегии [96, 97]. Впоследствии многие исследователи внесли свою лепту в разработку этой концепции [32, 48, 59, 70]. В настоящее время она прочно вошла в арсенал современных популяционных представлений.

Традиционно в большинстве определений растительное сообщество рассматривается как совокупность отдельных растений с разной видовой принадлежностью [65, 66, 79, 117]. С системных позиций в качестве элементов ценозов (и фитоценозов в частности) выступают не индивиды, а их совокупности – популяции. При этом сосуществование фитопопуляций определяется не только их взаимодействиями, но и другими природными факторами [35]. По той роли, которую играют разные факторы в жизни сообществ, можно различать факторы, дифференцирующие (т.е. определяющие различия элементов растительного покрова по составу и структуре) и организующие (т.е. обеспечивающие саму возможность поддержания популяционных потоков). Исходя из такого разделения можно следующим образом представить роль различных природных взаимодействий в функционировании сообществ разного типа (табл. 2). В большинстве случаев организующие факторы одновременно выступают в качестве дифференцирующих.

Представление о структурной иерархии биосистем открывает возможность сопряженного анализа структуры и свойств биосистем разного уровня и способствует более углубленному пониманию природных закономерностей, существующих в растительном покрове. Как справедливо отмечает Куркин [24], при изучении биосистем любого уровня необходимо отслеживать взаимо-

связи между биосистемами соседнего уровня, как сверху, так и снизу.

В теоретической экологии наряду со структурной иерархией биосистем обсуждается роль функциональной иерархии, которая реализуется внутри систем каждого уровня в виде совокупностей, обладающих разной функциональной ролью. Так, в пределах популяционной системы можно выделить разные возрастные и онтогенетические группы [12], группы по мощности, или виталитету [15]; внутри сообществ традиционно выделяют такие функциональные многовидовые совокупности, как синузии, экологические группы, группы по типу стратегий и др. В настоящее время резко расширился набор признаков, по которым происходит группирование растений (см., например, [36]). Подобные совокупности внутри биосистем могут быть названы подсистемами [24, 104]. Подсистемы в отличие от элементов сохраняют все наиболее существенные признаки биосистемы данного уровня, а их соотношение во времени и пространстве характеризует функционирование биосистем соответствующего уровня. Анализ функционирования сообществ разного типа с учетом их структурной и функциональной иерархии достаточно полно представлен в отечественной биологической литературе (луговые степи – [22], широколиственные леса – [7, 59], тундры – [14], пустыни – [39]).

Пространственная иерархия в структуре растительного покрова

В качестве факторов, определяющих пространственную иерархию в структуре растительного покрова, выступают: 1) фитогенные (иерархия популяционных единиц у растений, формирование фитогенных полей индивидов и популяционных групп, нарушения в результате вывалов), 2) зоогенные (нарушения и преобразования растительного покрова разного масштаба), 3) экопические (разномасштабная неоднородность рельефа и литогенного состава земной поверхности), 4) антропогенные воздействия разного типа и масштаба.

Пространственная иерархия растительного покрова проявляется в горизонтальном направлении как включенность контуров (участков) различной протяженности, различающихся в той или иной степени по составу и структуре. Многоуровневый подход к растительному покрову выражается в разработке представлений о разных структурных уровнях растительного покрова, в которых одновременно используются как структурные признаки биосистем, так и пространственный масштаб [28, 114]. Параллельно существует система единиц, опирающаяся прежде всего на пространственный масштаб [63, 64]. Для обозначения разномасштабных контуров раститель-

ного покрова удобно использовать термин “фитоценохора” [64]. В качестве синонимов используются также термины “ценохора” [38], “фитохора”. Более крупные контуры (мезо-, макрофитоценохоры) могут включать различный набор более мелких (мезо- и микрофитоценохоры). Среди разномасштабного набора фитоценохор сообщества, в общепринятом смысле, соответствуют чаще всего мезофитоценохорам. Для классификации разномасштабных единиц растительного покрова, начиная с сообществ, предложена система единиц [64], основанная на признаках доминирования видов. В настоящее время высказываются соображения о том, что имеет смысл использовать синтаксономическую систему (на флористической основе) для единиц растительности разного масштаба со своим набором константных видов [116].

В растительном покрове одновременно формируется вертикальная иерархическая структура, проявляющаяся как в виде четко вычленившихся ярусов (например лесные сообщества в антропогенном ландшафте), так и в виде континуального изменения фитомассы по вертикальному профилю (луга, степи, девственные леса).

Иерархия популяционных единиц у растений. Представления о разномасштабности пространственных единиц популяционного уровня хорошо известны как в популяционной биологии животных [6], так и растений [13, 46, 57]. Внутри сообщества различный масштаб неоднородности в распределении видовых популяций был установлен благодаря работам Грейг-Смита [94, 95] и Кершоу [101].

Исследования пространственной структуры популяций растений в пределах одного сообщества позволили выявить такую подсистему популяционного уровня, которая обеспечивает смену поколений на минимальном пространстве [61]. Она названа элементарной демографической единицей (ЭДЕ). Подобно тому, как размер минимальной жизнеспособной популяции у животных связан с размером организма [11], размер ЭДЕ у растений в значительной степени определяется размером индивидов.

Размеры ЭДЕ у растений разных жизненных форм отличаются на порядки величин: у трав размер ЭДЕ варьирует в пределах 0.25–10 м², у деревьев и кустарников – 100–10000 м². В силу таких соотношений одна крупная ЭДЕ включает целую совокупность более мелких, выполняя по отношению к ним организующую и дифференцирующую функции. Важной характеристикой ЭДЕ является длительность оборота поколений, которая определяется длительностью жизни растений того или иного вида. Мелкоразмерные ЭДЕ быстрее восстанавливаются после нарушений, что не-

редко определяет разный сукцессионный статус видовых популяций в одном сообществе.

Другой важный аспект неоднородности, создаваемой жизнедеятельностью популяций, отражает преобразование среды в пределах фитогенного поля растений. При этом можно различать два структурно-функциональных уровня для фитогенных полей: один связан с неоднородной структурой фитогенного поля отдельного растения, другой определяется неравномерным размещением растений в пределах ценопопуляции (образование вегетативных клонов, зарослей семенного или смешанного происхождения). К настоящему времени накоплен обширный фактический материал по этому вопросу, частично отраженный в ряде обзоров [29, 75, 82]. Достаточно убедительно показано, что в лесных [29] и болотных [43] сообществах внутриценоотическая мозаика почти исключительно обуславливается жизнедеятельностью популяций растений-эдификаторов, т.е. имеет фитогенное происхождение.

Разномасштабные нарушения растительного покрова. Исследования девственных лесов как тропических, так и умеренных областей, осуществленные во второй половине XX в. (см. обзоры [22, 107]), выявили важную роль нарушений, постоянно возникающих в растительном покрове в результате воздействий агентов разной природы. Материал, накопленный прежде всего в лесной фитоценологии, привел к формированию "оконной" (gap) парадигмы (см. обзор [22]), которая послужила обоснованием разномасштабных сукцессионных циклов, постоянно реализуемых в лесном растительном покрове и создающих мозаику пятен (pattern). В качестве первоисточника этой концепции рассматриваются работы Уатта [119, 120], в которых циклическая динамика пятен связывалась с процессами индивидуального развития растений. Следует отметить, что независимо и примерно в тот же период сходные процессы были описаны в отечественной литературе [68].

Дальнейшее развитие гэп-парадигмы привело к формированию мозаично-сукцессионной концепции экосистем [109], в соответствии с которой мозаичная структура рассматривается как результат постоянных нарушений разного масштаба. Подробная характеристика биогенных нарушений (по масштабу, длительности восстановительных процессов и экологическим последствиям) приведена в обзорной работе [60].

Ход восстановительных сукцессий после нарушений зависит от масштаба и характера преобразования среды [104, 107]. В общем, чем меньше протяженность нарушенного участка, тем быстрее происходит восстановление растительного покрова и, соответственно, завершение сукцессионного цикла. Циклы на месте микронарушений (кратовины, одиночные вывалы некрупных дере-

вьев и др.) завершаются в течение одного – нескольких десятилетий. Мезонарушения (зубровые и бобровые поляны, некрупные пожары, котловинные рубки, распахка небольших участков) вызывают такие преобразования растительного покрова, следы которых сохраняются в течение 100 лет и более. Крупномасштабные нарушения (крупные пожары, ураганы, массовая распахка, сплошные рубки) требуют для завершения сукцессионных циклов нескольких столетий [7, 21].

Таким образом, в результате постоянных разномасштабных нарушений, возникающих под влиянием природных факторов, девственный растительный покров должен представлять собой разномасштабную, иерархически соподчиненную мозаику сукцессионных пятен, постоянно сменяющих друг друга во времени и пространстве. Следует особо отметить, что специфика биогенных нарушений и скорости восстановительных процессов связаны прежде всего с популяционными свойствами растений и животных [60], что отражает системные связи между популяциями, сообществами и экосистемами.

Разномасштабная неоднородность земной поверхности. Структурная неоднородность земной поверхности отражается на растительном покрове прежде всего в виде существования территориальных единиц разного ранга, для выделения которых используются разные признаки: фитоценотические [9, 64], ландшафтные [4, 8], флористические [80].

Для наиболее мелких единиц растительного покрова, связанных с неоднородностью земной поверхности (микрорасселений – в понимании Ярошенко [81]), между признаками среды и составом растительности выявлена или весьма слабая [44], или нежесткая связь [7].

В ландшафтоведении признаки земной поверхности используются для выделения более крупных территориальных единиц. Однако традиционно состав растительного покрова часто выступает также как ведущий признак, что подразумевает наличие тесных связей между растительностью и свойствами земной поверхности. Такое представление иногда входит в противоречие с накопленными к настоящему времени материалами.

Наиболее мелкой единицей признается фация, для выделения которой необходимо полное сходство литологии, рельефа, строения почвенного профиля; фации соответствуют один биоценоз [4], что, по мнению авторов, предполагает ее внутреннюю однородность. Данное представление не претерпело существенных изменений, хотя для ряда биоценозов (в частности лесных) показано, что почвенный профиль в пределах одного биоценоза может сильно трансформироваться в ре-

зультате вывалов [58]. Благодаря фитогенным эффектам формируются мелкие фитохоры с разным составом растительного покрова [7, 10, 29]. Таким образом, фация как ландшафтная единица оказывается неоднородной и в принятом определении [4] иногда может иметь пространственный масштаб, сопоставимый с размером парцеллы [10].

В качестве единицы более крупного масштаба может служить урочище или элементарный ландшафт в понимании Глазовской [8]. Эти единицы выделяются по положению в рельефе, характеру почвообразующих и материнских пород в сочетании с определенным вариантом растительного покрова. Для этих единиц также предполагается достаточно жесткая связь между разными признаками (рельефом, почвой и растительным покровом). Противоречивость такого подхода выражается прежде всего в том, что разные сукцессионные варианты растительного покрова могут существовать на однотипных рельефе и почвах, а с другой стороны, однотипная растительность развивается на различных почвообразующих породах и формах рельефа в силу широкой экологической амплитуды видов-доминантов.

Совокупность элементарных ландшафтов, расположенных по гидрохимическому стоку, формирует еще более крупную единицу – катену [8]. Среди морфологических ландшафтных единиц (фация, урочище, местность) катена в наибольшей степени соответствует местности (иногда – сложному урочищу).

Отсутствие жесткой связи между единицами земной поверхности и растительного покрова приводит к необходимости разработки для них раздельной системы единиц. Такая система позволит проводить анализ реальных взаимосвязей между свойствами абиотических и биотических компонентов ландшафта.

Наиболее мелкой единицей земной поверхности являются элементы микрорельефа, имеющие как биогенное (см. выше), так и абиогенное происхождение. Для единиц земной поверхности такого масштаба можно использовать термин “микросайт”, встречающийся в англоязычных работах.

Для обозначения более крупных единиц земной поверхности Раменским [53] предложено понятие “энтопии” (т.е. тип местоположения), который определяется положением в рельефе, почвами, подстилающими породами; понятие “экотоп” (тип местообитания) помимо признаков энтопии включает и характеристику климата. Наряду с понятием экотопа, которое включает характеристику абиотических составляющих местообитания, Ипатовым [17] сформулировано понятие “биотоп”, соответствующее биотически преобразованному экотопу.

Удобство такой пары понятий заключается в том, что появляется возможность показать, в какой степени реализуется связь между свойствами абиотической среды (экотопом), ее биотическим преобразованием (биотопом) и составом растительности. Это особенно важно, поскольку антропогенные преобразования современного растительного покрова приводят к тому, что на однотипных экотопах существует растительный покров разного состава, и связи растительность – среда значительно усложняются и деформируются. Кроме того, далеко не всякие различия в рельефе, составе подстилающих и почвообразующих пород сказываются на структуре растительного покрова, что отражается в существовании эквивалентных экотопов.

В качестве более крупной единицы, объединяющей разные экотопы, может служить геохимическая катена [8]. Понятие катены было предложено в работе [102] для обозначения вариантов почвенного покрова, располагающихся последовательно от водораздела до низины в соответствии с топографическим положением; при этом признаки растительного покрова автор определения не использовал.

Катена является удобной единицей для исследования структуры растительного покрова, поскольку она функционально объединяет основные варианты экотопов, свойственных данной территории. Для изучения закономерностей распределения растительности наиболее подходит элементарная катена, представленная малым речным бассейном (бассейн реки высокого порядка). Эта единица легко выделяется на картах и по протяженности реально доступна для изучения. Таким образом, можно наметить ряд пространственных единиц земной поверхности, позволяющий исследовать основные закономерности в составе, структуре и динамике растительного покрова территории: микросайт – биотоп – экотоп – катена (малый речной бассейн).

Территориальные единицы растительного покрова (фитоценохоры [63, 64], ценохоры [38]) могут выделяться как по признакам территории, так и по различным признакам самой растительности, при этом совпадение таких единиц может быть неполным [9]. Анализ их несовпадений может нести содержательную биологическую информацию.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ГЕТЕРОГЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

В основе традиционных представлений о фитоценозе (растительном сообществе) лежит однородность его состава и строения. Этот признак приводится как ведущий в определении сообщества [35, 122].

Однако вряд ли его можно считать общим для любых типов сообществ, поскольку в фитоценологии накоплен огромный и разнообразный материал по пространственной неоднородности сообществ (см. обзор [23]). Пространственная неоднородность более крупных единиц растительности также хорошо известна [9]. Наличие разномасштабных, иерархически соподчиненных пространственных контуров в растительном покрове с необходимостью приводит к тому, что растительное сообщество неоднородно по своему составу, хотя степень такой неоднородности может быть различной [9]. Таким образом, однородность вряд ли может рассматриваться как типичный признак любого сообщества. В контексте современных представлений растительное сообщество в природе может быть выделено как *условный контур мезомасштаба с разной степенью неоднородности своего состава*. Здесь масштаб понимается как некоторый диапазон размеров внутриландшафтного уровня. Условия выделения контуров определяются избранной синтаксономической системой [3].

В зависимости от степени внутренней неоднородности выделяют [5] гомотонные и гетеротонные сообщества с разным пространственным рисунком неоднородности [19]. Причины разномасштабной неоднородности растительного покрова рассмотрены в предыдущих разделах и связаны с гетерогенностью земной поверхности, разнообразием популяционных параметров организмов, разнообразием антропогенных и природных нарушений.

Основные аспекты неоднородности фитоценохор любого масштаба могут выражаться в неравномерном размещении растений в пределах видовых популяций, в наборе вариантов фитоценохор меньшего размера, в пространственном размещении более мелких фитоценохор. Рассмотрим каждый из вариантов подробнее.

Любая единица растительного покрова может быть оценена по степени гетерогенности видового состава. Причиной такой гетерогенности является неслучайное (групповое) размещение растений в популяциях большинства видов. При оценке степени гетерогенности с учетом обилия видов широко применяются статистические методы [5, 29, 82, 95, 101]. Для количественной оценки гетерогенности видового состава фитоценохор (с учетом только присутствия вида) может быть использована мера бета-разнообразия, предложенная Уиттекером [70].

Оценку структурной неоднородности фитоценохоры можно осуществить, сравнивая набор типов более мелких фитоценохор в составе более крупных [72]. Если при этом используется весь набор разномасштабных единиц, появляется возможность вскрыть специфику пространственной

организации растительного покрова, т.е. установить, на каком пространственном уровне более четко выражена структурная гетерогенность.

Гетерогенность по признаку пространственного размещения [20] более мелких фитоценохор позволяет установить пространственный рисунок и выделить как упорядоченные (серии, зоны, катены), так и неупорядоченные (мозаика, пятнистые структуры) варианты.

Соотношение всех аспектов гетерогенности в растительном покрове пока только ждет своего исследования.

НЕКОТОРЫЕ СЛЕДСТВИЯ КОНЦЕПЦИИ ИЕРАРХИЧЕСКОГО КONTИНУУМА

Представления о фитоценозе. Вопросу эволюции представлений о фитоценозе посвящены обобщающие статьи [26, 37], что делает излишним его подробный анализ. Однако хотелось бы подчеркнуть два аспекта в решении этого вопроса.

Первый состоит в том, что фитоценоз в настоящее время воспринимается как условно выделяемый контур растительного покрова и для этой территориальной единицы предложены соответствующие термины [38, 63, 64], которые рассмотрены выше. Для фитоценоза как абстрактной синтаксономической категории (тип фитоценоза) используется термин "фитоценоз" [38]. Эти термины и понятия удобны и значительно облегчают смысловую нагрузку термина "фитоценоз", который может теперь использоваться преимущественно как общесистемное понятие.

Второй аспект воззрений на фитоценоз заключается в развитии более широких представлений о моделях организации фитоценозов. В современной фитоценологии четко выражена тенденция перехода от одной модели организации к их множеству в зависимости от типа растительности [38] и подхода [26] (вещественно-энергетического, когда фитоценоз воспринимается как совокупность индивидов, и структурного, когда он трактуется как совокупность популяций). Заметим, что структурный подход может быть реализован и при использовании модели "фитоценоз как система индивидов", когда растения группируются в разновидовые образования (подсистемы ценотического уровня), получившие общее название ценоэлементов [18].

Представление о сукцессиях. Основные изменения во взглядах на это центральное понятие в фитоценологии коснулись проблемы детерминированности этапов восстановительных сукцессий и их механизмов. В обзорах, посвященных этой проблеме, показано, что эволюция представлений шла от жесткой детерминированности к вероятностному характеру процессов [35, 36]. Если

последователи организмизма полагали, что сообщество в процессе сукцессий изменяется как целое (см., например [50]), то в настоящее время этот процесс рассматривается как результат разнонаправленных и разновременных изменений численности и структуры видовых популяций. Видовые популяции по-своему приходят в сообщество и по-своему уходят из него [33].

Следствием биологического и экологического своеобразия видовых популяций является то обстоятельство, что сукцессии приходится рассматривать не как строго последовательный ряд смен, а скорее как сложную матрицу состояний с разными скоростями и вероятностью переходов для популяций разных функциональных групп видов. В частности, это выражается в гетерохронном развитии разных синузий [30] и, как следствие, определяет разное сукцессионное состояние синузий в одном биотопе [62]. Кроме того, направленные изменения всегда сопровождаются [56] различными отклонениями (реверсиями). Стоило бы подчеркнуть, что Раменский [53] был одним из первых, кто ввел представление о сменах растительности как многомерном процессе.

При анализе сукцессий имеет смысл отдельно рассматривать [106] причины (агенты, обстоятельства или воздействия, вызывающие сукцессии), механизмы (взаимодействия, лежащие в основе сукцессий) и модели реализации сукцессий.

Причины сукцессий крайне разнообразны. Независимо от способов систематизации они образуют две крупные группы [5, 31, 67]: внешние по отношению к растительности (аллогенные, или экзогенные) и внутренние (автогенные, или эндогенные).

Новое видение сукцессий отразилось в развитии представлений об основных механизмах сукцессий, которые рассматриваются как результат последовательной смены популяций с разными свойствами. В основе смены видовых популяций лежат следующие биотические механизмы: 1) различия видовых популяций растений по экологическим, биологическим, морфологическим и физиологическим свойствам (скорости роста особей, уровню семенной продуктивности, интенсивности потребления ресурсов, структуре побеговых и корневых систем и т.д. [7, 27, 97, 112]); 2) последовательное изменение качества среды под воздействием жизнедеятельности популяций растений или животных и их взаимодействия [50, 60, 91]; 3) избирательное действие повреждающих агентов (например, насекомых или млекопитающих-фитофагов) [91].

Как правило, в ходе конкретных сукцессий могут реализоваться последовательно или одновременно два-три механизма. Все перечисленные механизмы обсуждались в отечественной литерату-

ре в качестве различных типов сукцессий [5, 31, 50] достаточно подробно.

В современной биологической литературе наиболее часто упоминаются следующие модели сукцессий:

1) модель Грайма [97] – смена видовых популяций происходит в связи с типом стратегии видов (на основе соотношения их конкурентной мощности, толерантности и реактивности);

2) модель Тилмана [112] – видовые популяции сменяют друг друга в соответствии со скоростью усвоения доступных ресурсов и типом аллокации веществ;

3) модель Боткина [88] – сменяются видовые популяции с разными жизненными циклами;

4) модель Коннелла и Слетьера [91]; а) благоприятствования (ход сукцессии определяется постепенным улучшением условий существования), б) толерантности (ход сукцессии определяется ухудшением условий и усилением позиций толерантных видов), в) ингибирования (сукцессию вызывают виды, избирательно повреждающие отдельные видовые популяции растений и тем самым подавляющие их развитие);

5) модель Разумовского [50], основанная на создании и изменении ценотической среды. Она реализуется в виде смены целостных многовидовых комплексов, состав которых различается в зависимости от экологических условий. Следует заметить, что при разборе конкретных примеров автор вынужден принимать во внимание и биологическую специфику отдельных видов растений, что неизбежно приводит к многочисленным отклонениям (т.н. псевдосерии).

В каждой из моделей за основу выбран один из трех вышеназванных механизмов, правда, модель Тилмана [112] наряду с популяционными свойствами учитывает также и благоприятное средообразование в ходе сукцессий.

Обычно сукцессии определяются как однонаправленные и необратимые процессы [19, 31]. Однако большинство вторичных сукцессий (возможно, и первичных [27]) носит циклический характер в связи с тем, что, во-первых, в природных биосистемах режим нарушений поддерживается спонтанно; во-вторых, сукцессии реализуются как совокупность популяционных циклов [7]. Даже весьма продолжительные сукцессии выглядят как векторизованные процессы лишь на ограниченных временных интервалах. Например, для кедровых лесов Сибири [21] длительность восстановительного цикла составляет около 500–600 лет и отдельные его этапы, сопровождающиеся сменой эдификаторов, вполне могут восприниматься как однонаправленные процессы.

Значительная продолжительность отдельных этапов восстановительного цикла достаточно ча-

сто приводит к тому, что исследователи рассматривают промежуточные этапы как стабильный, окончательный вариант [104]. Стоит подчеркнуть, что длительность сукцессионных циклов зависит от пространственных масштабов тех единиц растительного покрова, которые являются ареной этих процессов: чем меньше масштабы, тем короче циклы [60, 107].

Представление о климаксе и потенциальной растительности. С позиций концепции иерархического континуума существенно изменилось и представление о “завершающем” этапе восстановительных сукцессий – климаксе. Прежде всего, с современных позиций климаксовый вариант растительного покрова должен быть неоднородным по своей структуре, поскольку он включает сукцессионную мозаику контуров, возникающую как следствие природных нарушений различного масштаба [109]. Таким образом, представление о эдафической климакс-мозаике [70] дополнено картиной сукцессионных мозаик. Как показано в обзоре [60], масштабы природных нарушений не только варьируют в широких пределах, но и создают богатый набор разнообразных местообитаний. Это обстоятельство определяет возможность совместного существования на одной территории всего набора видов растений и животных, которые по своим климатическим и эдафическим потребностям способны здесь жить. Данный подход приводит к необходимости рассматривать климаксовую растительность по отношению к такой территории, которая охватывает все варианты экотопов (типов местообитаний) в пределах ландшафта и включает сукцессионные варианты, как результат всех типов природных нарушений. Устойчивость климакса как целого обеспечивается в результате разновременности нарушений, т.е. системная устойчивость достигается за счет локальной устойчивости сукцессионных мозаик.

Проблема конструирования климаксового растительного покрова и реконструкции потенциальной растительности может рассматриваться как одна из задач современной фитоценологии. Это прежде всего объясняется тем, что растительный покров на огромных пространствах всех континентов существенно преобразован в результате разнообразной деятельности человека и масштабы этих преобразований можно понять только при сопоставлении современной и потенциальной растительности.

Понятие потенциальной растительности (PNV) предложено Тьюксеном [113]: это вариант растительности, состав которого определяется свойствами современного местообитания в отсутствие антропогенных воздействий. В странах Западной Европы такое представление о потенциальной растительности [98, 124] широко распространено и применяется для составления карт потенциаль-

ной растительности. Для определения состава сообществ используется модальная встречаемость крупных синтаксонов растительности (на основе флористической классификации) в том или ином диапазоне факторов среды. Однако концепция PNV не удовлетворяет исследователей по следующим причинам [98, 124]: во-первых, потенциальная растительность (в понимании Тьюксена) отражает одномоментный “срез” растительного покрова, т.е. не учитывает временной аспект существования растительности и соответственно не предусматривает наличия каких-либо сукцессионных процессов; во-вторых, она реконструируется для уже измененного экотопа, т.е. может фиксировать любой часто повторяющийся сукцессионный вариант как потенциальный; в-третьих, она не учитывает реально идущих процессов, т.е. современных восстановительных сукцессий, которые не обязательно направлены на восстановление эдафически обусловленного варианта растительного покрова.

Другой подход для формирования представлений о составе потенциальной растительности реализуется через определение потенциальной флоры экотопа [62, 125] с использованием экологических шкал. В этом случае потенциальную флору можно получить не только для набора современных биотопов и экотопов, но и для любого варианта местообитания с заданными свойствами. Появляется возможность оценки потерь потенциальной флоры [62] и анализа гипотез, объясняющих такие потери (например, преобразование экотопа, изменение степени ценотической замкнутости современных биотопов, отсутствие притока зачатков и т.д.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Становление и развитие концепции иерархического континуума привело к переосмыслению самых существенных представлений в фитоценологии, при этом внимание переместилось с одних объектов и свойств растительного покрова на другие. Основные тенденции этих изменений:

от восприятия растительного сообщества как целостного “организма” – к сообществу как совокупности видовых популяций, интегрированной разными факторами;

от растительного сообщества как базовой единицы – к растительному покрову как системе разномасштабных единиц;

от растительного сообщества как реального, четко отграниченного контура – к фитоценохоре как условному контуру с размытыми границами;

от растительного сообщества как самодостаточного объекта – к фитоценозу как взаимозависимому компоненту биоценоза, образованного

совокупностью взаимодействующих популяций организмов разных трофических уровней.

Перечисленные тенденции показывают, что мы являемся свидетелями смены парадигм в фитоценологии, сопровождающейся расширением спектра проблем, которые приходится решать при исследовании растительного покрова как природного объекта.

Выражаю искреннюю благодарность Л.Г. Ханиной и рецензенту за ценные замечания, которые помогли в работе над статьей.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 98-04-48329) и ГКНТП "Биологическое разнообразие" (грант № 83).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. № 4. С. 83.
- Александрова В.Д. // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1248.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Аненская Г.Н., Видина А.А., Жучкова В.К., Коноваленко В.Г., Мамай И.И., Поздеева М.И., Смирнова Е.Д., Солнцева Н.А., Цесельчук Ю.Н. // Ландшафтоведение. Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н. // Экология. 1994. № 3. С. 4.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Глазовская М.А. (ред.) Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И. // Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. С. 137.
- Дылис Н.В., Уткин А.А., Успенская И.М. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. № 4. С. 65.
- Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 24.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина Л.Г. // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113. № 4. С. 402.
- Зимов С.А., Чупрынин В.И. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование. М.: Наука, 1991. 159 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
- Ивашов А.В. // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 5. С. 614.
- Ипатов В.С. // Организация, интеграция и регуляция биологических систем: Тр. Биол. НИИ ЛГУ. № 41. Л., 1990. С. 194.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 580.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПб ун-та, 1997. 316 с.
- Катенин А.Е. // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 186.
- Колесников Б.П. // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. 1956. Т. 2. С. 261.
- Коротков В.Н. // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7.
- Корчагин А.А. // Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Изд-во АН СССР, 1976. С. 7.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
- Куркин К.А. // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 723.
- Кучеров И.Б. // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 4. С. 486.
- Кучеров И.Б. Эндогенная динамика горнотундровой растительности Чукотки (на примере бассейна р. Амгуемы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. БИН РАН, 1996. 26 с.
- Мазинг В.В. // Уч. зап. Тартус. ун-та. № 812. С. 122.
- Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Миркин Б.М. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 2. С. 56.
- Миркин Б.М. // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 5. М.: ВИНТИ, 1984. С. 139.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества? М.: Наука, 1986. 164 с.
- Миркин Б.М. // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 3. С. 316.
- Миркин Б.М. // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 55. № 6. С. 757.
- Миркин Б.М. // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 2. С. 121.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 2. С. 106.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Мирошниченко Ю.М. Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л.: Наука, 1986. 236 с.
- Наумов Н.П. // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 6. С. 808.
- Ниценко А.А. // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 797.
- Ниценко А.А. // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30. № 4. С. 387.
- Ниценко А.А. // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, 1970. С. 275.

44. Нищенко А.А. Исследования структуры и строения растительного покрова. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 286 с.
45. Одум Е. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
46. Подгорный Ю.К. Методические рекомендации по выделению природных популяций растений в горных условиях. Ялта: Никитский бот. сад. 1988. 23 с.
47. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах: Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. Л., 1950. 204 с.
48. Работнов Т.А. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 2. С. 5.
49. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 383 с.
50. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
51. Раменский Л.Г. // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25.
52. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 619 с.
53. Раменский Л.Г. // Ботан. журн. 1952. Т. 38. № 2. С. 181.
54. Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избр. работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.
55. Реймерс Н.Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.
56. Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н. // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 12.
57. Семерилов Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 140 с.
58. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
59. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
60. Смирнова О.В. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 2. С. 148.
61. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 53. № 3. С. 438.
62. Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. // Лесоведение. 1997. № 2. С. 27.
63. Сочава В.Б. // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. № 20. С. 12.
64. Сочава В.Б. // Геоботаническое картографирование. Л.-М.: Наука, 1972. С. 3.
65. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитоценологию). Л., 1926. 235 с.
66. Сукачев В.Н. // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 11.
67. Сукачев В.Н. // Вопр. ботаники. Т. 1. М., Л., 1954. С. 291.
68. Сукачев В.Н., Поплавская Г.И. Крымский заповедник, его природа и значение. М., 1927. 87 с.
69. Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.
70. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
71. Уранов А.А. // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М., Л.: Наука, 1965. С. 251.
72. Ханина Л.Г. Информационно-аналитическая система для оценки биоразнообразия растительности лесных территорий средней полосы России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушкино: Ин-т лесоведения РАН, 1997. 16 с.
73. Холод С.С. // Ботан. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1239.
74. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
75. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
76. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
77. Шафранова Л.М. // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72.
78. Шенников А.П. // Журн. общ. биологии. 1942. Т. 3. № 5-6. С. 331.
79. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 446 с.
80. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991. 81 с.
81. Ярошенко П.Д. // Ботан. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 381.
82. Ястребов А.Б. Методы изучения мозаичности растительного покрова с применением ЭВМ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 200 с.
83. Allen T.F.H., Hoekstra T.W. // J. Veg. Sci. 1990. V. 1. № 1. P. 5.
84. Allen T.F.H., Hoekstra T.W. // Under analysis ecological heterogeneity. N.Y. etc.: Springer Verlag, 1991. P. 47.
85. Austin M.P., Gaywood M.J. // J. Veg. Sci. 1994. V. 5. № 4. P. 473.
86. Austin M.P., Smith T.M. // Vegetatio. 1989. V. 83. № 1-2. P. 35.
87. Beals E.W. // Science. 1969. V. 165. P. 981.
88. Botkin D.B. // Forest succession. Concepts and applications. N.Y. etc.: Springer-Verlag, 1981. P. 36.
89. Collins S.L., Glenn S.M. // Amer. Naturalist. 1990. V. 135. № 5. P. 633.
90. Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. // J. Veg. Sci. 1993. V. 4. № 2. P. 149.
91. Connell J.H., Slatyer R.O. // Amer. Naturalist. 1977. V. 111. № 982. P. 1119.
92. Ellenberg H. // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1953. Bd. 65. H. 10. S. 350.
93. Gauch H.G., Whittaker R.H. // Ecology. 1972. V. 53. P. 446.
94. Greig-Smith P. // J. Ecol. 1979. V. 67. № 3. P. 755.
95. Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. 3rd ed. Oxford: Blackwell, 1983. 359 p.
96. Grime J.P. // Nature. 1974. V. 259. P. 26.
97. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester, N.Y.: Wiley, 1979. 222 p.

98. *Hardtle W.* // *Folia geobot. and phytotaxon.* 1995. V. 30. № 3. P. 263.
99. *Harper J.L.* *Population biology of plants.* L., N.Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.
100. *Jongman R.H., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R.* *Data analysis in community and landscape ecology.* Wageningen: Pudoc, 1987. 299 p.
101. *Kershaw K.A.* *Quantitative and dynamic plant ecology.* 2nd ed. L.: Arnold, 1974. 308 p.
102. *Milne G.* // *Soil Res.* 1935. V. 4. № 3. P. 183.
103. *Minchin P.R.* // *Vegetatio.* 1989. V. 83. № 1–2. P. 97.
104. *O'Neil R.V., de Angels D.L., Waide J.B., Allen T.F.H.* *A hierarchical concept of ecosystems.* Princeton, New Jersey: Princeton univ. press, 1986. 253 p.
105. *Perspectives in ecological theory.* Princeton, New Jersey: Princeton univ. press, 1989. 394 p.
106. *Picket S.T.A., Collins S.L., Armesto J.J.* // *Vegetatio.* 1987. V. 69. № 1–3. P. 109.
107. *Picket S.T.A., White P.S.* *The ecology of natural disturbance and path dynamics.* Orlando etc.: Acad. Press, 1985. 472 p.
108. *Plant ecology.* Oxford etc.: Blackwell Sci. Publ., 1986. 496 p.
109. *The mosaic-cycle concept of ecosystems.* Berlin etc.: Springer-Verlag, 1991. 168 p.
110. *The population structure of vegetation.* Dodrecht, Boston, Lancaster: Junk Publ., 1985. 626 p.
111. *Ter Braak C.J.F.* // *Vegetatio.* 1987. V. 69. № 1–3. P. 69.
112. *Tilman D.* *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* Princeton, New Jersey: Princeton univ. press, 1988. 360 p.
113. *Tuxen R.* // *Angew. Pflanzensoziol.* 1956. B. 13. № 1. S. 4.
114. *Van der Maarel E.* // *Vegetatio.* 1988. V. 77. № 1–3. P. 7.
115. *Van der Maarel E.* // *Vegetatio.* 1989. V. 83. № 1–2. P. 1.
116. *Van der Maarel E.* // *J. Veg. Sci.* 1996. V. 7. № 1. P. 19.
117. *Vogl R.J.* // *Science.* 1966. V. 152. № 3721. P. 546.
118. *Walker J., Sharpe P.J.H., Penridge L.K., Wu H.* // *Vegetatio.* 1989. V. 83. № 1–3. P. 81.
119. *Watt A.S.* // *J. Ecol.* 1925. V. 13. № 1. P. 1.
120. *Watt A.S.* // *J. Ecol.* 1947. V. 35. № 1. P. 1.
121. *Whittaker R.H.* // *Ecol. Monogr.* 1953. V. 23. № 1. P. 41.
122. *Whittaker R.H.* // *Biol. Rev.* 1967. V. 42. P. 207.
123. *Whittaker R.H., Gauch H.G.* // *Ordination of plant communities.* Hague: Junk Publ., 1978. P. 227.
124. *Zerbe S.* // *Forstwiss. Cbl.* 1997. B. 116. S. 1.
125. *Zobel M.* // *Tree.* 1997. V. 12. № 7. P. 266.

Modern Concepts of Vegetation Cover Structure: the Concept of Hierarchical Continuum

L. B. Zaugol'nova

Center on Problems of Forest Ecology and Productivity, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

The main concepts on structure of the vegetation cover within the concept of hierarchical continuum are reviewed. The review includes the following ideas: 1) continuum as a general feature of the vegetation cover; 2) ecological and biological individuality of species (including spatial and temporal characteristics of populations); 3) multiscale hierarchical heterogeneity of the vegetation cover; 4) successions as multiscale probable population processes. The main causes of heterogeneity are specific on each spatial scale. Based on modern ideas, the vegetation cover may be regarded as continual multiscale hierarchical mosaics determined by different factors (climatic, ecological, successional). The main tendencies in developing ideas of the vegetation cover are the following: 1) from community as a whole "organism" to community as a set of plant populations; 2) from plant community as a basic unit to vegetation cover as a system of multiscale units; 3) from plant community as a real discrete unit to phytocenosis as a conditional unit, often with uncertain borders; 4) from plant community as a selfmaintained entity to phytocenosis as a component of biocenosis composed of interactive populations of different trophic levels.