

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ НАУЧНОЙ РАБОТЫ

УДК 581.55

Вестник СПбГУ. Сер. 3, 2001, вып. 2 (№ 11)

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

МЕХАНИЗМЫ ИНТЕГРАЦИИ
В РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

Растительное сообщество как совокупность особей разных видов различных жизненных форм представляет собой единое целое, состояние которого в любой момент времени обусловлено причинно-следственными связями как между компонентами сообщества, так и средой. Однако это состояние не жестко детерминировано, а в определенной мере имеет случайный характер. Это, в частности, проявляется в том, что на двух или более одинаковых по экотопам участках, со сходными историей и временем формирования сообщества, одинаковым окружением не бывает тождественных состояний, совпадающих по составу, обилию, расположению растений в пространстве.

Осуществление любого события, например, появление в определенной точке зачатка, прорастание, укоренение его, имеет вероятностный характер. При этом в разных точках и в разные промежутки времени вероятность события неодинакова. Осуществление события зависит от многих факторов, как благоприятствующих ему, так и препятствующих. Сами эти факторы могут быть и постоянными и преходящими, т. е. иметь случайный характер. Соотношение положительных и отрицательных факторов (причин) и определяет вероятность осуществления события. Как далеко находится источник обсеменения, был ли ветер и какой силы он был в момент отрыва семени от растения, попало семя на лежащий лист или в микрозападину и т. п. — все это может рассматриваться как игра случая, определяющая дальнейшую судьбу растения.

Роль случайности уменьшается при переходе от единичного события к массовым, от микроучастка к большей территории, от особи к группе особей. Например, появление развитой особи купыря лесного (*Anthriscus sylvestris*) на заброшенной стогоvine (место, где несколько лет складывалось сено и остатки его обогащали почву), на сыроватом дугу в конкретной точке стогоvины, мало вероятно, появление же особей этого вида в пределах всего участка стогоvины вероятно в большей степени. Благоприятствующие причины настолько значительны, что событие становится неотвратимым: вырубка после удаления смешанного древостоя из ели и осины с неизбежностью покрывается порослью осины благодаря биологической особенности этой породы — способности обильно производить корневые отпрыски и пронизывать почву. В распределении же отдельных отпрысков по территории роль случая значительна.

Несомненно, причинно-следственные связи в растительном сообществе имеют вероятностный характер, но степень детерминированности зависит от того, на каком уровне она реализуется. Зависимость пестроты растительности от условий определяется масштабами элементов мозаики [1]. На крупных площадях она сильнее, чем на мелких

[1, 13]. Чем выше массовость компонентов, тем их детерминированность проявляется полнее. Кстати, с этим связана бóльшая надежность средних оценок по сравнению с единичными наблюдениями.

Таким образом, несмотря на стохастическую природу растительного покрова, можно вполне надежно выявлять механизмы интеграции растений в сообщество не только в общей форме, но и в каждом конкретном случае. Впрочем, следует помнить, что попытки объяснить состояние той или иной особи мало перспективны, и в целом оценка включает в себя элемент неопределенности, за исключением некоторых тривиальных случаев, не представляющих интереса.

Что же приводит к объединению растений в сообщества? В основе способности растений осваивать территорию лежат экологические свойства растений. Появление на определенном участке зачатков любого вида флоры того района, где находится этот участок — вопрос времени. Рано или поздно семена, споры, вегетативные зачатки тем или иным способом попадут на этот участок. Но скорость поступления зачатков и их обилие зависят от возможностей видов, а они неодинаковы и определяются биологическими особенностями растений и близостью источников обсеменения к оккупируемой территории. В итоге флористический состав сообщества на начальных этапах его формирования (особенно если территория лишена растительности или сильно нарушена) во многом зависит от того, какой вид окажется первым на данной территории.

Амплитуды толерантности видов хотя и широки, но имеют определенные пределы. Очевидно, что на одном участке, в пределах одного экотопа могут произрастать не все виды, зачатки которых сюда попадают, а лишь те, у кого экологические амплитуды соответствуют данному экотопу. При этом экологические амплитуды по всем экологическим факторам не обязательно должны пересекаться. Дело в том, что даже если в пределах участка экотоп по горизонтали однороден, по вертикали он дифференцирован. Так, слои грунта различаются по экологическим свойствам, и корневые системы растений различных видов, приуроченных к разным горизонтам, находятся в неодинаковых условиях.

Таким образом, экотоп, производит отбор, ограничивая набор видов, способных развиваться на данной территории.

Экологические взаимодействия между появившимися растениями также приводят к отбору видов. Трансформированная растениями среда, т. е. создаваемый ими биотоп, оказывается пригодной не для всех растений, «отбираемых» экотопом. Идет биотопический отбор видов. Механизмы этого отбора заключаются в благоприствании одним, изживании других, наконец, в самоблагоприствании. Особенно велика в биотопическом отборе роль эдификаторов и ассектаторов-эдификаторов, которые вносят решающий вклад в преобразование среды. Они в основном определяют и строение сообщества: ярусность (как основные составляющие ярусов, отбирающие подчиненные виды), горизонтальную мозаику, если они неравномерно распределены по территории. Отбор эдификаторов производится преимущественно экотопом, поскольку они в меньшей степени зависят от ассектаторов.

На видовой состав влияют и ценотические отношения, так как они приводят к элиминации видов, не выдерживающих конкуренции. Механизмы, регулирующие видовой состав сообщества, определяют обилие и жизненное состояние видов. Если экотоп и биотоп находятся у границы толерантности вида, то, как правило, размеры растений этого вида будут невелики по сравнению с теми, которых они могут достигать в оптимальных условиях. Это объясняется тем, что его позиции во взаимоотношениях с другими видами ослаблены. Конкурентные отношения между растениями одного ви-

да поддерживают определенное для данных условий оптимальное обилие популяции. Конкуренция между особями разных видов, приводя к большей элиминации особей конкурентно слабого вида, определяет соотношение численности, их обилия.

В формировании растительного сообщества участвуют животные. Способы их влияния на флористический состав и соотношение обилия видов могут быть разными: распространение зачатков растений, рыхление или уплотнение почвы, поедание растений, выборочное или сплошное вытаптывание. Влияние животных на растительное сообщество может быть настолько значительным, что формирование и существование некоторых типов сообществ возможно только при постоянном воздействии таковых. Так, типичные степные сообщества с господством дерновинных злаков, прежде всего ковылей, могут сохраняться только при умеренном выпасе травоядных парнокопытных. Знаменитые североамериканские прерии поддерживались бизонами, антилопами, лосями, виргинскими оленями и другими животными. В первую очередь они поедают бобовые, разнотравье, которые более чувствительны к вытаптыванию. Влияет на видовой состав и обилие экскрементов. Возможно, отсутствием выпаса и объясняется тот факт, что даже в течение более трех десятков лет растительность типичных прерий не восстанавливается на залежах.

В процесс формирования растительных сообществ вмешивается человек. Антропогенное воздействие может быть случайным или целенаправленным. Случайные воздействия не связаны с использованием растительного покрова в определенных целях. Это могут быть пожары, вызванные неосторожным обращением с огнем (огонь иногда сознательно используется для удаления растительных остатков), загрязнение почвы разливами нефти, изменение гидрологической системы (например, при строительстве дорог нередко водотоки перекрываются дорожной насыпью, что приводит к заболачиванию), отвалы горных пород и т. д. Роль человека в этих случаях заключается в изменении или создании экотопа. Механизмы же интеграции растений имеют естественный характер. С деятельностью человека связано расширение ареалов растений, особенно сорных. Данный процесс можно рассматривать как обогащение флоры, само же внедрение новых видов в сообщество идет по естественным законам, а место, которое новый вид занимает в сообществе, зависит от специфики его экологических и ценогических возможностей.

Целенаправленное использование растительного покрова заключается в изъятии фитомассы, фитомелиорации (создание лесных полос между полями, посевы трав и посадки лесных культур для защиты почвы от эрозии и т. п.), создании в городах парков, бульваров, газонов для очищения воздушного бассейна в рекреационных и эстетических целях. Степень включения человека в естественные процессы зависит от глубины вмешательства и его периодичности. Но отменить естественные законы человеку не удастся. Создавая агроценозы (посевы полевых культур, огороды, ягодники, сады и т. п.), человек определяет видовой, точнее, популяционный состав доминантов, меняет, а нередко практически изменяет экотоп и поддерживает его в определенном состоянии с помощью избранной технологии. Вместе с тем результат зависит от адекватности доминантов экотопу, т. е. от естественных законов. При ослаблении вмешательства начинают работать в полной мере естественные механизмы (например, при плохом уходе за посевами роль сорных растений возрастает). При разовом (одновременном) конструктивном действии — посадке деревьев, посеве трав без последующего вмешательства — человеком определяются только исходные доминанты, весь последующий процесс идет естественным путем.

Изъятие человеком фитомассы может быть разовым, периодическим и регулярным.

При разовом изъятии, например вырубке леса, создается лишь стартовое состояние сообщества для процессов интеграции растений. Периодическое изъятие, например, разреживание древостоя вносит лишь количественные коррективы в напряженность взаимодействия (в данном случае ослабляется влияние верхнего яруса на нижние). Если какая-либо порода удаляется из смешанного древостоя, это воздействие может рассматриваться как участие человека в отборе видов. Регулярное изъятие фитомассы, к примеру сенокосение, включает в естественные процессы постоянный антропогенный отбор видов. Однолетники, не успевающие обсемениться до сенокосения, исключаются из травостоя, в котором остаются многолетние растения, способные к вегетативному размножению. Исчезают многолетники с семенным размножением, не успевающие обсемениться, сохраняются лишь их биотипы с ранним обсеменением. Приобретают преимущество злаки, способные к кущению, поэтому доля злаков в травостое повышается. Большинство лугов в таежной зоне обременено своим существованием сенокосением, поскольку при этом постоянно скашиваются кустарники и древесный подрост. Заброшенные луга очень быстро зарастают кустарниками и деревьями. Луговые угодья превращаются в лесные. При естественном развитии событий растительное сообщество, создавая биотоп, по меньшей мере поддерживает плодородие почвы на определенном уровне, а при сенокосении, т. е. изъятии фитомассы, происходит истощение почвы, что приводит и к снижению урожая (если, конечно, луговое сообщество не удобряется). Таким образом, человек косвенно участвует в создании биотопа, тем самым и в биотопическом отборе. Следствием является антропогенное влияние на систему взаимодействий растений в сообществе, которые происходят по естественным законам.

Рассмотрим механизмы интеграции растений в сообщество на простом примере — сухих зеленомошно-лишайниковых сосняков на бедных песках с атмосферным увлажнением. Исследования велись с использованием инструментальных методов (измерения гидрологического, термического режимов, влажности воздуха и почв, содержание элементов питания в почве и т. п.) и с постановкой экспериментов — пересадка растений, искусственное дождевание и т. п. [2–12, 14–16].

Исследования проводились на северо-восточном побережье Ладожского озера. Экологический топ четко территориально ограничен: сообщества разместились на узкой прибрежной полосе шириной 500–1000 м и длиной 12 км. Под действием постоянно дующих с Ладожского озера ветров сформировался дюнный ландшафт, представляющий собой систему дюн из 6–8 гряд. Превышения вершин дюн над междюнными понижениями составляют от одного до пяти метров. Вершины дюн представляют собой плоские участки, давно покрытые растительностью. Грунтовые воды залегают глубоко, и даже в междюнных понижениях корневые системы не входят в контакт с ними, за исключением нескольких случаев. Почва относится к поверхностно-подзолистой. Почвенный профиль слабо дифференцированный, маломощный (60–80 см). Мощность подстилки (A_0) варьирует от 0,5 до 10 см. Под ней залегают иллювиальный горизонт (В) буровато-желтого или охристого цвета. Постепенно на глубине 50–80 см он переходит в почвообразующую породу (С). Весь профиль песчаный, его верхняя часть содержит 2–4% «физической» глины, с глубиной ее содержание уменьшается до 1–2%, т. е. пески рыхлые. Повышенное содержание глинистых частиц в верхнем горизонте вторично и обусловлено минерализацией органического вещества. Содержание гумуса в верхнем горизонте составляет 1–3% и резко падает с глубиной. Почва кислая (рН водной вытяжки аккумулятивно-подзолистого горизонта около 4,0). Содержание азота в минеральных горизонтах незначительно (0,02–0,05%), отношение углерода к азоту в подстилке (С/Н) колеблется в пределах 40–50, что свидетельствует о крайней бедности почв. Почвенные условия в разных элементах ре-

льфа одинаковы, достоверных различий в основных характеристиках не наблюдалось. Далее мы будем рассматривать сообщества на плоских вершинах гряд. Экологические различия в их пределах не обнаружено, и поэтому по всей территории условия среды можно рассматривать как относящиеся к одному экотопу. Различия наблюдаются в мощности подстилки и ряде других ее признаков и в меньшей мере в подзолисто-аккумулятивном горизонте. Эти различия вызываются растительностью, и их следует отнести к биотопическим.

На исследуемой территории встречаются древостой практически всех градаций возраста и сомкнутости. Наиболее старые деревья (300 лет и более) встречаются поодиночке или небольшими группами. Насаждения 120–140-летнего возраста нормальной плотности занимают небольшие территории. Преобладают молодняки и насаждения 30–40-летнего возраста. Имеются насаждения как с одним, так и с двумя ярусами сосны; нередко присутствует подрост. Сомкнутость древостоя колеблется в широком диапазоне: предел от сомкнутости редин до максимальной в этих условиях сквозистости (0,7). Представлены вырубki разного возраста и участки с ветровалом. На многолетних вырубках с восстановившимся после разрушения растительным покровом наблюдается ковер кустистых лишайников, образованный главным образом видами *Cladina arbuscula* и *Clrangiferina*, в травяно-кустарничковом ярусе *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Thymus serpyllum*, *Festuca ovina*.

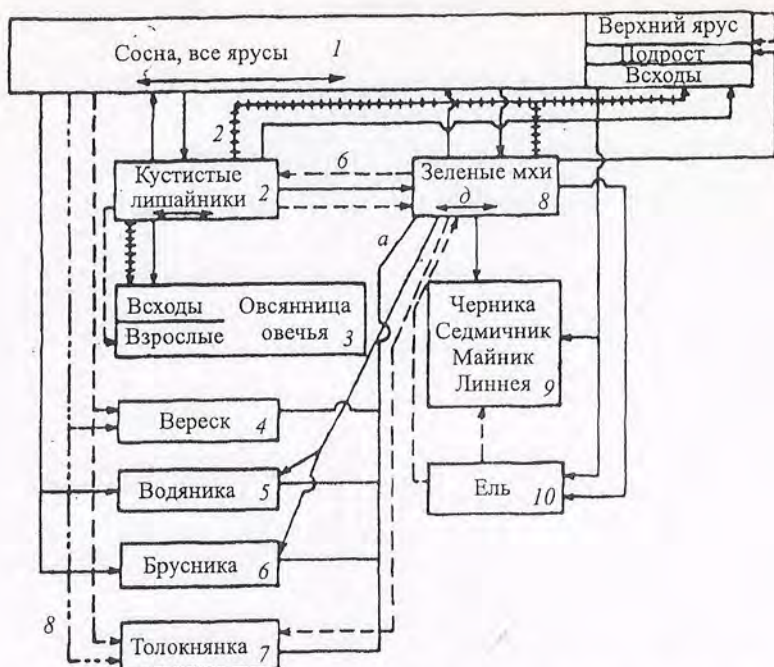
При разрушении почвенного покрова гусеницами тракторов при вывозе древесины на обнаженном песке формируется мозаика из *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis epigeios*, *Lerchenheldia flexuosa*, *Rumex acetosella*, *Antennaria dioica*, *Thymus serpyllum*, мхов *Ceratodon purpureum*, *Polytrichum piliferum*, бокальчатых кладоний. На выгоревших участках представлены виды первых стадий восстановления растительности после пожара: политриховые мхи — *Polytrichum piliferum*, реже *P.juniperinum*, бокальчатые кладонии, преимущественно *Cladonia gracilis*, с примесью *C.cornuta*, *C.coccifera*, *C.deformis*, *C.pyxidata* и др., мелкие редкие дернинки *Cladina arbuscula*, злак *Festuca ovina*. В редкостойных сосняках напочвенный покров аналогичен сформировавшимся сообществам вырубki. Здесь также встречается черника низкой жизненности и при затенении кустарничками или пнями куртинки зеленого мха *Pleurozium schreberi*. Максимально сомкнутые сосновые молодняки (сквозистость 30–40%) исключительно зеленомошные, моховой покров образован *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* иногда с участием *Hylocomium splendens*. В кустарничковом ярусе доминируют (но с невысоким покрытием) *Vaccinium vitis-idaea*, местами *Empetrum nigrum*. Сомкнутые сосняки старших возрастов (60–120 лет), особенно со вторым ярусом сосны, имеют мощный моховой ковер, образованный преимущественно *Hylocomium splendens* с участием *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Обильна *Vaccinium myrtillus*, проективное покрытие которой местами достигает 70%. Имеются также *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*. Характерно для этих сосняков присутствие небольших одновидовых пятен из *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Convallaria majalis*. Мохово-лишайниковый покров в сосняках невысокой сомкнутости (сквозистость 50–70%) представлен мозаикой из моховых и лишайниковых пятен разного размера, при этом в молодняках, как правило, наблюдаются сравнительно крупные, четко отграниченные друг от друга коврики зеленых мхов и лишайников, в старых сосняках — мелкая мозаика.

Очевидно, что многообразие растительных сообществ в пределах одного экотопа свидетельствует о наличии здесь разнообразных биотопов. По-видимому, в данном случае представлен весь набор сообществ, какой может образовываться в данных климати-

ческих условиях и конкретно в исследованном экотопе. Число видов и видовой состав отражают возможности флоры региона, реализуемые в этом конкретном экотопе. В Приладожском флористическом районе насчитывается около 400 видов высших растений (учтены все высшие растения, кроме водных и редко встречающихся); за достаточно длительный период существования дюн зачатки любого из них попадали на исследуемую территорию. Косвенно об этом свидетельствуют растительность верхового болота, представленная в нескольких междюнных понижениях, где грунтовые воды достигают поверхности, в местах с достаточным, но не избыточным увлажнением, — участки с осиной, березой пушистой, серой ольхой и типичным для них подлеском. На вершинах гряд в разрушающихся пнях, с обилием питательных веществ, растут и плодоносят отдельные особи рябины, обнаружена даже плодоносящая черемуха. Однако нормально развивается немногим более 50 видов высших растений. Следовательно, экотопический отбор «отсекает» 90% флоры района. В пределах экотопа обнаружено около 30 видов напочвенных мхов и лишайников (данных для всего флористического района в нашем распоряжении не оказалось). Если принять, что на участке размером 100 м² биотоп выровнен (в действительности же мозаика трансформированной среды может иметь место и здесь), то окажется, что биотопический отбор уменьшает число видов высших растений в 5–20 раз, а напочвенных мхов и лишайников в 3–10 раз. В пределах локального биотопа (на площадках размером 1 м²) высших растений вообще может не оказаться (наибольшее количество — 3), а мхов и лишайников насчитывается 2–7 видов. Число видов здесь в большей мере определяется случайными причинами, не связанными с биотопом, в том числе и тем, что в очень динамичном покрове какие-то виды просто не успели поселиться. Биотопический отбор — обобщенное понятие и расшифровывается через взаимодействие растений.

Рассмотрим основные типы взаимоотношений в зеленомошно-лишайниковом сосняке, частично представленные на рисунке. Конкуренция в древостоях сосны ограничивает предельную сомкнутость древесного яруса. В результате исключительно благоприятного стечения обстоятельств для возобновления сосны плотность древостоя молодняка (в возрасте 20–30 лет) может достигать 18 тыс. экземпляров на 1 га, а сквозистость полога всего 22%. Однако в этот период идет интенсивная конкуренция и элиминация угнетенных деревьев, изреживание древостоя. В дальнейшем сквозистость древесного полога увеличивается до 50%, и лишь при наличии второго яруса или подростка она составляет 30%. В итоге световое довольствие практически для всех видов находится в пределах их экологических амплитуд. Исключение представляет *Calluna vulgaris* и, по-видимому, *Arctostaphylos uva-ursi*. Количество света под сомкнутым пологом сосны близко к его минимуму для вереска, поэтому он здесь деградирует и встречается в низком обилии. При меньшей сомкнутости вереск может нормально развиваться, но столь плотных куртин, как в сосновых редицах и на вырубках, не образует. В условиях ограничения светового довольствия находится и подросток сосны. Смягчение температурного режима пологом сосны, поддержание высокой влажности воздуха, сокращение транспирации и физического испарения, несмотря на перехват осадков, благоприятны всем видам. Опад как источник разлагающейся органики повышает плодородие почвы на этих бедных песках.

Под пологом сосны прирост и лишайников и мхов выше, чем на открытом месте. Взаимоотношения мхов и лишайников в сомкнутых сосняках складываются не в пользу лишайников, и они изживаются мхами. При контакте куртинок лишайника со мхами последние находят себе в лишайнике благоприятные по влажности условия и прорастают сквозь его ковер. Иначе обстоят дела при разрушении древесного яруса и тем самым



Взаимоотношения между основными видами в сосняках на сухих бедных песках.

а — благоприятствование, б — изживание, в — ограничение, г — недопущение, д — самоблагоприятствование. 1 — *Pinus sylvestris*, 2 — *Cladonia arbuscula*, 3 — *Festuca ovina*, 4 — *Calluna vulgaris*, 5 — *Empetrum nigrum*, 6 — *Vaccinium vitis-idaea*, 7 — *Arctostaphylos uva-ursi*, 8 — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, 9 — *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnea borealis*, 10 — *Picea abies*.

при увеличении солнечной радиации, приходящей к напочвенному покрову. Прирост мхов здесь уменьшается, а также высота их зеленой части. Лишайники расселяются по всей поверхности зеленомошного ковра диффузно и мелкими латками, местами прикрывая зеленые мхи. Погребения лишайников зелеными мхами, как это имеет место под сомкнутым пологом сосны, не происходит. Высокие температуры (после сильной деструкции древостоя), перехват света лишайниками приводят к гибели зеленых мхов. Моховой и лишайниковые ковры, прикрывая, как плащом, почву, поддерживают более высокую, чем на лишенных этого ковра участках, влажность верхних горизонтов почвы (подстилки и подзолисто-аккумулятивного горизонта), где преимущественно находятся активные корни сосны. Все это, а также органика, поступающая за счет отмирающих нижних частей лишайников и мхов, благоприятствуют росту сосны. С другой стороны, мохово-лишайниковый покров препятствует проникновению семян сосны к почве, зависающие на нем проростки обсыхают, не могут укорениться и гибнут, что можно квалифицировать как отношения недопущения. Возможно, таким же образом обстоит дело и с некоторыми другими видами. Вместе с тем в несомкнутом лишайниковом покрове в виде латок разных размеров, между которыми скапливается органика, поддерживается повышенная влажность воздуха и подстилки, создаются благоприятные условия для всходов сосны и овсяницы овечьей (*Festuca ovina*). Лишайник, разрастаясь и прикрывая узлы кущения овсяницы, снижает ее жизненность. Овсяница же адаптируется к негативному влиянию, утрачивает дерновинную форму и образует наземные короткие корневища, которые дают новые узлы кущения в просветах лишайников.

При разрушении древостоя и осветлении образуется мелкопятнистый или диффузный мохово-лишайниковый ковер, сменяющийся лишайниковым. Если же на лишайниковой вырубке поселяется сосна, то по мере формирования сосняка в лишайниковый покров внедряются зеленые мхи, при этом образуется крупнопятнистый мохово-лишайниковый ковер, сменяющийся со временем чисто моховым. Дело в том, что разрастание куртинок мха происходит по их периферии, в результате размеры пятен постепенно увеличиваются. Внедряются же в лишайниковый ковер зеленые мхи, в отличие от расселения лишайников в моховом ковре, не по всей поверхности, а прежде всего в тех местах, которые притенены кустарничками, пнями, остатками стволов и т.д.

Под моховым покровом при длительном его существовании накапливается мощный слой (до 10 см) органики, в котором располагаются активные корни кустарничков *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis* и трав *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*. Собственно говоря, это субстрат, необходимый для их произрастания, без которого они не могли бы здесь существовать.

Горизонтальные побеги *Empetrum nigrum* и *Vaccinium myrtillus* образуют своего рода каркас, на котором висают мхи и образуется мощный зеленомошный ковер. Определенная рыхлость его, сохраняя водоудерживающие свойства, обеспечивает аэрацию, положительно влияющую на жизненность зеленых мхов. Толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*) наиболее успешно развивается в местах, где нарушен лишайниковый ковер. По-видимому, ее биологической программой предусматривается постоянное нарастание горизонтальных побегов и их укоренение, которое возможно лишь при засыпании их песком, передвигаемым ветром. Это и наблюдается на исследованной территории, но только в тех случаях, когда имеются обнаженные участки, и особенно на склоне дюны, ближайшей к Ладожскому озеру, куда песок постоянно заносится с пляжа. Здесь толкнянка образует местами пышный сплошной покров.

В наиболее старых сосняках с нормальной плотностью древостоя иногда встречаются одиночные ели, их очень немного, на всей исследованной территории насчитывается несколько десятков экземпляров. Возраст ели до 30–40 лет, высота до 6 м. Почвенные условия в силу их бедности и сухости находятся за пределами толерантности еловых популяций. Возможность существовать некоторое время для ели обеспечивается мощной подстилкой и моховым покровом, так как ее корневая система локализована в подстилке — наиболее влажном и богатом почвенном горизонте. По мере роста ели и углубления ее корневой системы условия питания ухудшаются, ель переходит в угнетенное состояние и выпадает из древостоя. Кроме того, любой пожар, даже беглый, приводит к уничтожению елей. При низком положении кроны ели в ее подкroновом пространстве из-за недостатка света и сухости почвы (большая часть дождевых осадков задерживается кроной ели) практически все виды гибнут (изживание елью других видов на рисунке не показано, чтобы не усложнять схему).

Явление самоблагоприятствования обнаружено в сосновых древостоях, в лишайниковом и моховом покровах. Отметим только, что относительное благополучие сосна создает для себя в значительной мере косвенно, стимулируя развитие зеленых мхов, плотного покрова из них и мощной подстилки под ними, поддерживая тем самым удовлетворительный уровень корневого питания.

Итак, даже на сравнительно простых объектах и при неполном раскрытии механизмов интеграции (охвачены не все виды) видно, что система отношений между растениями имеет сложный и противоречивый характер. Все типы взаимодействия проявляются одновременно. Они обеспечивают объединение растений в сообществе, но при этом служат одной из причин постоянного изменения, динамики растительных сообществ.

Summary

Ipatov V. S., Kirikova L. A. Mechanisms of integration in plant community.

The processes leading to formation of the plant community are described. The system of plant interactions in lichen-green moss pine forests is shown.

Литература

1. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983.
2. Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Формирование древостоя сосняка зеленомошно-лишайникового в условиях донного рельефа // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1989. № 10. С. 26–31.
3. Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. № 6. С. 818–831.
4. Ипатов В. С., Голубицкая И. Н. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в лишайниково-зеленомошных сосняках // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1987. № 17. С. 38–45.
5. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39–45.
6. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1984. № 3. С. 26–32.
7. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. № 1. С. 14–22.
8. Ипатов В. С., Тархова Т. Н. О микроклимате местообитания моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. 1980. № 5. С. 43–49.
9. Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // Экология. 1982. № 4. С. 27–32.
10. Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияние моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20–26.
11. Ипатов В. С., Трофимец В. И. Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. 1988. № 1. С. 19–23.
12. Ипатов В. С., Трофимец В. И. Средообразующая роль лишайниковых и моховых синузий в сухих сосняках // Бот. журн. 1990. № 8. С. 1102–1109.
13. Самойлов Ю. И. Опыт количественного анализа соответствия мозаики растительности и среды на пойменных лугах // Бот. журн. 1970. № 6. С. 805–821.
14. Самойлов Ю. И. Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (Poaceae) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255–265.
15. Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* L. (Poaceae) в лишайниковом сосняке // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 295–304.
16. Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н. Динамика взаимодействия *Arctostaphylos uva-ursi* (Ericaceae) с мохово-лишайниковым ярусом в сосновом лесу // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1279–1290.

Статья поступила в редакцию 15 ноября 2000 г.