

УДК 581.9

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

К ВОПРОСУ О КОНТИНУУМЕ
И ДИСКРЕТНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА¹V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. A CONTRIBUTION TO THE PROBLEM
OF CONTINUUM AND DISCONTINUITY OF THE VEGETATIONAL COVER

Рассматриваются вопросы пространственной организации растительного покрова, анализируются причины, порождающие дискретность и континуум. Авторы предлагают свое определение этих коренных свойств растительности.

Во многих современных работах в самых разных контекстах используется термин «континуум» в смысле признания за растительным покровом этого свойства. Создается впечатление, что эта проблема если не в частностях, то в целом, в основных аспектах нашла свое решение. В этом отношении характерна статья Б. М. Миркина (1984), где выдвигается весьма спорное утверждение, что для современной геоботаники характерно полное господство концепции континуума. В действительности это не так.

Мы предлагаем обсудить вопросы, связанные с организацией растительного покрова, а также даем свое понимание соотношения дискретности и континуума. В данной статье мы рассмотрим один аспект — пространственное сложение, пространственный континуум.

Сначала о терминах «континуум» и «непрерывность». Они часто используются как синонимы, что неудобно, так как последний термин употребляется и в прямом смысле, а ведь понятие о континууме в растительном покрове не сводится к простому пониманию его только как к сплошному, не имеющему промежутков, перерывов, образованию.

Общепринятого определения континуума не существует. Большая часть авторов, касающихся этой проблемы, не приводили определения. Различия в понимании континуума можно установить, если сопоставить разные точки зрения на соотношение континуума и дискретности, а также на объективность существования или условность выделения растительных группировок. Анализ разных представлений по этому вопросу провела В. Д. Александрова (1969); если исключить нюансы, можно наметить четыре точки зрения.

Первая точка зрения заключается в том, что растительные группировки существуют объективно, между ними практически всегда имеются отчетливые, резкие переходы; дискретность является естественным свойством растительного покрова. Такая позиция, решительно отстаиваемая G. Du Rietz (1921), не допускает континуума. Эта точка зрения вряд ли сейчас кем-либо разделяется.

Противоположный взгляд состоит в том, что растительный покров рассматривается как «... непрерывно меняющееся в пространстве сочетание популяций, где разные виды, произрастая совместно в самых разных комбинациях, формируют не ясно отличающиеся друг от друга на местности сообщества, а плавно переходящие друг в друга многообразно и неповторимо меняющиеся

¹ Основные положения этой статьи были доложены на VI Всесоюзном совещании по приращению количественных методов при изучении растительности (Новосибирск, 1982) и VII съезде ВБО (Донецк, 1983).

сочетания» (Александрова, 1969 : 13). Исходя из этого, континуум можно было бы определить как всеобщее свойство растительного покрова, заключающееся в том, что «. . . между любыми двумя сочетаниями видовых популяций, соответствующими разным значениям данного фактора среды, всегда будет находиться комбинация популяций, промежуточная по своему составу» (там же: 18).² В этом определении отсутствует указание на дискретность растительного покрова, потому что в своем крайнем выражении континуум не допускает объективного существования растительных сообществ. В отличие от первой вторая точка зрения пропагандируется, и в настоящее время в нее внесены лишь незначительные коррективы. Сошлемся в качестве примера на трех авторов. Р. Уиттекер рассматривает сообщество как «систему организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой их обитания» (Whittaker, 1975; Уиттекер, 1980 : 9). В определении не заложены представления автора о естественности, объективности существования растительных сообществ, здесь этот вопрос им вообще не рассматривается. Но далее Уиттекер пишет: «Большинство сообществ непрерывно переходят одно в другое, и это случается гораздо чаще, чем образование определенных ясно разграниченных друг от друга сообществ» (там же: 125). Таким образом, можно определенно говорить, что имеет место указанное выше представление о континууме с той лишь поправкой, что автор допускает ситуации, иногда приводящие к появлению дискретных единиц в растительном покрове.

Более определенно формулируют свою позицию Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг (1978). Они пишут: «Признание континуума делает условной границу между фитоценозами, как и сам объем понятия фитоценоз» (с. 59); континуум же выражается в следующем: «Постепенное переливание одного фитоценоза в другой и отсутствие разделения растительности на дискретные единицы связаны с двумя причинами. . .» (с. 58). То же самое эти авторы утверждают и в работе 1983 г.

В последней имеются нечеткие, противоречивые формулировки. Фитоценоз определяется как «условно отграниченный участок континуума фитоценотического . . .» (с. 116). Что же такое континуум фитоценотический? Это «свойство растительных сообществ переходить постепенно друг в друга» (с. 47). Возникает вопрос: каким образом у свойства может быть участок? Следует отметить, что в других работах (например, 1977 г.) Миркин допускает существование дискретности.

Согласно третьей точке зрения, растительный покров состоит из объективно существующих группировок (фитоценозов), относительно однородных, однотипных, связанных постепенными переходами друг в друга, причем степень плавности их бывает самая разная. Такая картина организации растительного покрова отражена в работах классиков геоботаники, в том числе писавших до возникновения концепции континуума, а также и позже, но не принявших ее (Сукачев, 1926; Шенников, 1964). Для этих исследований характерно признание одновременного и независимого существования континуума (в смысле наличия переходов, зон между двумя любыми группировками, в которых представлены комбинации растений разных видов, промежуточные между этими группировками) и дискретности (существование фитоценозов).

Как компромиссная между разными подходами возникла четвертая точка зрения, согласно которой в одних местах или типах растительности сообщества могут быть выделены лишь условно, искусственно, в других выделяются объективно существующие единицы. Иными словами, в одних случаях имеет место континуум, в других — дискретность. Допускается и вся гамма переходов между этими состояниями. Эти свойства растительного покрова как бы дополняют друг друга в том смысле, что чем больше выражен континуум, тем менее дискретность, и наоборот; в крайних же ситуациях они исключают друг друга. Преобладающим является континуум (Александрова, 1969; Василевич, 1969, 1975; Миркин, 1977, и др.).

² Во избежание недоразумений следует отметить, что приведенные формулировки отражают не точку зрения Александровой на континуум, а позицию крайних континуумистов.

Очевидно, для оценки обоснованности той или иной точки зрения необходимо рассмотреть причины, вызывающие непрерывность и дискретность, оценить правомочность исходных посылок.

В качестве причин, приводящих к континууму, в литературе называются следующие: 1) экологическая специфичность видов, 2) отсутствие экологических групп видов, 3) постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве, 4) неспецифичность воздействия видов на среду, 5) «растекание» видов в пространстве.

Если принять все эти причины без оговорок, то можно прийти к пониманию континуума в формулировке Александровой, приведенной несколько ранее. Действительно, пространственное изменение растительного покрова должно было быть постепенным, монотонным. Но следует обратить внимание на следующее обстоятельство: поскольку не вводится никаких ограничений на направление вектора изменений среды, постольку и направленность изменений растительного покрова может меняться. Из-за этого мы должны были бы представить себе растительный покров состоящим из клинальных образований, т. е. дифференцированным. Вместе с тем здесь наблюдается и континуум, причем как на стыках контуров, так и внутри их. Последнее заставляет рассматривать континуум и дифференцированность растительного покрова как разные свойства, несмотря на то что они выводятся из одного набора посылок. Посмотрим теперь, достаточно ли обоснованы причины, лежащие в основе континуума.

Понятие об экологической специфичности видов (экологической индивидуальности), как известно, было выдвинуто Л. Г. Раменским и Г. А. Глизоном. Прямые доказательства экологической специфичности могли бы быть получены только в экспериментах, но большое число видов и факторов делает их очень трудоемкими и дорогими.³ Но в них и нет необходимости, поскольку не возникает обоснованных отрицаний этого явления, косвенные же указания в его пользу представляются вполне достаточными. Ими являются многочисленные кривые распределения видов по градиентам факторов среды, полученные на природном материале. Экологическая специфика полностью соответствует всему опыту биологии, свидетельствующему о нетождественности как отдельных организмов, так и их совокупностей. Вместе с тем сама по себе экологическая индивидуальность не может привести к континууму, поскольку она не предопределяет отсутствия экологических групп, как это может показаться на первый взгляд, поэтому мы рассматриваем эти связанные друг с другом причины раздельно.

Вторая посылка — отсутствие экологических групп видов, т. е. равномерное распределение их по градиентам отдельных факторов среды и их совокупностей. Эта закономерность появилась в концепции континуума значительно позднее (Василевич, 1966; Whittaker, 1975; Миркин, Розенберг, 1978). Доказательств как отсутствия, так и существования экологических групп в литературе не существует. Мы пытались выявить экологические группы по шкалам Раменского (Раменский и др., 1956), сопоставляя амплитуды видов в целом и максимальные обилия при разных значениях факторов среды; скопления видов обнаружить не удалось. Правда, здесь может быть «виновата» техника построения шкал, которая приводит к равномерному распределению видов по градиенту, независимо от того, имеют место экологические группы или нет. В литературе есть многочисленные материалы по сопряженности видов. Практически всегда удается выделить группы с разным знаком сопряженности. Но выделение положительно сопряженных видов не может служить доказательством существования экологических групп, так как интерпретация сопряженности неоднозначна, в частности далеко не всегда положительно сопряжены виды одной или сходной экологии.

Трудно себе представить, что имеет место чередование благоприятных и неблагоприятных зон какого-либо фактора по отношению к виду, а ведь это является условием существования экологических групп. Но совсем не очевидно,

³ П. Грейт-Смит (1967) еще в 1964 г. обращал внимание на то, что не было проведено ни одного определения экологических границ какой-либо географической группы видов по отношению ко всем факторам. С тех пор положение не изменилось.

что такие зоны не существуют по отношению к сочетаниям факторов (т. е. в гиперпространстве среды). Возможно также, часть видов все же организована в экологические группы, например по отношению к экстремальным условиям среды, для существования в которых требуются особые приспособления.

Таким образом, представляется разумным считать утверждение об отсутствии экологических групп не более чем правдоподобной гипотезой, но нет достаточных оснований отвергать возможность их существования.

Следующие неперемное условие континуума — постепенность изменений среды (эквивалентное этому выражение — непрерывность среды).⁴ В отличие от экологической специфичности постепенность изменения среды даже изначально принималась с оговорками. Раменский (1924, 1938) указывал, что нередко, хотя и не как правило, имеют место не постепенные, а резкие изменения среды, непрерывность среды — только кажущееся явление. Позднее постепенность изменения среды как закономерность вообще ставилась под сомнение (Александрова, 1965, 1969). Нуждающимся в доказательстве считал этот момент и А. А. Ниценко (1973 : 19), который заметил, что для обоснования теории континуума «... требуется восполнить еще одну промежуточную ступень рассуждения, а именно — допустить, что и условия среды, как правило, в природе изменяются постепенно».

Анализ рассматриваемого положения затруднен из-за того, что не дано определения постепенности. Обычно свойству постепенности противопоставляются резкие, очевидно, существенные изменения в среде между соседними точками, находящимися на близком расстоянии друг от друга; следовательно, постепенные — это небольшие изменения. Хотя специальных исследований по этому вопросу не проводилось, просмотр литературных материалов, где приводятся данные о характеристике среды в точках, близких друг к другу, как будто бы подтверждает это положение. Мы можем опираться на исследования нашей лаборатории геоботаники Биологического института Ленинградского государственного университета, проводившиеся с другими целями, но содержащие интересующие нас сейчас характеристики почв и микроклимата в непрерывных пространственных рядах. Различия в среде между соседними точками (пробными площадками) всегда оказывались небольшими.

Большие перепады в среде на близком расстоянии могли бы возникать только в том случае, если бы природные силы, формирующие экотопы, встречали непреодолимые преграды, что, по-видимому, отмечается очень редко. Казалось бы, перепад возникает на границе сред (граница берега и водного зеркала водоема). Но, во-первых, это частный случай, а, во-вторых, по-видимому, и здесь изменения среды не выходят за пределы постепенности, поскольку сами растения, трансформируя среду, размывают границу; к тому же плоскость раздела не остается постоянной.

Для оценки масштабов изменений можно ввести количественный порог в единицах фактора среды, но это привело бы к большой условности и невозможности пользоваться таким определением. Гораздо важнее оценить характер и степень изменения среды реакцией растений. Создается впечатление, что вывод о постепенном изменении среды и сформировался на основании того, что в пространственных рядах нечасто наблюдается такая ситуация, когда непосредственно у линии раздела, произвольно проведенной в таком ряду, по обе стороны радикально изменились строение и состав растительного покрова. Видимо, не будет большой смелостью предложить в качестве гипотезы следующее утверждение: характеристика среды двух соседних точек, расстояние между которыми не слишком превышает линейный размер площади питания, или фитогенных полей произрастающих здесь растений, не выходит за пределы экологических амплитуд хотя бы части этих видов. Такое утверждение нам представляется вполне правдоподобным, если иметь в виду экологические амплитуды видов, охватывающие по шкалам Раменского даже в градации «массово» несколько ступеней в каждом факторе.

Характер изменения среды в пространстве имеет смысл рассматривать в рам-

⁴ Изменение среды мы рассматриваем в двух аспектах: постепенность (непрерывность изменений в пространстве) и дифференцированность среды.

ках концепции континуума только в том случае, если существует достаточно тесная зависимость растительного покрова от условий среды. Этот вопрос недостаточно выяснен. Раменский в своих построениях исходил из этих весьма тесных зависимостей. Так, например, в 1924 г. он отметил: «Действительно, наблюдения показывают, что растительность способна реагировать на малейшие изменения условий обитания» (1971 : 20). Немногочисленные литературные данные о зависимости обилия и встречаемости видов в реальной обстановке от отдельных факторов среды свидетельствуют об очень низкой связи между ними.

Очень мало работ, посвященных исследованию зависимости от среды не отдельных видов, а их комбинаций, растительных группировок. И здесь также наблюдаются слабые связи (Боч и др., 1970; Ипатов, Кирикова, 1977; Василевич, Константинова, 1980). Несколько выше связи с комплексными факторами (кислотность почвы, увлажнение, плодородие), они берут на себя большую долю варьирования обилия и встречаемости видов и их сочетаний. Тот факт, что теснота связей между растительностью и средой увеличивается при переходе от отдельных факторов к их комплексу, может внести уверенность, что при учете всего набора факторов среды (что возможно скорее теоретически) связи будут очень высокими. Но и тогда они вряд ли окажутся функциональными, так как всегда найдутся причины, нарушающие их: конкуренция, воздействие животных, человека и, наконец, влияние фактора времени, поскольку для возникновения соответствия растительности и среды необходима определенная продолжительность взаимодействия.

Относительную неспецифичность воздействия видов на среду в качестве одной из причин континуума выдвинул В. И. Василевич (1965).⁵ Такой же точки зрения придерживаются Миркин и Розенберг (1978).

Что же такое относительная неспецифичность? Василевич (1969: 189) следующим образом раскрывает это понятие: «... разные виды могут производить почти одинаковый эффект, в связи с чем имеется очень мало видов, абсолютно приуроченных к местам, где растет какой-то другой вид. Но и при этих условиях могли бы существовать дискретные типы растительных сообществ, если бы воздействие некоторых видов на среду было настолько сильным, что таким путем создавались бы дискретные типы местообитаний, соответствующих определенному эдификатору. При этом эдификаторы должны быть еще антагонистами, т. е. образовывать преимущественно чистые насаждения, а не смешанные. Но такая ситуация в большинстве случаев отсутствует».

Прежде всего отметим, что хотя и справедливо утверждение, что не наблюдается абсолютной приуроченности одних видов к местам произрастания других, это обстоятельство, объяснимое достаточно широкими экологическими амплитудами видов, даже стенотопных, не может препятствовать возникновению дискретности. Для дискретности совсем обязательно, чтобы в зоне воздействия данного вида полностью сменялся набор видов по сравнению с соседними участками, достаточно изменения соотношения видов и частичного различия в составе. В приведенном выше высказывании не содержится отрицания специфичности воздействия видов. Несомненно имеются виды, и, по-видимому, их немало, почти одинаково (но не тождественно) воздействующие на среду. Но поскольку полного совпадения в воздействии не наблюдается, постольку и такие сходные виды обладают специфичностью воздействия на среду обитания. Вместе с тем есть виды, и существенно по-разному трансформирующие ее. Собственно этот факт признается и Василевичем. Но с его точки зрения степень проявления специфичности мала (даже у эдификаторов), чтобы приводить к дифференциации растительного покрова, а если это и случается, то очень редко и с ней можно не считаться как с закономерностью. Нам представляется, что такая оценка роли специфичности видов недостаточно обоснована.

Рассмотрим, вправе ли мы признавать специфичность воздействия видов на среду вообще и как причину дифференциации растительного покрова в част-

⁵ Раменский специально не рассматривал вопроса о специфичности воздействия видов, но он писал: «... если каждое растение по-своему относится к внешним условиям, то и обратно, каждый член ценоза своим присутствием и обилием вносит новый оригинальный штрих в характеристику местообитания» (1924, см.: 1971 : 18). На специфическое влияние растений на среду Раменский указывал и в 1952 г.

ности. Специфика воздействия видов на среду, видимо, является отражением экологической индивидуальности видов. Возможность неодинакового воздействия растений разных видов заложена в самой их природе. Растения любых двух видов различаются химическим составом, морфологией надземных и подземных частей, сложением опада и пр. Эти различия могут иметь количественный и качественный характер. Конечно, степень различия может быть разной.

Реализуются возможности специфического воздействия по-разному. При воздействии на почвенную среду буферные свойства почвы могут сглаживать различия во влиянии разных видов, к тому же для их проявления требуется время. Например, мы обнаружили очень малое различие во влиянии на многие параметры почвы столь разных организмов, как зеленые мхи и кустистые лишайники. Свойственная видам специфичность может не выявиться, если сравнивать воздействия популяций неодинаковых плотностей, а также по отношению к разным факторам среды. Так, световая обстановка под пологом ели и ольхи серой при определенных плотностях образуемых ими древостоев может быть одинаковой, но влияние их на почву радикально различается.

Реальное проявление специфичности видов на общем фоне фитосреды зависит в конечном счете от размеров и массы растений, а также от активности веществ, выделяемых в процессе жизнедеятельности и с отторгаемой органикой, т. е. от размера вклада растений в фитосреду. Естественно, он может быть большим, но и столь малым (у растений незначительных размеров и суммарной массы), что может оказаться необнаруженным даже при инструментальном анализе среды, а не только по реакции соседних растений. Очевидно, эти обстоятельства, не отрицая специфичности, дают основание считать ее относительной, как это делает Василевич. С другой стороны, вклад в фитосреду как отдельных особей, так и их совокупностей может быть столь велик и контрастен по сравнению с окружающими их растениями, что оказывается решающим в биотопическом отборе и развитии подчиненных растений. Необходимо считаться и с тем, что проявление специфичности может усиливаться благодаря противоположному по характеру влиянию соседних растений, например одни подкисляют среду, другие снижают кислотность.

В рамках обсуждаемой проблемы представляется полезным ограничить круг объектов, специфичность которых мы выявляем, и сравнивать не любые виды друг с другом, а встречающиеся совместно либо в смешении, либо примыкающими группами, а среди них — виды, представленные особями крупными, с большой массой или плотными совокупностями — доминантами. Проявление специфичности можно рассматривать на разных уровнях: на уровне особи, на уровне совокупности растений одного вида, на уровне совокупности особей одной экобиоморфы, т. е. на синузальном. Несомненно, в растительном покрове в любых типах растительности отнюдь не редки, а обычны такие ситуации, когда представлены крупные особи на фоне пестрого смешения растений иных видов, либо соседствуют крупные растения, значительно различающиеся своей морфологией и детритом. Далеко нередки случаи, когда друг к другу примыкают участки с разными доминантными или неодинаковыми синузиями. Закономерностью является групповое размещение доминирующих видов, при этом густота и масса в группах может быть много большей по сравнению с зонами разрежения. Имеются ли различия в воздействии на среду во всех подобных случаях?

Что касается древесных видов и кустарников, то многочисленные литературные материалы свидетельствуют о специфичности их воздействия на среду по всем параметрам или части их. Более того, наблюдается различие в трансформации среды в пределах одного вида при разных обилиях. О специфичности воздействия на уровне отдельных особей или их небольших групп свидетельствуют работы по изучению фитогенных полей растений. Сам факт выявления фитогенного поля, в том числе и для травянистых растений, свидетельствует об отличном от окружающих растений влиянии на среду, о проявлении специфичности в конкретной обстановке. На синузальном уровне специфичность воздействия приводит к существованию эдификаторных синузий, факт, который в литературе никто и никогда не оспаривал.

Очевидно, что специфичность воздействия растений на всех рассмотренных уровнях может явиться одним из факторов дифференциации растительного по-

крова; таким образом, сфера действия относительной неспецифичности как причины континуума существенно сужается.

Ниценко (1970) назвал в качестве еще одного фактора непрерывности при-
сущее органическому миру стремление к «растеканию». Распространение за-
чатков растений за пределы мест их произрастания является одним из самых
общих свойств растений, обеспечивающим формирование и сохранение расти-
тельного покрова во всех его проявлениях, поэтому вряд ли правильно особо
указывать его среди причин континуума.

Что же в конечном счете является причинами континуума? Это экологиче-
ская специфичность видов, равномерное распределение видов по градиентам
среды (отсутствие экологических групп), непрерывность изменения среды и от-
сутствие, как правило, резких перепадов в среде на небольшом расстоянии,
Естественно, имеет место и зависимость растений от всего комплекса условий,
характеризующих экотоп и биотоп. Исходя из перечисленных причин, можно
с уверенностью сказать, что как бы ни проводилась граница в растительном по-
крове, по обе стороны ее присутствует какое-либо число одних и тех же видов
и у части из них обилие не различается или различается мало. В этом, по на-
шему мнению, и заключается свойство растительного покрова, которое назы-
вают континуумом. Можно предложить более общее и формализованное опре-
деление континуума.

Континуум — это свойство растительного покрова, выражающееся
в том, что любые два произвольно выбранных примыкающих друг к другу уча-
стка, независимо от их размеров и способа определения их общей границы,
всегда имеют общие признаки. Это свойство проявляется как на уровне расти-
тельного покрова в целом, так и на уровне его элементов, например в пределах
ярусов.

Хочется обратить внимание на то обстоятельство, что из признания конти-
нуума не следует отсутствие объективно различающихся участков раститель-
ного покрова, невозможности их объективного выделения. Традиционно диск-
ретность растительности ставится в зависимость от выраженности границ
между выделенными контурами. На наш взгляд, вопрос о границах является
хотя и важным, но производным. Логично вначале установить, существуют ли
объекты, а затем обсуждать, каковы между ними границы. Исходя из этого,
приоритетным является вопрос о дифференцированности растительного покрова
на всех уровнях и в разном масштабе на объективно существующие образова-
ния, дискретности, кванты.⁶ Видимо, нечеткость границ отвлекала исследова-
телей от поиска квантованности и приводила к идее безбрежного континуума.
Между тем еще Ниценко, который первым из отечественных геоботаников под-
робно исследовал вопрос границ в растительном покрове, писал, что «... диск-
ретность сообществ и четкость границ — не одно и то же и одно не обязательно
автоматически обуславливает другое» (1973 : 188).

Теперь рассмотрим причины, которые могут приводить к квантованности
(дискретности) растительного покрова. К ним мы относим: 1) дифференциро-
ванность экотопов, 2) наличие переломных пунктов в изменении прямодейст-
вующих экологических режимов, 3) специфическую трансформацию среды рас-
тениями, 4) катастрофическое воздействие на среду и растительный покров
природных факторов, 5) деятельность животных, 6) деятельность человека.

Рассмотрим дифференцированность экотопов. Ранее указывалось на отсут-
ствие больших различий, скачков в среде между близлежащими точками.
Иначе обстоит дело, если сравнивать условия в точках, значительно удален-
ных друг от друга, на расстоянии, сильно превышающем линейные размеры
фитогенных полей или площадей питания. Наблюдающиеся в этом случае боль-
шие различия в среде — явление обычное, не требующее специальных доказа-
тельств. Наличие такого рода скачков, на наш взгляд, не противоречит посте-
пенности в указанном выше смысле; в этом случае скачок оказывается растяну-

⁶ В литературе обычно континуум и дискретность рассматриваются как взаимодополняю-
щие, в крайнем же своем выражении — исключают друг друга. Мы же считаем эти свойства
несвязанными, поэтому предпочитаем пользоваться термином квантованность (дифференци-
рованность), а отдельные дискретности называть квантами растительного покрова.

тым в пространстве. Хотя возникновение дискретности связывают со скачкообразными изменениями среды, мы рассмотрим вопрос в ином плане. Существенно, какова среда до скачка и после него, чем и в какой мере различаются соседние участки. Дифференцированность экотопов будет иметь место в том случае, когда какая-либо территория расчленена на участки, различающиеся закономерностями варьирования комплекса факторов, на которые реагируют (откликаются) растения; при этом характер границ, переходов между ними не имеет значения. Формирование среды происходит в соответствии с законами механики, гидродинамики и т. п., которые находят свое отражение и в закономерностях пространственного варьирования экологических факторов. Дифференцированность экотопа не наблюдалась бы только в двух случаях: если эти законы приводят к однородности среды на огромных территориях или к формированию клинального, направленного в одну сторону изменения среды (например, от гидрофильных к ксерофильным местообитаниям). Но такое предположение просто абсурдно. Если взять в качестве примера пойму, можно видеть, как в ее пределах ясно просматриваются участки, различающиеся закономерностями сложения грунта, рельефа, режимов увлажнения. В рельефе любой территории могут быть объективно выделены элементы, описываемые разными законами, а значит различающиеся комплексом прямодействующих экологических факторов. Так, на плоской вершине платообразного повышения может наблюдаться однородность среды, а на коротком склоне — клинальность. Впрочем, как указывал Раменский, в пределах склона также может наблюдаться однородность среды.

Таким образом, экотоп на определенном участке может быть мозаичен (однороден по набору элементов мозаики, однотипен), а может иметь направленное изменение среды — клинален. В зависимости от особенностей граничащих контуров они будут различаться разными показателями: средними характеристиками (если граничат однородные участки); характером варьирования (граничат мозаичные участки); трендом количественных характеристик (однородный — клинальный, мозаичный — клинальный) и, наконец, знаком тренда, когда граничат клинальные участки. В большинстве случаев может выявиться скачок в среде при переходе от одного участка к другому, если только не брать близлежащие точки; он отсутствует только в одной ситуации, а именно при соседстве двух клинальных участков с противоположной направленностью изменений среды. Во всяком случае вполне правомерно исходить из предположения о дифференцированности среды. Естественно, это может быть источником квантованности растительного покрова.

На наличии переломных пунктов в изменении прямодействующих экологических режимов как источника дискретности указала Александрова (1956); при этом она опиралась на свои исследования о влиянии снежного покрова на растительность арктической тундры. При постепенном изменении мощности снежного покрова имеются критические значения, при достижении которых создаются условия, благоприятные для растений и однородные в определенных пределах. Здесь обнаруживается постепенное изменение косвенно действующего фактора — снежного покрова и скачкообразное — прямодействующих факторов. Снежный покров выступает здесь как фактор формирования экотопа, само явление может быть отнесено к первой, указанной ранее причине квантованности. Вместе с тем нет основания отказываться от существования критических значений экологических факторов. Мы можем указать по крайней мере на один такой случай, правда, критические значения здесь проявляются не прямо, а через взаимодействие растений. В лишайниково-зеленомошных сосняках сквозистость древостоя, определяющая световой и гидротермический режимы, равная 70—80 %, является своеобразным рубежом — при уменьшении ее зеленые мхи начинают вытеснять лишайники (Ипатов, Кирикова, 1981).

Следующая причина квантованности — специфическая трансформация среды растениями. Этот вопрос уже рассмотрен ранее, подчеркнем только некоторые аспекты роли эдификаторов в дифференциации растительного покрова. Эдификаторная роль растений как причина дискретности признается практически всеми исследователями, независимо от их позиции в отношении континуума растительности. Правда, это единодушное во мнении относится лишь к лесному

типу растительности. Но даже если признать эдификаторную роль растений только в лесах, то и тогда, учитывая огромные площади, занятые ими, пренебрегать этой причиной дифференциации было бы неверным. Вместе с тем нет оснований отвергать ее, рассматривая другие типы растительности. Конечно, в отношении эдификаторной способности есть значительные различия у растений разных жизненных форм. Видимо, все или почти все деревья и кустарники могут выступать в роли эдификаторов, причем как на уровне особей, так и коллективов. Среди трав эдификаторами может быть только часть видов, и по преимуществу на уровне коллективов. Размеры квантов, которые создают эдификаторы, соответствуют размерам растений (их совокупностей), и, естественно, в травянистых типах они много меньше. Конечно, размеры квантов зависят и от того, что является эдификатором — особь, небольшая группа особей или синузия.⁷ Эдификаторы могут быть причиной квантованности не только на уровне растительного покрова в целом, но и создавать инфраценозную квантованность.

Равномерно представленный на некоторой территории эдификатор, выравнивая среду, может приводить к снижению квантованности подчиненных элементов, но, формируя растительный покров, отличный от покрова соседних участков, одновременно создает квантованность на более высоком уровне. В случае неравномерного распределения эдификаторов (ясно выраженной контагиозности) возникает, наоборот, мелкая квантованность в пределах территории, занятой эдификатором, и благодаря отличию этого гетерогенного участка от соседних одновременно создается квантованность более крупная.

Одной из причин дискретности, как известно, могут быть катастрофические воздействия, которые разрушают или даже уничтожают растительный покров, например пожары, или вызывают при восстановлении формирование пятнистого покрова. Этот фактор может по праву рассматриваться среди причин, вызывающих квантованность растительного покрова.

Воздействия животных на растительный покров непосредственно или через среду обитания имеют многообразный характер. При всем различии способов влияния для нас важен один аспект — формирование своеобразных, отличных от соседних участков растительного покрова в зоне интенсивной деятельности животных. Масштабы таких квантов могут быть самыми разными — от кочки до участков значительных размеров. Яркими примерами здесь могут служить растительность на пороях кабанов, птичьи базары, песцовые «сады» и пр.

Общепризнанным фактором дискретности является деятельность человека, но она обычно не принимается во внимание, так как, по-видимому, считается очевидной и не относящейся к природным процессам. Вместе с тем этот фактор заслуживает серьезного внимания хотя бы потому, что растительный покров на огромных территориях находится под мощным влиянием хозяйственной деятельности человека и геоботаники большей частью исследуют уже измененный человеком растительный покров. С другой стороны, многие механизмы человеческого воздействия на покров непосредственно и через изменение среды принципиально не отличаются от воздействия природных факторов (например, изменение режимов увлажнения и т.п.). Конечно, имеются и специфические воздействия (многие мелиоративные мероприятия, современные концентрированные рубки леса, создание лесных культур и иных форм растительного покрова). По-видимому, было бы неверным утверждать, что влияние человека всегда и везде приводит к квантованности растительного покрова. Так, доброкачественные лесные культуры нередко существенно меньше дифференцированы или даже просто однообразны по сравнению с растительным покровом на той же территории до создания культур. Такое же выравнивание, видимо, происходит часто и при мелиорации территории, приводящей к мезофитизации растительности. Таким образом, деятельность человека может находиться в ряду причин квантованности, но не имеет, так сказать, облигатного характера.

⁷ Группа особей — тоже синузия, но в небольшом коллективе проявляются не все и не в полной мере закономерности, свойственные синузии.

Мы не ставили перед собой задачи проанализировать все механизмы формирования растительного покрова. Вместе с тем если признать перечисленные выше причины имеющими место, то нетрудно прийти к выводу, что они могут приводить к формированию участков растительного покрова, различающихся закономерностями пространственного сложения. В существовании таких участков, в расчленении растительного покрова на отдельные, различающиеся закономерностями варьирования основных признаков, и выражается их квантованность.

Эти участки могут быть самыми разными: однородными (признаки случайно варьируют около средней характеристики) и клинальными (в пределах кванта признаки меняются направленно); квант может быть гетерогенным, отличаться высоким уровнем варьирования признаков, имея внутри себя определенный набор пятен. Сами эти пятна также являются квантами, но иного масштаба. Закономерности могут носить и значительно более сложный характер. Например, под отдельно стоящим на лугу деревом изменение травяного покрова имеет радиальную клинальность. Квантованность проявляется в разном масштабе. Кванты могут представлять собой и небольшие группы растений (микроруппировки, по Ярошенко, или парцеллы, по Н. В. Дылису), выделяться в масштабе, соответствующем привычному нам масштабу фитоценоза, и на макроуровне; при этом кванты, как уже указывалось, могут состоять из более мелких квантов. В этом смысле растительный покров можно уподобить мозаичному полотну, на котором более крупные детали слагаются из мелких. Те же причины служат источником квантованности и на низком, синузальном уровне.

Реальность квантов подтверждается тем, что во всех случаях, когда исследователи ставили задачу и использовали объективные и адекватные поставленной задаче методы, им удавалось расчленить растительный покров на участки, различающиеся закономерностями сложения. Понятно, что размер выделенных контуров зависит от размеров учетных единиц и разрешающей способности метода (Василевич, 1975; Прейс, Самойлов, 1977; Ипатов, Кирикова, 1985).

Сопоставляя причины квантованности с причинами континуума, мы не обнаруживаем взаимозависимости между ними в том смысле, что чем сильнее выражены одни, тем слабее другие, в крайнем своем выражении они не исключают друг друга. Континуум и квантованность являются коренными свойствами растительного покрова и выражены одновременно и всюду. Следует особо подчеркнуть, что континуум имеет место не только на границах квантов, но и внутри их. Это обстоятельство приводит к тому, что границу в виде гиперплоскости или какой-либо определенной площадки (при исследовании трансект) между квантами установить в принципе невозможно, положение ее всегда неопределенно. В соответствии с тем, что континуум и квантованность — разные свойства растительного покрова, методы их исследования должны быть разными.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 9, с. 1248—1259. — Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 274 с. — Боч М. С., Василевич В. И., Игнатенко И. В. Количественная оценка связи растительности и почв в тундровой зоне. — Экология, 1970, № 3, с. 25—34. — Василевич В. И. Учение о непрерывности растительного покрова. — Тр. МОИП, 1966, т. 27, с. 59—69. — Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с. — Василевич В. И. Выявление границ в растительном покрове. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, № 3, с. 94—103. — Василевич В. И., Константинова Т. П. Взаимосвязь почв и растительности. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 178—210. — Грейз-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 358 с. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1441—1445. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова соснового бора. — Экология, 1981, № 3, с. 39—45. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Статистический анализ квантованности растительного покрова. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 255—261. — Миркин Б. М. О некоторых чертах современной фитоценологии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 12, с. 1697—1708. — Миркин Б. М. О парадигмах в фитоценологии. — Журн. общ. биол., 1984, т. 45, № 6, с. 749—758. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 241 с. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с. — Ниценко А. А. Опыт исследования растительного континуума на примере сосновых лесов. —

Тр. Петергоф. биол. ин-та, 1970, т. 20, с. 191—207. — *Ниценко А. А.* Границы растительных ассоциаций и синузий в травяном покрове. — Тр. Петергоф. биол. ин-та, 1973, т. 22, с. 17—243. — *Прейс Ю. И., Самойлов Ю. И.* Опыт выявления границ между элементами мозаики в луговой растительности. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, № 4, с. 55—67. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение (на основании геоботанических исследований в Воронежской губ.). — Вестн. опыт. дела, январь—декабрь, Воронеж, 1924, с. 37—73. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181—201. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижигов О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). М.; Л., 1926. 235 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Du Rietz G. E.* Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien, 1921. 254. — *Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. N. Y., 1975. 387 p.

Ленинградский государственный университет.

Получено 22 II 1985.

S U M M A R Y

Problems in spatial organization of the vegetational cover (correlation of continuity and discontinuity) have been considered. As a result of the analysis of the basic reasons for the properties of vegetation, the authors concluded that any part of the vegetational cover could be characterized by both the continuum and quantum features. A new concept of the continuum has been proposed.
