



БОТАНИКА

ТОМ 1

Москва 1972

**ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ
СОВЕТА МИНИСТРОВ СССР
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ**

**АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ
СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК**

ВСЕСОЮЗНЫЙ ИНСТИТУТ НАУЧНОЙ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ



ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СЕРИЯ

БОТАНИКА

Том 1

СЕРИИ «ИТОГОВ НАУКИ И ТЕХНИКИ»
ПО БИОЛОГИИ, ВЫХОДЯЩИЕ В 1972 ГОДУ

1. Физиология растений. Том 1. Физиология корня.
2. Зоология позвоночных. Том 3. Териология.
3. Зоология беспозвоночных. Том 1. Континентальные брюхоногие моллюски.
4. Энтомология. Том 1.
5. Вирусология. Том 1. Онкорнавирусы.
6. Микробиология. Том 1. Антибиотики.
7. Животноводство и ветеринария (биологические основы). Том 6. Качество молока.
8. Морфология человека и животных. Том 5.
9. Общие вопросы патологии. Том 3. Иммунитет.
10. Биофизика. Том 2. Биосинтез белков.
11. Физиологии человека и животных. Том 9. Внешнее дыхание.
12. Физиология человека и животных. Том 10. Физиология нейрона.
13. Физиология человека и животных. Актуальные вопросы физиологии человека и животных.
14. Фармакология. Химиотерапевтические средства. Токсикология. Проблемы токсикологии. Том 4.
15. Фармакология. Химиотерапевтические средства. Токсикология. Актуальные вопросы по фармакологии и токсикологии.

Примечание редакции: с 1972 г. вместо года указывается номер тома.

ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

БОТАНИКА

Том 1

Научный редактор
Н. А. Соловьева

МОСКВА 1972

СЕРИЯ

БОТАНИКА

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР — член-корреспондент АН СССР *А. А. Ничипорович*
УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ
— канд. мед. наук *В. А. Кочукова*

ЧЛЕНЫ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ: профессор *В. В. Алпатов*,
профессор *Л. Л. Балашев*, профессор *Е. М. Вермель*,
профессор *Г. Г. Винберг*, профессор *Ю. А. Владимиров*,
член-корреспондент АН СССР *М. С. Гиляров*,
докт. биол. наук *Я. Л. Глембоцкий*, канд. с.-х. наук *Е. В. Ластовка*,
профессор *И. М. Нейман*, докт. биол. наук *Л. П. Познанин*,
канд. биол. наук *И. А. Поляков*, профессор *Т. А. Работнов*,
профессор *А. А. Роде*, канд. биол. наук *Б. И. Рукавишников*,
профессор *Г. А. Степанский*, канд. мед. наук *В. Н. Тарасов*,
канд. лет. наук *О. Л. Чайкина*, академик *С. С. Шварц*

В 1-м томе содержится два обзора.

Первый обзор посвящен количественным методам изучения структуры растительности. Критически рассмотрены методы изучения распределения видов по площади сообществ, межвидовых сопряженностей, видового разнообразия, пространственной однородности и площади выявления и т. п. Особое внимание обращено на методы выявления групп объектов и методы ординации.

Во втором обзоре discussesется учение о жизненных формах растений. Рассмотрены вопросы терминологии, региональные исследования жизненных форм и исследования их отдельных групп, признаки жизненных форм и вопросы их классификации и эволюции.

Авторы: доктор биологических наук *Т. И. Серебрякова*
доктор биологических наук *В. И. Василевич*

Научный редактор кандидат биологических наук *Н. А. Соловьева*

Обзоры рассчитаны на ботаников, экологов широкого профиля, географов — научных работников и представителей высших учебных заведений, аспирантов, студентов.

ОТ РЕДАКТОРА

Первый том серии "Ботаника" издания 4 "Итоги науки и техники" включает обзоры исследований по двум актуальным направлениям ботаники, развитию которых отданы усилия многих научных коллективов и школ: исследования количественных методов изучения структуры растительности (автор В.И. Василевич) и исследования жизненных форм растений (автор обзора — Т.И. Серебрякова).

В связи с быстрым развитием фитоценологии количественные методы изучения структуры растительности привлекают внимание все большего числа исследователей. В обзоре, составленном В.И. Василевичем, не только подводятся итоги новых и новейших исследований количественных методов изучения структуры растительности и дополняются уже имеющиеся монографии, но и проведен критический пересмотр ряда основных методов, позволяющий читателю сориентироваться в этой сложной области. Проанализировано современное состояние методов изучения распределения видов в сообществе, сопряженностей между ними, однородности сообществ и их связи со средой, классификации и ординации сообществ. Библиография составляет 219 названий.

В обзоре по жизненным формам не только обобщается огромный фактический материал (библиография составляет 370 названий), но и продемонстрировано, что изучение жизненных форм ведется на принципиально новом уровне, с учетом как динамики развития, так и тонких особеннос-

стей морфогенеза. Из обзора становится очевидным, что вопросы эволюции жизненных форм уже не могут обсуждаться в универсально-обобщенной форме, т.к. пути эволюции в конкретных таксонах представлены многообразно. Обзор широко охватывает новую отечественную и иностранную литературу, привлекаются и отдельные более старые работы, положившие основу представлений о жизненных формах, и таким образом создается цельная картина развития этих представлений.

В.И.ВАСИЛЕВИЧ

УДК 581.55.087.1

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

ВВЕДЕНИЕ

За последние 10–15 лет значительно возросла роль математических методов в решении целого ряда геоботанических проблем. В нашей стране были проведены три совещания по вопросам применения математических методов в геоботанике. Первое из них состоялось в Москве в марте 1967 г., второе – в Тарту в апреле 1969 г. и третье – в Риге в феврале 1971 г. Все время расширяется круг геоботаников, применяющих количественные методы в своей работе. Появились на русском языке и монографии, подводящие итоги исследований в этом направлении [8, 20, 45]. Но уже есть необходимость пересмотра отдельных положений и целых разделов, приведения в порядок новой информации. Этим задачам и посвящена данная работа. В ней рассматривается в основном литература, вышедшая в свет за последние 5–7 лет, и уделено основное внимание задачам, вставшим перед количественной геоботаникой в последние годы.

Применение математических методов в геоботанике имеет достаточно длинную историю. Первые работы такого рода появились в середине XIX в. еще на заре формирования геоботаники как науки [64]. Больших успехов достигли упсальские геоботаники в 20-е гг. XX века. И хотя к настоящему времени количественная геоботаника имеет серьезные достижения, все же математические методы не привели к такому быстрому прогрессу в геоботанике, как это предполагалось в первое время. Дело в том, что математические методы в геоботанике не могут существовать

изолированно от самой геоботаники. Они должны стать органической частью теории и методологии геоботаники, а для этого нужно иметь не только набор (систему) методов, пригодных для решения конкретных геоботанических задач, но и достаточно разработанную геоботаническую теорию. И если пополнение и совершенствование арсенала математических методов проходит более или менее успешно, то в отношении разработки теории дело обстоит гораздо менее благополучно. А недостаточная четкость теоретических представлений в ряде случаев сводит на нет всю проведенную работу.

Арсенал математических методов, используемых геоботаниками, расширился настолько, что нередко одну и ту же задачу можно теперь решить 4-5 и более разными методами. При выборе одного метода из ряда возможных решение следует принимать, исходя из определенных теоретических построений. Теория должна определить, какой метод лучше, а какой хуже для решения конкретной задачи. Видимо, в большинстве случаев лучший метод будет единственным, если соответствующая теория разработана достаточно детально.

Казалось бы, эта ситуация в количественной геоботанике должна наталкивать на усиленную разработку теории фитоценологии, но, к сожалению, этому уделяется мало внимания. Оценка методов проводится в основном по их трудоемкости, по соответствию результатов ранее имевшимся представлениям и по чисто математическим свойствам индексов. Скажем, удобнее иметь дело с коэффициентом сопряженности, имеющим фиксированные верхнюю и нижнюю границы (± 1), удобнее метрический коэффициент сходства, что позволяет производить пересчеты сходства и т.п. Все эти обстоятельства, действительно, очень важны, но не они должны быть решающими.

Применение математических методов для анализа растительности только тогда будет успешным, когда исходные посылки, служащие фундаментом для математических построений, будут определены как можно более четко. В связи с этим необходима формализация основных понятий и положений общей геоботаники, т.е. их строгое и недвусмысленное определение, а также создание достаточно полных и непротиворечивых систем понятий. Работы такого рода проводятся в последние годы [132, 133, 134], но пока

все свелось к установлению весьма тривиальных отношений между понятиями. Дело в том, что хотя формализация и необходима, ей должен предшествовать глубокий содержательный анализ основных понятий геоботаники. Каждое из них должно быть наполнено содержанием, так как только в этом случае можно установить формализмы, оказывающие реальную помощь в решении конкретных задач.

В современной науке существуют два наиболее распространенных подхода к изучению объектов: структурный и функциональный. Не раз совершенно справедливо указывалось, что эти подходы нельзя противопоставлять друг другу, что лишь их сочетание в состоянии дать правильное представление об объекте. Но, невзирая на неразрывную связь структуры и функции, эти подходы имеют разные задачи.

Здесь нет возможности рассмотреть во всей полноте сложный и сильно запутанный вопрос о том, что входит в понятие структуры. По нашему мнению, структурные исследования направлены на выяснение того, как устроен объект, а функциональные — на то, как объект работает, какие процессы в нем происходят.

Познать структуру объекта — это значит выделить в нем какие-то части (элементы), установить их пространственное расположение, характер изменения во времени и характер связи между элементами. Один и тот же объект (систему) можно расчленивать по-разному, выделить разные элементы. В связи с этим не определяется однозначно и структура системы.

По отношению к растительности структуру следует понимать как характер пространственного расположения элементов (особей видов или микрогруппировок в пределах сообщества, ярусность, расположение сообществ в комплексах, экологических рядах и т.п.). Эта так называемая пространственная структура растительного покрова. Но мы можем рассматривать и другой аспект структуры, а именно устанавливая характер связи между элементами и ее тесноту, что можно назвать корреляционной структурой. Внешнюю структуру сообщества составляют его связи с внешней средой, а внутреннюю — взаимоотношения между видами и другими его элементами.

Распределение видов по площади сообщества

Количественный математический анализ распределения особей вида по площади сообщества долгое время был центральным разделом количественной геоботаники. В 30–50-х гг. было опубликовано большое число работ, в которых распределение числа площадок, содержащих 0, 1, 2, ... особей вида или имеющих определенное обилие, сравнивалось со случайным распределением. А если распределение оказывалось неслучайным, то для сравнения брались более сложные распределения: распределение Томаса, Неймана, отрицательное биномиальное и т.п. В конце 50-х гг. интерес к таким исследованиям резко упал. Дело в том, что распределение видов в подавляющем большинстве случаев оказалось контагиозным, а конкретные формы контагиозного распределения давали сравнительно мало экологически осмысленной информации. Установление того, что некоторое конкретное распределение соответствует, например распределению Неймана, давало сравнительно немного.

Кроме того, при анализе распределений частот площадок с разными значениями обилия не учитываются координаты площадок, т.е. их место в сообществе, а это очень часто имеет решающее значение. К тому же учет координат может значительно упростить анализ распределений. Условимся называть распределением вида по площади ценоза кривые распределения, полученные без учета положения площадок на местности, а анализом размещения вида – методы, учитывающие положение площадок. Из случайного распределения, в том смысле как мы его сейчас определим, еще не следует, что и размещение вида будет случайным. Предположим, что заложив в пределах сообщества большое число мелких площадок и оценив на каждой из них покрытие вида, мы находим, что распределение хорошо соответствует нормальному, но если окажется, что площадки с покрытием вида выше среднего располагаются в одной части сообщества, а площадки с покрытием ниже среднего – в другой, то ясно, что данное сообщество неравноценно для вида во всех своих частях [10]. Следовательно, для того чтобы убедиться, что размещение вида по площади равномерно, нужно показать, что среднее обилие его во всех участках сообщества одинаково. Для этих целей могут быть использованы разные

10

методы. Но основная трудность заключается в том, что результаты будут крайне сильно зависеть от того, какие участки мы будем сравнивать. Половины или четверти пробной площади могут не отличаться существенно одна от другой, а более мелкие части могут оказаться весьма сильно отличающимися друг от друга.

Одним из методов, направленных на выявление неоднородности в пространственном размещении вида, является метод Грейг-Смита [119], позволяющий определять размеры элементов мозаики, образуемой видом. Этот метод является весьма чувствительным и хорошо вскрывает очень слабую мозаичность, незаметную на глаз. Этот метод подробно описан в имеющихся руководствах [8, 20], поэтому излагать его здесь подробно не имеет смысла. Отметим только, что размеры "пятен", образуемых особями вида, определяются по изменению дисперсии обилия с увеличением размера площадок. Максимум дисперсии наблюдается при том размере площадок, который соответствует размеру "пятен".

Этим методом работали довольно много, и основные его достоинства и недостатки хорошо известны. Нужно отметить только одно обстоятельство, свойственное и ряду других методов. Метод Грейг-Смита строится в предположении, хотя это явно и не высказывалось, что элементы мозаики имеют примерно равные размеры, в связи с чем вычисляется средний размер скопления особей. Но очень вероятно, что когда неравномерное размещение особей вида вызывается неоднородностью среды фитоценоза, часто пятна и промежутки между ними будут иметь сильно варьирующие размеры. Поэтому определение средних размеров еще не выявляет реальных размеров пятен.

Для анализа размещения особей по площади сообщества и связанного с этим варьирования обилия было предложено [215] находить зависимость между обилием вида на площадках, находящихся на определенном расстоянии друг от друга (на соседних площадках, расположенных через 1, 2, ... и т.д.). Эту зависимость можно оценить с помощью коэффициента корреляции или регрессии. Вычерчивается кривая изменения коэффициента при изменении расстояния между площадками и находится то расстояние, при котором коэффициент еще значимо отличается от нуля, что и соответствует шкале мозаичности вида. Анализ

размещения лишайника *Verrucaria nigrescens* показал, что этот метод дает очень близкие результаты к тому, что дает метод Грейг-Смита. Однако, данный метод имеет некоторые технические преимущества, так как с коэффициентами регрессии и корреляции несколько удобнее оперировать, чем с дисперсией. Но зато возникают новые осложнения. Коэффициенты регрессии и корреляции вычисляются в предположении, что зависимость между обилием вида на разных площадках линейна, а это имеет место далеко не всегда.

Недавно была предложена обобщенная математическая модель распределения вида [216, 218].

$$P = B_0 + B_1 x_1 + B_{11} x_1^2 + B_{111} x_1^3 + \dots + B_2 x_2 + B_{22} x_2^2 + \dots,$$

где P - вероятность присутствия вида в данной точке, x_1, x_2, x_3 - встречаемости вида в других точках, а B_0, B_1, \dots константы. $x_1, x_2, x_3 \dots$ можно рассматривать и как факторы среды, и как встречаемости других видов в той же точке. Эта модель усложняется из-за варьирования x со временем и из-за корреляций между ними. Она представляет интерес не как рабочий инструмент, а как попытка найти единый подход к количественной характеристике распределения вида. Сходные представления были развиты и в несколько иной форме [109].

К.А. Кершо [138] предложил простой количественный показатель для оценки интенсивности мозаичности, т.е. степени выраженности ее. Она определяется как средняя абсолютная разность обилия вида на соседних площадках.

$$I = \sum_{i=1}^n |x_{2n-1} - x_{2n}| n N_s,$$

где x_n - обилие вида на площадке с номером n , n - число сравнений, а N_s - размер блока, т.е. число площадок в группе, если сравниваются группы площадок. Этот показатель не зависит от обилия вида, а только от разницы обилий на площадках с высоким и низким обилием. Кершо указывает, что существует довольно тесная связь между интенсивностью мозаичности и дисперсией

$$I = \sqrt{\frac{2\sigma^2}{N_s}}$$

Показатель интенсивности мозаичности, основывающийся на средней разнице в обилии вида на соседних площадках, учитывает не только разницу в обилии между зонами высокого и низкого обилия, но и колебания обилия в пределах тех и других зон. Он не расчленяет варьирования растительности на варьирование между зонами и внутри их, а дает какую-то суммарную оценку. Сумма разниц получается завышенной за счет того, что внутризонное варьирование не связано непосредственно с интенсивностью мозаичности.

Существуют попытки использовать для оценки интенсивности мозаичности математический аппарат теории информации [168]. При этом вычисляют величину

$$2I(F/\phi) = 2 \sum f_i \ln \frac{f_i}{\phi_i},$$

где $F = [f_1, f_2, \dots, f_i, \dots, f_c]$ - вектор обилия вида в серии из числа c примыкающих площадок, а $\phi = [\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_i, \dots, \phi_c]$ - вектор, описывающий состояние максимальной гомогенности. $\phi_1 = \phi_2 = \dots = \phi_c = \frac{N}{c}$, где N - сумма оценок обилия вида. Вычисление информационной статистики в данном случае, пожалуй, не имеет серьезных преимуществ перед вычислением дисперсии обилия вида для серии площадок.

За последние годы был выполнен ряд интересных работ, посвященных анализу мозаичности конкретных растительных сообществ. Исследование пастбища в пойме р. Уорф в Йоркшире, на котором доминирует *Festuca rubra*, показало, что в этом стабильном растительном сообществе мозаичность в распределении видов не связана с мозаичностью в условиях среды, а определяется в основном особенностями вегетативного размножения видов [169].

Исследование методом Грейг-Смита мозаичности ряда сообществ с доминированием *Zerna erecta* привело к выводу, что мозаичность наиболее мелкого размера определяется пространственным исключением, а более крупная вызывается конкуренцией *Zerna erecta* с остальными видами [78]. По мнению автора, абиотические факторы в данном случае заметно не влияют на распределение видов.

Анализ распределений отдельных возрастных групп у

Atriplex vesicaria показал, что старые особи распределены случайно, а молодые — контагиозно [75]. Сходные результаты получены и для распределений взрослых и ювенильных особей *Galanthus woronowii* [25], но авторы этой работы отмечают, что нет заметной связи между распределениями тех и других.

Изучались также изменения шкалы и интенсивности мозаичности в ходе сукцессии, что позволило сделать вывод [73], что шкала мозаичности (размеры элементов мозаики) связана с адаптивностью вида, а она у разных видов разная. По шкале мозаичности нельзя сравнивать стадии разных сукцессионных серий. Шкала мозаичности, контролируемая и определяемая средой, может быть очень мелкой и совпадать по размерам с морфологической, определяемой размерами растений, и усиливать ее. В другой работе [74] рассматривается изменение характера распределения ряда видов по фазам циклических сукцессий, подобных тем, что впервые описал Watt в сообществах с доминированием *Dryas punctata* в северо-западной Исландии [198]. Отмечено, что у некоторых видов дисперсия растет непрерывно с увеличением размера площадок, а у других — падает [103].

В ряде работ, выполненных за последние годы, рассматривается размещение деревьев по площади сообщества и его изменения с возрастом древостоя. Так, было найдено [87], что размещение деревьев сосны на верховом болоте с возрастом становится более равномерным. Авторы считают, что это состояние является наиболее устойчивым. К такому же выводу привел анализ распределения *Opuntia bigelovii* в ряде пустынных сообществ шт. Калифорния [149]. Но в одновидовых насаждениях *Pinus banksiana* штата Миннесота [164] было найдено, что распределение деревьев не меняется. Рассматривалось распределение всех деревьев, живых и мертвых, и только живых. Первое из них можно рассматривать как существовавшее некоторое время тому назад. Оба распределения случайны.

Никакого противоречия между этими данными и других исследователей нет. Исследованный древостой, очевидно, находился на более поздней стадии дифференциации, когда распределение уже достигло случайного, и дальнейших изменений характера распределения не происходит.

Купер [96] исследовал связь характера распределения с возрастом более подробно и вывел уравнение

$$R = 0,79 + 0,15 A,$$

где R – мера агрегированности распределения, A – возраст. R представляет собой отношение наблюдаемого среднего расстояния между соседними деревьями к ожидаемому при условии нормального распределения. $R < 1$ при агрегированном распределении и $R > 1$ при регулярном распределении. Уравнение Купера показывает, что с возрастом древостоя распределение становится более равномерным. Оно выведено по данным 14 пробных площадей, заложенных в лесах из *Pinus ponderosa*.

Интересную работу об анализе распределений опубликовали Л.И. Абрамова и К.В. Коняев [1]. Они исходят из того, что при случайном размещении растений по площади наблюдается экспоненциальное распределение расстояний между ними.

$$\omega(s) = a \exp(-a s),$$

где $\omega(s)$ – число расстояний между растениями длины s , a – среднее число растений на единицу длины интервала. Они нашли, что обычно большая часть кривой распределения достаточно хорошо совпадает с экспонентой. Значимые отклонения наблюдаются при малых значениях расстояний, их гораздо меньше, чем должно быть, исходя из экспоненциального закона распределения. Эти расхождения вызываются взаимодействием близко расположенных особей. По расстоянию между растениями, при котором эмпирическая кривая идет гораздо ниже теоретической, можно определить ширину зоны взаимодействия растений. А по тому, насколько велико расхождение между кривыми в этом месте, можно судить об интенсивности взаимодействия. Они провели такие исследования в ряде популяций и нашли, что у лютика едкого площадь, на которой осуществляется взаимодействие, равна 9–15 см², у сведы морской – около 4,5 см², у ели – 6 м² и у березы – около 7 м². К сожалению, в этой работе не приведены обоснования для вычисления этих величин. Но даже если в деталях и будут обнаружены неточности, значение данной работы от этого не уменьшается. Показатели интенсив-

ности взаимодействий и площади, на которой они проявляются, — чрезвычайно важные характеристики растительного сообщества, без знания которых вряд ли можно правильно понять его структуру. Данная работа дает вполне перспективный путь определения этих характеристик, но сразу же нужно сказать об одном ограничении. Этот метод пригоден для работы с одно- или маловидовыми сообществами, где изучаемый вид имеет высокую численность. Ясно, что эти условия выполняются далеко не всегда.

Иные возможности определения площади, на которую распространяется воздействие особи какого-либо вида, дает анализ изменения межвидовых сопряженностей при изменении размера площадки [48]. Авторы этой статьи приходят к выводу, что пары видов, имеющие максимальную тесноту связи при одном и том же размере площадки, должны иметь сходную сумму площадей фитогенных полей. Но на положение пика влияют экологические различия видов и неоднородность среды внутри площадки. В результате данный подход становится гораздо более сложным, в связи с чем практические результаты этим путем и не были до сих пор получены. Но зато этот подход позволяет работать с более сложными природными сообществами. Надо сказать, что и в этом случае удобнее использовать бесплощадочные методы. Можно отмечать расстояния от точки до ближайшего растения каждого вида, а затем формировать круглые площадки любого радиуса [8], Если от какой-то точки ближайшее растение вида *A* найдено на расстоянии 26 см, то при любом радиусе менее 26 см вид будет отсутствовать на площадке, и присутствовать при любом радиусе более 26 см. Этот путь дает возможность плавно менять размеры площадок, что важно при определении размеров фитогенных полей. Возможно, будет лучше брать в качестве центров площадок не точки, а особи определенного вида.

Впрочем, подобные методы дают не столько оценку площади, на которой осуществляется влияние одной особи, а скорее площади, в пределах которой сказывается пространственное исключение. Пространственное исключение является следствием того, что две особи не могут занимать одну и ту же площадь в ценозе. Пространственное исключение совершенно пассивно и не предполагает каких-

то воздействий одной особи на другую.

Результат анализа связи между дисперсией и размером блока зависит от того, на какой элемент мозаики приходится начало трансекты [196]. Если трансекта начинается в центре пятна, то пик на кривой дисперсии сдвигается влево, и мы получаем заниженную оценку размеров пятен. Чтобы избежать этого предлагается проводить анализ при разном положении начала трансекты, т.е. практически, отбрасывать некоторое число площадок. Крайне правое положение пика из всех полученных и даст верное представление о размере пятен. Ашер основывает свои выводы на очень простой модели: пятна и промежутки имеют равные размеры и чередуются совершенно регулярно. Такая ситуация в природе наблюдается крайне редко, и можно ожидать, что реальное отношение между положением начала трансекты и местом пика на кривой дисперсии окажется более сложным.

В этом плане интересно рассмотреть работы E.Pielou по анализу чередования фаз мозаики. Вначале она [172] считала случайной такую мозаику, когда участки разных фаз перемешаны случайно и линейные размеры пятен каждого типа (фазы) имеют геометрическое распределение. Позднее тот же автор отметил [175], что это определение слишком узкое, и не следует принимать во внимание размеры пятен. Теперь мозаика считается случайной, если за пятном типа А вероятность появления пятна любого другого типа одинакова.

При анализе пространственного размещения определенного вида или элементов мозаики мы ищем закон, согласно которому осуществляется то или иное размещение. Это далеко не простая задача, так как целый ряд факторов искажает действие закона, иногда изменяя его до неузнаваемости. Одним из таких факторов является флористическая и ценогическая неполночленность любых площадок в пределах сообщества. Эти понятия введены Т.А. Работновым [55]. Как и Л.Г. Раменский [56], он рассматривает их по отношению к фитоценозу в целом, но их можно распространить и на более мелкие площадки. Смысл их здесь состоит в том, что на любой площадке растет далеко не все из того, что может на ней расти. Следовательно, отсутствие вида на площадке еще не говорит, что условия для него неблагоприятны.

Это положение было использовано нами для выделения в пределах сообщества зон высокого и низкого обилия вида [10]. Для выделения этих зон можно использовать любой показатель обилия вида: встречаемость, покрытие, вес и т.п. Вся площадь сообщества делится на взаимоисключающие зоны, в пределах которых покрытие вида существенно отличается от среднего, а характер размещения вида по площади характеризуется размерами этих зон и различиями в среднем обилии между ними. В какой-то мере аналогично поступали Smith и Cottam [190], рассматривая размещение видов по участкам трансекты. Если на каком-либо участке встречаемость вида была менее 20%, то считалось, что вид на этом участке отсутствует. Затем определялось отношение встречаемости в пятнах и промежутках.

Межвидовые сопряженности

В настоящее время сопряженности между видами интересуют геоботаников не сами по себе. Уже достаточно хорошо известен общий характер сопряженностей между видами в пределах фитоценоза и более крупных территориальных систем. Вряд ли исследование новых объектов может дать в этом плане нечто принципиально новое. Детали общей картины могут быть интересны лишь постольку поскольку им может быть дана четкая и недвусмысленная интерпретация.

Прежде всего, встает вопрос о том, чем вызываются сопряженности между видами в пределах сообщества или выборки с относительно небольшим фитоценоотическим диапазоном¹, какую роль здесь играют различия в условиях среды и активные взаимовлияния видов. Конечно, ответ на этот вопрос не может быть однозначным. Преобладание то одной, то другой причины может меняться в зависимости от конкретных обстоятельств.

Хотя этот вопрос рассматривается в большом числе работ, конкретных данных о причинах, вызывающих сопряженность, в литературе мало. Среди известных методов, видимо, метод парциальных сопряженностей являет-

1) Б.М. Миркин [44, 45] стал широко употреблять термин эколого-фитоценоотический диапазон, но гораздо правильнее говорить о каждом диапазоне по отдельности.

ся наиболее удачным для этих целей. Суть этого метода заключается в том, что вначале вычисляют обычные коэффициенты сопряженностей, для чего используются все имеющиеся площадки, а затем площадки делятся на две группы по присутствию – отсутствию вида, влияние которого предполагается изучить, и коэффициенты сопряженностей вычисляются для обеих групп площадок. Если окажется, что полные и парциальные сопряженности отличаются друг от друга, то этим подтверждается влияние данного вида на сопряженности других видов. Этим методом нужно пользоваться с большой осторожностью. Когда производится деление площадок на содержащие какой-то вид и не содержащие его, то нужно как-то убедиться, что обе группы площадок не отличаются сколько-нибудь сильно по условиям среды. Иначе мы не сможем отчленить влияние вида от влияния различий в среде. Такую работу имеет смысл проводить лишь в пределах одного или группы близких фитоценозов.

В своей работе мы контролировали это сравнением парциальных сопряженностей с полными. Если парциальные сопряженности оказываются чаще выше по абсолютной величине соответствующих полных, то это служит какой-то гарантией, что, убрав доминирующий вид, мы не сузили экологическую амплитуду выборки, так как в более однородных условиях среды межвидовые сопряженности должны быть ниже по абсолютной величине [9].

Анализ парциальных сопряженностей в сосняке сухотравнолишайниковом показал [6], что сосна и *Cladonia sylvatica* оказывают существенное влияние на распределение остальных видов по площади сообщества. Но в луговых сообществах картина оказалась иной [9, 11]. Парциальные сопряженности в большинстве случаев не отличаются от полных, что говорит о том, что преобладающие в сообществе виды не оказывают заметного влияния на распределение других видов. Их эдифицирующая роль исключительно мала.

Несколько иной смысл имеют парциальные сопряженности в том случае, когда экологическая амплитуда изучаемой совокупности достаточно широка. А.В. Денисова, Б.М. Миркин и Ф.М. Ханов [21] изучали полные и парциальные сопряженности сорняков в посевах пшеницы и кукурузы. Они пришли к выводу, что различия в сопряженностях сорных видов под пшеницей и кукурузой объясняют-

ся различиями в отношении этих видов к действию пропашных орудий. В этом случае очень сложно разделить влияние самого культурного растения от влияния агротехники.

Пожалуй, имеющиеся данные еще не дают оснований более или менее точно оценить роль взаимовлияний видов и различий в среде в формировании межвидовых сопряженностей, но все же нельзя считать, что межвидовые отношения являются единственной причиной сопряженностей. А именно из этих представлений исходят некоторые геоботаники в своих построениях [19, 26].

Как показали исследования, проведенные в течение последних 10 лет, коэффициенты межвидовых сопряженностей сильно меняются в зависимости от целого ряда факторов: размера площадок, экологической амплитуды совокупности и т.п. Исследование этих изменений также может кое-что дать для выяснения причин, вызывающих сопряженности.

В ряде работ рассматривается изменение сопряженностей, связанное с увеличением размеров площадок [48, 90], или же оценивается влияние на коэффициент сопряженности сдвига границы между классами [47]. В таблице 2×2 , на основании которой вычисляется большинство коэффициентов сопряженности, не обязательно учитывать лишь присутствие и отсутствие видов. Можно выделить, например, такие два класса: покрытие до 10%, покрытие 10% и выше. Меняя границу между классами, получаем разное распределение частот в клетках и соответственно разные коэффициенты сопряженности. Но при сдвиге границы в сторону более высокого обилия резко возрастает влияние пространственного исключения, что необходимо учитывать.

За последние годы не произошло заметного увеличения арсенала индексов сопряженностей. Наиболее часто используются по-прежнему коэффициенты Коула и коэффициент корреляции в форме для таблицы 2×2 . Сравнение их достоинств и недостатков отчасти уже сделано [8], но большая часть работы по созданию теории, согласно которой можно было бы выбрать коэффициент, наиболее пригодный для конкретной задачи, еще впереди. Разные задачи и особенности материала требуют разных коэффициентов.

Hurlbert [129], анализируя свойства индекса сопряженности Коула, пришел к выводу, что этот индекс нуждается в поправках, аналогичных хорошо известным поправкам на непрерывность. Дело в том, что частоты в клетках таблицы 2×2 могут быть лишь целыми числами, а их математические ожидания в большинстве случаев являются дробными. При больших значениях частот это обстоятельство не имеет серьезного значения, но при малых это может определить заметную долю χ^2 . Предположим, что частота какой-то клетки таблицы равна 1, а ее математическое ожидание равно 1,4. При данном математическом ожидании это наименьшая из всех возможных разниц, но она дает какое-то значение χ^2 .

Hurlbert записывает все формулы Коула в таком виде

$$C_7 = \frac{ad-bc}{|ad-bc|} \sqrt{\frac{\text{obs } \chi^2}{\max \chi^2}},$$

где выражение, стоящее перед корнем, служит лишь для определения знака сопряженности, $\text{obs } \chi^2$ - наблюдаемое значение χ^2 , а $\max \chi^2$ - максимально возможное значение χ^2 при данных краевых суммах.

Максимальное значение χ^2 равно

$$1) \text{ при } ab \geq bc \quad \frac{(a+b)(b+d)n}{(a+c)(c+d)}$$

$$2) \text{ при } ad < bc \quad \text{и} \quad a \leq d \quad \frac{(a+b)(a+c)n}{(b+d)(c+d)}$$

$$3) \text{ при } ad < bc \quad \text{и} \quad a > d \quad \frac{(b+d)(c+d)n}{(a+b)(a+c)}$$

Используя те же обозначения, свой коэффициент bert записывает в следующем виде:

$$C_8 = \frac{ad-bc}{|ad-bc|} \sqrt{\frac{\text{obs } \chi^2 - \min \chi^2}{\max \chi^2 - \min \chi^2}}.$$

Минимальное значение χ^2 равно

$$\min \chi^2 = \frac{n^3 [\hat{a} - g(\hat{a})]^2}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)},$$

где \hat{a} — математическое ожидание числа совместных встреч видов, а $g(\hat{a})$ — это же ожидание, но округленное до ближайшего целого числа, которое меньше \hat{a} при $ad < bc$ и больше \hat{a} при $ad > bc$.

При статистически значимых сопряженностях разница между C_7 и C_8 очень мала, и при исследовании одной пары видов не важно, каким коэффициентом пользоваться. Но C_7 дает заметно смещенную оценку незначимых сопряженностей.

Е. Pielou [170, 176] обратила внимание на одно очень важное обстоятельство, ранее не принимавшееся во внимание, — при расчете математических ожиданий для клеток таблицы сопряженности краевые суммы считаются фиксированными. Но если нас интересует сопряженность не на отдельных площадках, а в генеральной совокупности, то и краевые суммы являются случайными переменными, имеющими выборочную ошибку. И если при фиксированных краевых суммах вероятность получить заданное значение в клетке a равно

$$p(a) = \frac{(a+b)!(a+c)!(b+d)!(c+d)!}{a! b! c! d! N!},$$

то с учетом того, что встречаемости обоих видов найдены с ошибкой,

$$p(a) = \frac{(a+b)!(a+c)!(b+d)!(c+d)!}{a! b! c! d! N!} C_N^{(a+b)} P_A^{(a+b)} (1 - P_A)^{(c+d)} C_N^{(a+c)} P_B^{(a+c)} (1 - P_B)^{(b+d)},$$

где P_A, P_B оценки встречаемости видов.

Е. Pielou приходит к выводу, что при обычном методе вычислений величина χ^2 занижается. Для отдельных пар видов это сказывается мало, но при выделении групп совместно встречающихся видов ошибки отдельных пар суммируются.

Такого рода работы, на первый взгляд могут показаться мало интересными, так как уточнения, вносимые ими в методы вычислений, в большинстве случаев невелики. Но это расширяет наши представления о применяемых методах, что дает возможность более обоснованно выбирать тот или иной частный случай.

Виды, положительно сопряженные друг с другом, объединяют в группы, которые нередко называют корреляционными плеядами видов и которые соответствуют в какой-то мере экологическим группам видов. До настоящего времени нет удовлетворительной методики выделения этих групп. Дело усложняется тем, что экологическая дифференциация видов очень нечеткая, из-за чего почти невозможно выделить такие плеяды видов, внутри которых не было бы отрицательных сопряженностей и которые не были бы связаны друг с другом положительными сопряженностями. На методике выделения корреляционных плеяд мы остановимся позднее, а сейчас следует сказать, что возможен и другой путь выделения групп по корреляционной матрице. Было предложено [143] выделять группы видов, коррелирующих друг с другом, безразлично отрицательно или положительно. Эти группы должны быть независимы друг от друга, т.е. должна отсутствовать значимая корреляция между видами, относящимися к разным группам. Предполагается, что число таких групп соответствует числу факторов, оказывающих заметное влияние на данную растительность. Виды одной группы объединяются связью с каким-либо фактором среды, независимо от знака связи. Но вряд ли этим путем можно достичь многого в отношении получения четких групп видов. Во многих случаях на распределение вида оказывает воздействие не один фактор среды, да и сами факторы среды далеко не всегда независимы между собой. Все это препятствует образованию четких групп видов.

В последние годы появился ряд работ, в которых связи между видами и между ними и факторами среды анализируются с помощью математического аппарата теории информации [53, 54, 112, 134]. Наиболее подробно и популярно эти методы описаны в работе Ю.Г. Пузаченко и А.М. Мошкина [54]. Читателей, интересующихся детальным рассмотрением анализа корреляций методами теории информации отсылаем к книге С. Кульбака [36].

Информационные показатели связи отличаются от обычных статистических тем, что они строятся на основе другой меры варьирования. Все статистические методы базируются на дисперсии, а информационные – на энтропии, вычисляемой по формуле

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \log P_i,$$

где P_i – вероятность i -го класса признака, а n – число классов. Статистические оценки связи основываются на изменениях дисперсии признака X при учете других признаков, устранении их влияния и т.п. Аналогично строятся и информационные статистики связи, но на основе изменения энтропии.

Положим, что энтропия вида A равна $H(A)$, а энтропия вида B – $H(B)$. Тогда, если эти виды независимы друг от друга,

$$H(A, B) = H(A) + H(B),$$

где $H(A, B)$ – энтропия совместного распределения видов A и B . Если между A и B существует какая-либо зависимость, то

$$H(A, B) = H(A) + H(B) - T(A, B).$$

где $T(A, B)$ и является мерой тесноты связи.

У информационных методов анализа зависимостей существуют свои приверженцы, которые считают, что эти методы превосходят по всем показателям традиционные статистические методы. Для качественных признаков эти методы, действительно, могут быть очень полезны, но для количественных признаков или для таких, порядок классов которых строго определен, аппарат теории информации далеко не самый лучший. На величину энтропии не влияет последовательность классов. Классы можно менять местами, энтропия останется той же самой. Предположим, мы разбили амплитуду значений признака X на определенное число классов и нашли среднее значение Y , соответствующее каждому классу X . Если эти значения Y образуют закономерно возрастающий или убывающий ряд,

то, очевидно, это служит хорошим доказательством связи между X и Y . Но если поменять местами классы X , последовательность средних значений Y теперь будет колебаться без всякого порядка. Часто это служит достаточным доказательством отсутствия связи, так как, исходя из априорных знаний о ней, хотя бы и очень приблизительных, невозможно ожидать, что линия регрессии Y по X будет иметь несколько максимумов и минимумов. Невероятно, чтобы такой кривой выражалась, например, зависимость проективного покрытия от освещенности, влажности почвы и т.п. Однако информационные меры связи в обоих случаях будут одинаковы, также как и корреляционное отклонение. Отреагирует на это правильным образом коэффициент корреляции. Следовательно, отсутствие у информационных мер ограничений на линейность, метрику, упорядоченность и характер распределения далеко не во всех случаях является достоинством.

Методика выделения экологических групп видов на основе межвидовых сопряженностей часто не выдерживает серьезной критики, так как включает в себя много субъективных моментов. Наиболее широко известные методики Хопкинса и Фейджера мы здесь рассматривать не будем, т.к. они изложены в нашей монографии [8].

Уфимские геоботаники [45, 49, 50] предлагают свою методику того, что они называют организацией корреляционной матрицы. Первый этап работы состоит в том, что определяются наиболее четко различающиеся по экологии виды, а вокруг них в порядке убывания связей группируются все прочие. Это, по существу, метод построения диаграмм Чекановского со всеми вытекающими отсюда последствиями, т.е. одномерным расположением видов и групп, необходимостью несколько раз менять порядок видов и в связи с этим переписывать таблицу. Вполне понятно, что при таком подходе нельзя рассчитывать на выделение более чем 2-3 групп видов. Если групп больше, то трудно рассчитывать на их расположение в один ряд, вдоль какого-то градиента одного фактора среды. Анализ опубликованных матриц и схем межвидовых сопряженностей позволяет считать, что довольно часто все выделяющиеся группы видов имеют примерно одинаковую степень различий между собой. Такие группы в диаграмме Чекановского будут накладываться друг на друга.

Но, так или иначе группы выделены и остается лишь решить, к какой из групп относятся сомнительные виды и проверить правильность отнесения к той или иной группе остальных видов. Для этого уфимские геоботаники используют критерий t Стьюдента.

$$t = \frac{\bar{C}_1 - \bar{C}_2}{\sqrt{S_1^2 + S_2^2}},$$

где \bar{C}_1, \bar{C}_2 - средние сопряженности вида с плеядами 1 и 2 соответственно, а S_1, S_2 - ошибки этих средних. Таким путем определяют виды, принадлежность которых к определенной экологической группе не вызывает сомнения, и виды, занимающие промежуточное положение, у которых средние сопряженности с видами двух или более экологических групп не отличаются существенно. Они также вычисляют индекс верности вида группе, который представляет собой разность средней сопряженности вида с группой и со всеми видами, включенными в матрицу.

Использование критерия t в данном случае вызывает некоторые сомнения. Выделяемые корреляционные плеяды не являются выборками из больших совокупностей видов. В корреляционную матрицу обычно входит большая часть видов изучаемых сообществ, хотя редкие виды и приходится опускать. В связи с этим вычисление ошибок и установление достоверности различий лишается прочной основы.

А.А. Уранов [65] предлагает исследовать межвидовые сопряженности с помощью дифференциальных уравнений.

$$dy = m \frac{xy}{pq} dx + n \frac{y}{p} dx,$$

где dy - приращение концентрации (обилия) подчиненного вида, dx - приращение действующего вида, $1/p$ и $1/q$ - размеры минимального фитогенного поля для подчиненного и действующего видов, а n - коэффициент пропорциональности. Это достаточно универсальный метод, позволяющий анализировать все случаи сопряженности. Но его цель иная - вскрыть форму связи, а не установить ее тесноту.

Видовое разнообразие

Виды в сообществе имеют неодинаковое обилие, одни представлены большим числом экземпляров, другие – меньшим, третьи встречаются изредка. Геоботаников давно интересовал вопрос, имеется ли закономерность в соотношении обилий разных видов, каков ее экологический смысл, и как она связана с существенными характеристиками сообщества.

Впервые количественное выражение этой закономерности дал Раункиер [178], сформулировавший свой известный закон распределения частот видов. Раункиер установил, что в сообществе больше всего видов с низкой встречаемостью (до 20%), гораздо меньше видов со средней встречаемостью, а видов в верхнем классе встречаемости (81–100%) снова несколько больше, чем в предыдущем классе. Закон частот Раункиера неоднократно проверялся в сообществах разного типа, и часто обнаруживалось довольно хорошее соответствие. Но затем было показано [77] что U-образная кривая Раункиера дает искаженное представление о соотношении видов по обилию, и в верхний класс встречаемости попадают виды, очень сильно отличающиеся по обилию, в связи с чем в этом классе и наблюдается второй максимум числа видов. Кроме того, оказалось, что эта кривая не является специфической кривой гомогенного растительного сообщества или растительной ассоциации. Такую же кривую можно получить, рассматривая распределение видов по ряду крупных площадей, природных районов и т.п. После этого интерес к кривой частот Раункиера резко упал.

Позднее было предложено [204] характеризовать распределение видов по обилию с помощью логарифмического распределения. Согласно этому распределению в сообществе больше всего должно быть видов, представленных одной особью, меньше – двумя и т.д. Соотношение между числом видов с разным числом особей определяется индексом разнообразия a . Чем выше значение этого индекса, тем быстрее убывает число видов, представленных большим числом особей.

Несколько позднее Preston [177] показал, что распределение числа видов по классам обилия может быть выражено логарифмо-нормальным распределением. Приме-

нимость этого распределения к растительным сообществам была показана в ряде работ [86, 101, 202, 203].

В последние годы для характеристики распределения видов по обилию все чаще используется так называемое количество информации, или энтропия, или проще H -функция, чтобы не предписывать этой величине заранее какой-то смысловой оттенок. Она определяется по формуле

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \log p_i .$$

В качестве p_i можно взять долю вида в суммарной биомассе сообщества, долю от общего числа особей, общего покрытия и т.д. H -функция имеет максимум в том случае, когда все виды имеют равное участие в сложении сообщества, т.е. все равны между собой. Эта формула используется для вычисления разнородности сообщества по выборочным данным, но она дает смещенную оценку разнородности в генеральной совокупности. В связи с этим предлагается ввести поправку в вычисленное значение H -функции, отнимая от нее

$$\frac{S-1}{2N} ,$$

где S - число видов в генеральной совокупности, а N - сумма их обилий [173, 174].

Интересную меру видового разнообразия предложил McIntosh [152]. Его показатель определяется по формуле

$$\sqrt{\frac{S}{\sum_{i=1}^S X_i^2}} ,$$

где X_i - обилие i -го вида, а S - общее число видов. Эта величина представляет собой расстояние в многомерном пространстве от начала координат до данного сообщества. Она близка по своим свойствам к H -функции, но максимальное значение ее достигается в том случае, когда сообщество состоит целиком из одного вида. Индекс Мак-Интоша имеет то преимущество, что представляя собой расстояние в многомерном пространстве, он легко может быть

связан с такими показателями, как сходство сообществ степень их конденсированности, дискретности и т. п.

Существуют и другие формулы для оценки видового разнообразия сообществ, но они гораздо менее употребительны, и их мы здесь рассматривать не будем, так как недавно опубликован хороший обзор [91].

Довольно распространенной является точка зрения о том, что видовой разнообразие служит характеристикой организованности и устойчивости сообщества. Эти представления сложились у зоологов [147, 148, 155, 163] и отражают особенности тех объектов, с которыми они работают. Зооценозы, как правило, состоят из видов, относящихся к нескольким трофическим уровням. Повышение разнородности на низшем трофическом уровне выражается в том, что источники пищи для более высокого трофического уровня становятся более разнообразны, и так как доля каждого сравнительно невелика, выпадение одного вида не сказывается заметно на верхнем трофическом уровне. Напротив, при малом видовом разнообразии нижнего трофического уровня выпадение одного доминирующего вида может сказаться катастрофически на всей системе. Это положение нашло и экспериментальное подтверждение [123]. Но в то же время было показано, что увеличение видового разнообразия данного трофического уровня не повышает его стабильности.

Растительные сообщества представляют собой системы, состоящие из видов одного трофического уровня — уровня автотрофных высших растений. Увеличение разнообразия на этом уровне и не может привести к увеличению его стабильности. Да и какое разумное объяснение можно было бы ему дать? Нужно ведь учитывать еще и то обстоятельство, что с увеличением H -функции стабильность будет возрастать только в том случае, когда все виды одинаково устойчивы. А мы знаем, что это не так.

H -функцию рассматривают также как показатель организованности сообществ. Более высокое разнообразие приводит к появлению более длинных пищевых цепей, к увеличению случаев паразитизма, симбиоза, в увеличении среднего расстояния между местами получения энергии и ее потери [155]. Все это приложимо по отношению к системам, состоящим из видов разных трофических уров-

ней, и обладающих значительной пищевой специализацией в пределах трофических уровней. А растительные сообщества не являются такими системами. Некоторые геоботаники некритически восприняли эти положения из общей экологии, приписывая H -функции те качества, которыми она не обладает по отношению к растительным сообществам. Видимо, сказалось тут и современная терминология, достаточно привлекательная сама по себе.

Из этого не следует, что видовое разнообразие не представляет никакого интереса для геоботаников. Оно служит хорошей мерой полидоминантности сообщества, что дает вполне достаточное основание для детального его изучения.

В отношении связи видового разнообразия сообществ с благоприятностью условий местообитания, продуктивностью, стабильностью и т. п. у геоботаников нет единогласия. Так, например, на основании изучения лесов Флориды было найдено, что в средних условиях влажности видовое разнообразие выше; выше оно и в климаксовых сообществах [158]. Но в лесах северной части США климаксовые леса не отличаются самой высокой продуктивностью и разнородностью, а после рубки лесов в средних условиях увлажнения разнородность сообществ даже повышается [114]. Одни считают, что разнородность увеличивает стабильность растительных сообществ, но снижает их продуктивность [154]. При этом стабильность определяется как отношение между биомассой и продуктивностью, т. е. годовым приростом биомассы. Другие оспаривают эту точку зрения [189]. Изучение влияния стравливания на ряд луговых сообществ показало, что при отсутствии выпаса в одних случаях видовое разнообразие постепенно уменьшается со временем, а в других вариантах заметных изменений не происходит [128].

Из советских геоботаников С. А. Дыренков [22] пришел к выводу, что структурная сложность ельников, измеренная H -функцией возрастает в результате энтодинамических смен, но в основном не за счет увеличения флористического богатства, а в результате изменения соотношений обилия видов. Н. С. Казанская [31] показала, что видовое разнообразие сообществ достигает максимума на средних стадиях вытаптывания растительности людьми.

R. Whittaker [202, 203] опубликовал две обобщающие работы по данному вопросу. Проанализировав обширные

материалы, он приходит к выводу, что видовое разнообразие увеличивается от холодного климата к теплому, от морского к континентальному. Максимальное разнообразие наблюдается в большинстве случаев в мезофитных условиях. Нет значимой связи между разнообразием и продуктивностью. Видовое разнообразие увеличивается в ходе сукцессии, но его максимум не в климаксовых сообществах.

Наши материалы [16] о видовом разнообразии пойменных лесов разного возраста также показали, что на ранних стадиях первичных сукцессий сообщества характеризуются высокой величиной видового разнообразия. При заселении обнаженного субстрата вначале на нем поселяется большое число видов, причем ни один из них не имеет очень высокого обилия. Затем в ходе сукцессии за счет экологического и фитоценотического отбора одни виды исчезают, а другие становятся более обильными. Все это приводит к уменьшению разнообразия сообществ. На конечных стадиях сукцессии разнообразие может снова повыситься за счет постепенного внедрения видов в более стабильное сообщество. Но здесь не разнообразие увеличивает стабильность, а наоборот, стабильность — разнообразие. А. М. Гиляров [18] период снижения разнообразия в ходе сукцессии называет периодом реконструкции сообщества. Это связано не со снижением уровня организации, а с деминированием наиболее конкурентоспособных видов.

McArthur [147] рассматривал относительное обилие видов, исходя из трех различных гипотез: 1) экологические ниши видов в сообществе не перекрываются, но между ними нет и свободных промежутков; 2) между экологическими нишами есть свободные промежутки; 3) экологические ниши разных видов частично перекрываются. Если осуществляется первая гипотеза, то обилие r -го вида, считая 1-й самым редким, находится по формуле

$$\frac{m}{n} \sum_{i=1}^r \frac{1}{n-i+1},$$

где m — общее число особей, а n — число видов. Он, в частности, нашел, что распределение видов птиц по обилию хорошо совпадает с этой моделью. Но все случаи та-

кого совпадения относятся к сообществам с простой трофической структурой, которые построены по принципу наименьшей межвидовой конкуренции [17]. Этот подход не применялся по отношению к наземным растительным сообществам. На примере фитопланктонных сообществ Белого моря было показано, что в ряде случаев выполняется первая гипотеза Мак-Артура, но обычно имеется перекрывание экологических ниш и конкуренция за пищу [66].

В последнее время величину видового разнообразия (*species diversity*) стали подразделять на две компоненты, одна из которых определяется числом видов в сообществе (*species richness*), а другая — распределением относительных обилий между видами (*equitability*, или *evenness*). Однако обе эти компоненты тесно связаны между собой, так что можно пренебречь относительным обилием и учитывать лишь число видов [187, 195]. Универсальность этого вывода нуждается все же в дальнейшей проверке.

Пространственная однородность и площадь выявления

Проблема оценки пространственной однородности фитоценозов является одной из центральных в количественной геоботанике, так как эта оценка дает основание для многих других построений. Рассматривая эту проблему в общем плане, Dagnelie [102] указывает такие признаки гомогенного сообщества: 1) вероятность найти особь каждого вида постоянна по всей площади сообщества; 2) распределение всех видов соответствует распределению Пуассона; 3) все виды распределены независимо друг от друга; 4) сходство площадок не зависит от расстояния между ними на местности. Эти условия сформулированы довольно жестко, и практически невозможно найти растительность, которая бы им удовлетворяла.

При оценке пространственной гомогенности следует учитывать, что определенное варьирование растительности неизбежно, вследствие того, что каждый вид не может встречаться в каждой точке сообщества. Поэтому имеет смысл сопоставлять лишь достаточно большие площадки, в известной мере представляющие данное растительное сообщество.

Godron [111] предложил для оценки гомогенности растительных сообществ использовать математический аппарат теории информации. Если имеется k равновероятных состояний, то нахождение системы в одном из этих состояний дает информацию $\log_2 K$ бит. Если какой-либо вид встречается на A площадках из общего их числа S , то возможное число различных комбинаций занятых видом площадок равно

$$C_S^A = \frac{s!}{A!(A-S)!},$$

и информация, даваемая этим видом равна

$$I_A = \log_2 C_S^A.$$

Общая информация для всех видов представляет собой сумму

$$I_R = I_A + I_B + \dots + I_J.$$

Чем больше эта сумма, тем более гетерогенно данное сообщество. I_A максимальна, когда вид встречается на половине площадок, и соответственно, максимально гетерогенным является то сообщество, в котором все виды имеют встречаемость, равную 50%. При такой оценке гетерогенности она будет расти с увеличением числа площадок. Этого можно избежать, если ввести какую-то нормировку и вычислять среднюю гетерогенность на одну площадку. Но при таком подходе к оценке гетерогенности, по-видимому, значительная доля общего количества информации оказывается лишней. Предположим, вид A встречается на 10 площадках из 50, и возможное число комбинаций примерно равно 10^{10} (10 миллиардов). Это дает $I_A = 33,22$ бит. А если вид встречается на 100 площадках из 500, то $I_A = 279,79$ бит. Но далеко не все из этого громадного числа комбинаций имеют различный экологический смысл. Видимо, в большинстве случаев достаточно учитывать гораздо меньшее число возможных состояний. Остальная информация является избыточной.

Несколько иначе подошел к этому вопросу Iuchácz-Nagy [136]. Он предлагает находить размеры площад-

ки, дающие максимальную энтропию и для оценки гомогенности определять сходство именно таких площадок.

Естественно, что растительность никогда не бывает абсолютно гомогенной, и можно говорить лишь об относительном гомогенитете, который складывается в результате отбрасывания всех несущественных различий. Так, например, неравномерность распределения отдельных видов можно рассматривать как несущественную для гомогенности растительности и говорить о гетерогенности лишь в том случае, когда в пространстве чередуются различные комбинации видов [179].

В 1969 г. одновременно П. Д. Ярошенко [71] и Ritter [180] ввели понятие о максимальном ареале (*aire maximale*) Для определения его размеров Риттер предлагает строить график, показывающий как растет число видов с увеличением площади. Он предполагает, что в начале число видов будет расти быстро, а затем, когда площадь достигнет размеров минимум-ареала, прекратится. Новое увеличение числа видов начнется тогда, когда площадь достигнет максимального ареала, т. е. размеров фитоценоза. Ярошенко предлагает исследовать подобным образом изменение числа константных видов и соответственно рассматривать серию площадок возрастающего размера. Оба автора, к сожалению, не приводят графиков, построенных по фактическим данным. Отношение

$$D_{\bar{c}} = \frac{ag_{max}}{ag_{min}}$$
 Ярошенко предлагает считать показателем дискретности ассоциации, а обратное отношение может служить показателем степени континуума данной ассоциации в ее пространственных отношениях к окружающей растительности. Но все же эти отношения говорят не о дискретности и континууме, а просто об относительных размерах ценоза. Ведь минимум ареал вполне естественно считать единицей площади фитоценозов. Показателем же дискретности и континуума может служить наклон разных участков кривой число видов - площадь.

Этот подход к гомогенности растительности вряд ли окажется очень перспективным. В большом числе работ было показано, что число видов растет пропорционально логарифму площади, и на графике в логарифмическом масштабе эта зависимость выражается прямой линией. Никаких естественных переломов на этой линии нет [8, 20].

И если за несколько десятилетий не смогли найти метода, позволяющего точно определять размеры минимального ареала, то задача не станет легче от введения понятия максимального ареала.

Теоретическая кривая роста числа видов с увеличением площади может быть построена на основе встречаемости видов [113], исходя из того, что вероятность встретить вид в первый раз на S -ой площадке равна

$$\frac{C_{N-S}^{F-1}}{C_N^F},$$

где N - общее число площадок, а F - число площадок, на которых данный вид присутствует. C_N^F - число сочетаний из N элементов по F .

Не только число видов растет непрерывно с увеличением площади, но непрерывно появляются все новые комбинации обилий видов, в связи с чем с увеличением расстояния между площадками сходство между ними непрерывно падает [12]. Эта закономерность имеет место и для серии пробных площадей, расположенных в пределах большого географического района [105].

Интересный подход к проблеме гомогенности развил Т.Э. Фрей [69]. Кроме видового разнообразия какой-либо площадки, вычисляемого по формуле

$$E_M = \frac{-\sum p_i \log p_i}{\log M},$$

где M - число признаков, а p_i - доли видов в сложении сообщества по встречаемости, он предлагает находить величину

$$E_N = \frac{-\sum p_i \log p_i}{\log N},$$

которая отражает сходство в распределении видов по описаниям, т. е. H -функцию, определенную по варьированию числа видов на площадках. А затем на основе этих данных предлагается оценивать гомогенность выборки по формуле

$$S = \frac{1 - E_M}{1 - E_N}.$$

Проблема собственно площади выявления привлекает сравнительно редко внимание геоботаников, хотя многие отдают должное ее важности. Обращается внимание и на то, что объективная методика определения таких площадей может привести к тому, что потребуются площадки, размеры которых превышают размеры участков, однородных по условиям среды [211], Для установления оптимального размера площадок эти авторы также использовали принцип максимума H -функции.

Обычно не составляет большого труда доказать, что фитоценоз не однороден пространственно. В связи с этим любую методику следует строить, исходя из этого факта. Из пространственной неоднородности фитоценозов следует, что обилие любого вида не остается постоянным на всей его площади. В связи с этим следует различать локальное обилие, т. е. обилие в данном месте фитоценоза, и среднее обилие вида. Локальное обилие нельзя определить на сколь угодно малой площади. Обилие растения в данном месте — явление в значительной мере случайное, как писал Л. Г. Раменский [56]. Такое обилие не отражает в достаточной степени ни условий среды, ни конкурентных отношений между видами.

Формально обилие вида, определенное на мелкой площадке, не имеет случайной ошибки для этой площади, так как объем выборки равен объему генеральной совокупности. Но в качестве генеральной совокупности можно рассматривать все множество состояний растительности, которое может существовать на этой площадке, исходя из условий местообитания. Наблюдать все возможные состояния, а тем более оценить распределение их частот, мы не можем. Конечно, во времени такие состояния сменяют друг друга, но времени, за которое изменятся условия местообитания, по-видимому, в большинстве случаев недостаточно для оценки распределения вероятностей этих состояний. Остается только получить выборку в одно время, но в разных местах с идентичными условиями среды. Для этого выборка должна охватывать как можно меньшую площадь, следовательно, площадки должны располагаться вплотную.

Закладывая площадки таким способом и постепенно увеличивая их число, мы можем получить оценку обилия вида с любой желаемой точностью. Площадь, на которой это условие выполняется, назовем площадью выявления локаль-

ного обилия. Заданный уровень точности нужен не для того, чтобы была возможность экстраполировать среднюю на бесконечно большую по площади совокупность. Определенное число повторностей нужно для того, чтобы сгнелировать информационный шум, получить среднюю, достаточно точно отражающую условия местообитания.

Максимальное значение площади выявления локально-го обилия среди всех видов данного сообщества определит размер участка, на котором достаточно точно может быть определено обилие всех видов. Такую пространственную единицу растительного покрова предложено называть ценоквантом [15]. Это наименьший участок, для которого можно определить количественное участие видов. Ценоквант — это наименьшая пространственная единица, которую можно классифицировать. Но это не площадь выявления в обычном понимании, так как по ценокванту нельзя судить о всем контуре, о всем фитоценозе. Разные ценокванты в пределах одного фитоценоза могут отличаться весьма существенно.

За последние несколько лет П. Д. Ярошенко и его ученики [42, 43, 60, 61, 71, 72] опубликовали ряд работ, в которых количественному анализу подвергается мозаичность растительных сообществ. П. Д. Ярошенко предложил формулу для оценки степени контурности мозаичности растительных сообществ.

$$K = \frac{\sum \left(\frac{R}{N} - \bar{x} \right)^2 + (\sum N_1 - \bar{x}_1)^2}{n - 1}$$

где R — расстояние в многомерном пространстве между какими-либо двумя микрогруппировками, N — число видов, а \bar{x} — среднее значение из всех R/N . N_1 — число видов в какой-либо микрогруппировке, а \bar{x}_1 — среднее число видов по микрогруппировкам. Этот показатель является примером довольно искусственного биометрического построения. Не ясно, почему в числителе этой формулы должна стоять сумма двух выражений, а если сумма, то почему без каких-нибудь коэффициентов пропорциональности. Если все микроассоциации примерно одинаково отличаются друг от друга, то соответственно R/N будут варьировать очень слабо, и первое слагаемое в числителе будет очень мало, независимо от вели-

чины \bar{X} , т. е. от средних различий между микрогруппировками. Авторы делают вывод, сравнивая мозаичность в ряде сообществ, что некоторые скрытомозаичные сообщества могут иметь более значительную контурность мозаичности, чем явно мозаичные сообщества. Но что же в таком случае контурность мозаичности? Понятие контурности осталось недостаточно четким, и поэтому трудно судить, насколько хорошо ее измеряет данная формула.

Выявление микрогруппировок — сложная и важная задача при изучении структуры растительного покрова. Но из анализа всего цикла работ, опубликованных по этому вопросу П. Д. Ярошенко и его учениками, складывается впечатление, что в качестве микрогруппировок они выделяют слишком мелкие отдельные участки. На площадке в 1 м^2 они как правило находят несколько микрогруппировок. А обширная литература по определению размеров элементов мозаики методом Грейт-Смита показывает, что мозаичность такого размера часто соответствует размерам особей растений. Это, по существу, и подтверждает Р. Е. Сушина [61], отмечая, что на суходольных лугах мозаичность создается в основном за счет вегетативного разрастания растений.

Не удивительно, что выделенные таким способом микрогруппировки и образуемые ими микроассоциации оказываются искусственными, не отличающимися друг от друга ничем кроме доминирующих видов, на основании которых они и были выделены. П. Д. Ярошенко и Э. Я. Юрова [72] приводят данные о встречаемости в типчаковой луговой степи ряда микроассоциаций, которые характеризуются наличием или отсутствием определенных видов. Так, например, микроассоциация, в которой встречается лапчатка, но отсутствуют бедренец, клевер и подорожник, занимает 23 площадки из 339. Но если предположить, что эти виды размещаются по площади фитоценоза совершенно независимо, то данная комбинация видов должна встречаться на 18.7 площадок. Как видим, расхождения с ожидаемым невелики. Для остальных микроассоциаций, которые они приводят, расхождения еще меньше. Это показывает, что в данном сообществе нет серьезных оснований для выделения микроассоциаций, и, видимо, будет правильнее утверждать, что данное сообщество достаточно гомогенно.

Количественное изучение динамики растительности

Временной аспект структуры растительности не менее важен, чем пространственный, и если до сих пор мы имеем очень небольшое число работ в этом направлении, то это объясняется прежде всего крайней скудостью количественных наблюдений над динамикой растительности. Наблюдения за 10–15 лет уже большая редкость, а для решения целого ряда задач и они оказываются слишком короткими. Все это, конечно, тормозит выявление количественных закономерностей динамики растительности.

Numata [162] ввел индекс, показывающий положение сообщества в сукцессионной смене

$$DS = [\sum l d / n] \times v ,$$

где l – показатель жизненных форм, отражающий продолжительность жизни ($l = 1$ для терофитов, 10 – для хамефитов, гемикриптофитов и геофитов, 50 – для нанофанерофитов и 100 – для микро- и мезофанерофитов), d – показатель обилия соответствующего вида, n – число видов, а v в соответствии с общим покрытием растительности меняется от 0 до 1.

Этот индекс по сути дела никакого отношения к сукцессиям не имеет. Он только показывает в условном масштабе среднюю продолжительность жизни растений в данном сообществе. Если в ходе сукцессии этот признак меняется, тогда он может быть использован для характеристики сукцессий. Но далеко не для всех сукцессий этот показатель имеет серьезное значение. Вряд ли с его помощью можно определить, например, положение сообщества в ряду заболачивания лугов.

Из советских исследований в этом направлении большой интерес представляют работы В. Д. Лопатина и его сотрудников, в которых рассматривается вопрос о количественном выражении изменчивости растительности [24, 39]. Они прослеживали изменения положения лугового ценоза в системе экологических координат [40] и параллельно сходство ценоза в разные годы. Это дает возможность сравнить морфологические изменения с изменениями в экологическом составе ценоза.

Уфимские геоботаники широко использовали при изучении сукцессий растительности в поймах градиентный анализ. Строя по возрасту и составу древостоя или по содержанию гумуса в верхнем слое почвы временную ось, они рассматривали изменения обилия видов и выделяли их группы, приуроченные к разным стадиям сукцессии [45, 52] .

Появились и экспериментальные исследования количественных закономерностей динамики растительности. Был вырублен сравнительно небольшой участок тропического леса в Австралии, и бульдозером убрали с него все растения и верхний слой почвы. Наблюдения над зарастанием этого участка проводились в течение 7 лет [212] . В середине этого периода наблюдается ясный перелом в ходе сукцессии, что прослежено по видовому разнообразию, измеренному по формуле Шеннона. В первый период меняется флористическое богатство и видовое разнообразие сообщества, а затем начинается его пространственная дифференциация. Наличие перелома в ходе сукцессии отмечено и при изучении возрастных изменений в сосновых посадках на дкзах Куршской косы [51] .

При изучении динамики, по-видимому, перспективно использование автокорреляций, т. е. корреляций между значениями какого-либо признака в разные годы. Этот метод дает возможность установить, в какой мере состояние растительности в данное время определяется ее состоянием в прошлые годы, отделить флюктуационную изменчивость от циклической [13] .

Связь растительности с условиями среды

За последние годы количественные методы стали широко использоваться для изучения взаимосвязей растительности со средой. Причем характерно то, что геоботаники сразу же столкнулись здесь с целым рядом трудностей. Возникла необходимость искать новые методы, пригодные для решения конкретных задач.

Одной из основных задач является определение центра распределения вида или по отношению к какому-либо одному фактору среды или по какому-то комплексному экологическому градиенту. Можно находить просто среднее значение фактора в местообитаниях, где присутствует вид, но это дает не вполне правильные представления о средних

экологических тенденциях вида, так как на этой величине сильно отражается относительная представленность в изучаемой совокупности разных классов значений фактора. Широко представленные классы как бы стягивают к себе значения средних для самых разных видов [34], в связи с чем предлагается находить так называемое среднее взвешенное значение фактора. Для этого пересчитывают число встреч вида в каждом классе фактора среды в расчете на гипотетическую совокупность, где все классы имеют равную встречаемость. Возможен и иной путь: взвешивание каждого значения фактора общим числом вида в соответствующем местообитании [38]. Отношение среднего значения фактора в местообитаниях, где присутствует вид, к общему среднему значению фактора [89] может служить хорошей характеристикой относительного положения вида на градиенте фактора.

В ряде работ были предприняты попытки определить, какова суммарная роль ряда факторов среды в определении варьирования как отдельных видов, так и сообществ в целом. Дисперсионный анализ встречаемости 30 видов мхов и лишайников по отношению к ширине, глубине и экспозиции трещин на известняках показал, что эти факторы определяют до 2/3 варьирования встречаемости видов [219].

В другом случае оценивалось влияние следующих 7 факторов на встречаемость видов: 1) средняя температура воздуха из ряда наблюдений, 2) ее дисперсия, 3) средняя относительная влажность, 4) ее дисперсия, 5) средняя интенсивность света, 6) ее дисперсия, 7) рН. Эти 7 факторов определяют от 7% варьирования встречаемости (*Lophocolea minor*) до 69% (*Porotrichium allegheniense*). Более 50% варьирования связывается этими факторами лишь для 4 видов из 31 [217].

Проведя дисперсионный анализ показателей различий между площадками (расстояний в евклидовом пространстве) мы [4] определяли процент варьирования растительности, определяемый различиями в видах почв. Эта работа была проведена в ряде типов тундр и полигональных болот. Различия в видах почв определяют от 12 до 59% варьирования растительности. На эту величину оказывает влияние степень различий между выделенными видами почв, протяженность почвенных контуров и выраженность элементов микрорельефа.

Конечно, учет факторов среды в этих работах был далеко не полон, и можно предполагать, что в действительности связь видов растений и растительных группировок со средой несколько более тесная. Но все же в любом случае процент случайного, т. е. не связанного с условиями местообитания, варьирования растительности может быть достаточно высок. Связь растительности с почвами и не может быть совершенной [120], так как растительность быстрее, чем почва реагирует на изменения среды. Эта связь усложняется из-за замещаемости экологических факторов.

Yarranton [215] предложил обобщающую модель распределения вида

$$P = B_0 + B_1x_1 + B_{11}x_1^2 + B_{111}x_1^3 + \dots + \\ + B_2x_2 + B_{22}x_2^2 + \dots$$

где P - вероятность наличия вида в данной точке, а x_1, x_2, x_3 - значения факторов среды в этой точке. Но можно рассматривать x_1, x_2, x_3 как встречаемости других видов в этой точке, и тогда модель опишет связи данного вида с остальными. Эта модель интересна тем, что она действительно обобщающая. Все интересные нас зависимости могут быть выражены одним способом. Но использование для этих целей полиномов высоких степеней далеко не всегда оправдано [14, 157]. Во-первых, реальная зависимость между переменными может носить совершенно иной характер, она может выражаться логарифмической, логистической, асимптотической, экспоненциальной и другими функциями. Во-вторых, полиномы дают лишь формальную подгонку коэффициентов уравнения к наблюдаемым данным. Особенно опасно использование полиномов степеней выше третьей. Полученная функция будет проходить вблизи всех наблюдаемых точек, но между ними функция может иметь максимумы и минимумы, что исключает возможность интерполяции, так как такой характер связи не вяжется с нашими представлениями об экологических зависимостях. В то же время из уравнений регрессии не видно самого главного - тесноты связи между переменными.

Аналогичный подход был широко использован сотрудниками института географии Сибири и Дальнего Востока при изучении взаимосвязей между компонентами ландшафта на Харанорском степном стационаре [63]. В связи с

этой работой возникает еще один вопрос. Состояние растительности на каждой пробной площади было охарактеризовано биомассой и общей площадью оснований растений. Видимо, это не самые удачные признаки для того, чтобы представить экологическое "лицо" сообщества. При одинаковой биомассе растительность может быть очень разной. Если же брать обилия отдельных видов, то, с одной стороны, это очень сильно увеличит объем работы, а с другой, из-за того что одни виды будут тесно связаны с одними факторами среды, другие — с другими, а третьи вообще не будут реагировать на имеющуюся амплитуду условий среды, в результате очень трудно будет оценить, к каким же условиям среды приурочено сообщество в целом.

В связи с этим для оценки связи растительности со средой мы использовали показатели сходства сообществ (расстояния в многомерном евклидовом пространстве), что дает возможность оперировать с единым показателем, отражающим состояние растительности [3, 4].

Перспективным является метод канонических корреляций, заключающийся в нахождении тесноты связи между двумя группами переменных. Этот метод был использован для оценки связи между признаками почв и растительности в буковых лесах Англии [83].

При установлении связи растительности со средой, и в частности с почвой, многие вопросы могут быть успешно решены сопоставлением классификационных единиц. Сопоставление количественных классификаций растительности и почв северо-восточной части штата Миннесота [120] показало, что классификация лесов по нижним ярусам теснее связана с классификацией по признакам среды, чем классификация древостоев, так как растения нижних ярусов более чувствительны к варьированию среды. Количественная классификация почв теснее связана с классификацией растительности, чем обычная классификация.

Большой теоретический и практический интерес представляет вопрос о том, насколько детально растительность может характеризовать среду, сколько градаций среды можно с уверенностью различать по растительности в каждом конкретном случае. Работы в этом направлении только начинаются, и сейчас было бы преждевременным формулировать какие-то общие правила. Однако, можно

предполагать, что мнение о растительности как об очень тонком индикаторе среды не совсем соответствует действительности. Было показано [33], что в интервале засоленности почв от 0 до 3% плотного остатка на галофильных лугах Башкирии можно различить по растительности лишь 3 градации засоления (на доверительном уровне 0,8). Конечно, дальнейшие усовершенствования методики могут улучшить разрешающую способность фитоиндикации. Но много в этом направлении и нельзя ожидать, учитывая, что даже стенотопные виды имеют немалую экологическую амплитуду и что влияние случайных факторов на растительность достаточно велико.

Анализ отношений между видами

Для количественной оценки влияния видов друг на друга обычно используется сравнение урожая вида в чистых посевах и в смесях [150]. Обозначим через a_{ij} среднюю урожайность j -го вида, растущего совместно с видом i , а через a_{ji} - урожайность в монокультуре. Тогда конкурентное преимущество вида i над j можно выразить величиной

$$\gamma_{ij} = 1/2 (a_{ij} - a_{ji}) + 1/2 (a_{jj} - a_{ii}).$$

Для оценки среднего конкурентного влияния вида i вводится показатель

$$K_i = \frac{1}{p} \sum_j \gamma_{ij},$$

где p - число видов, участвующих в эксперименте. Взаимное конкурентное подавление видов i и j определяется по формуле

$$\delta_{ij} = 1/2 (a_{ii} + a_{jj}) - 1/2 (a_{ij} + a_{ji}).$$

Сходный подход к оценке конкурентноспособности видов развит и в ряде других работ [130, 131]. Анализ межвидовых отношений в течение ряда лет показал, что одни типы взаимоотношений легко переходят в другие [130]. Были построены ряды агрессивности видов и их устойчивости к конкуренции. Но связь между ними на-

столько тесная ($r = -0.945$), что можно считать оба показателя идентичными.

При таком подходе межвидовые отношения исследуются на популяционном уровне, но возможно изучение взаимовлияния и отдельных растений. Для этих целей используется корреляция между весом растения и весом ближайших к нему соседей. Исходя из этого была предложена математическая модель конкуренции [156]

$$E(y_i) = \lambda \sum_{j(i)} y_j,$$

где y_i - отклонение урожая i -го растения от среднего в популяции, $E(y_i)$ - ожидаемая величина y_i , $\sum_{j(i)}$ - суммирование по всем соседям растения i , а λ - коэффициент конкуренции. Метод оценки λ весьма трудоемок, и к тому же требует больших однородных сообществ, так как иначе может сказаться изменение среднего веса растения в разных частях исследуемой площади.

При количественном изучении взаимоотношений между растениями важно определить не только влияние отдельных видов, но и их совместный эффект, т. е. учесть и взаимодействие высших порядков. Общее воздействие двух видов на третий может быть не равно сумме их индивидуальных воздействий. В опытах с простейшими было показано, что взаимодействия высших порядков несущественны [197], но так ли обстоит дело в сообществах высших растений, еще предстоит выяснить.

Интересные перспективы открывает сравнение коэффициентов конкурентного воздействия первого вида на второй (K_{12}) и второго на первый (K_{21}). Если два вида конкурируют за одни и те же ресурсы среды, то

$$K_{12} = 1/K_{21}.$$

Это предположение было проверено в чистых посевах и равных смесях *Lolium perenne*, *Trifolium repens* и *Holcus lanatus* [194]. Результаты опытов показали, что гипотеза $K_{12} = 1/K_{21}$ может быть принята в 11 случаях, отвергнута в 1 и неопределенна в 6. Это является серьезным аргументом в пользу положения о низкой пищевой специализации видов растений.

Для оценки взаимовлияния деревьев в ряде работ

предлагается оценивать корреляцию между диаметром дерева и расстоянием до его соседей. Была найдена довольно тесная корреляция между диаметром дерева и расстоянием до его ближайшего соседа в лесах из *Pinus ponderosa* [171]. Позднее в тех же лесах вычисление ранговых коэффициентов корреляции между диаметром и расстоянием до ближайшего соседа дало несколько иные результаты. Из 14 коэффициентов лишь 4 оказались значимы. В одних случаях использование суммы расстояний до 4-х ближайших деревьев увеличивало корреляцию, а в других уменьшало. Все коэффициенты корреляции между диаметрами ближайших соседей отрицательны, но не значимы [96]. В лесу из *Aser pseudoplatanus* и *Fraxinus excelsior* была найдена положительная корреляция расстояний между деревьями с суммой их диаметров ($r = +0.209$ и $r = +0.322$), а если взять только смежные пары, то $r = +0.556$. Отсюда делается вывод, что межвидовая конкуренция в этих условиях более напряженная [165]. Однако изучение аналогичными методами взаимоотношений сосны и ели в наших таежных лесах показало, что наиболее сильно взаимодействие ели с елью [30]. В этой работе использовалась более тонкая методика. Анализовалась связь между $(\frac{O_1}{r_1} - \frac{O_2}{r_2})$ и $(\frac{r_1 - r_2}{\text{окр.}}$), где O_1, O_2 - окружности деревьев, соседних с испытуемым деревом, l_1, l_2 - расстояния до них, а r_1 и r_2 - радиусы испытуемого дерева в направлении этих деревьев.

Недавно было показано, что в результате взаимоотношений между растениями возникает дифференциация единой популяции на три качественно различные группы: господствующие, индифферентные и угнетенные растения. Это выражается в появлении деформации на кривой распределения растений по какому-либо признаку [27, 28, 29]. Эта закономерность была обнаружена в одновидовых и разновозрастных древостоях сосны и ели, а затем и в плотных куртинах *Polytrichum commune* [62]. Причем при рассеянном произрастании последнего вида среди других мхов дифференциация не наблюдается.

Анализ отношений между растениями проводится и по изменению их численности и жизненности в ходе роста. Литература по этому вопросу сведена в работе [32].

Количественная классификация растительности

Проблема количественной классификации растительности является одной из центральных в количественной геоботанике. За последние годы вышло большое число работ, особенно на Западе, посвященное различным аспектам этой проблемы. Методы и принципы классификации животных и растений, ценозов, почв и других объектов имеют много общего, в связи с чем можно говорить о единой методике таксономии. Но все же каждый объект имеет свою специфику, которую нужно учитывать при выборе метода и оценке результатов. Однако в этом направлении сделано пока еще довольно мало.

Работы по количественной классификации обычно связаны с проведением весьма трудоемких вычислений, и только широкое применение ЭВМ позволило всерьез взяться за решение этих задач. Но за последние 5-7 лет работа в этом направлении не привела к сколько-нибудь заметному прогрессу как в создании конкретных классификационных систем растительности, так и в разработке теории геоботанических классификаций. Причина этого лежит прежде всего в формальном применении довольно сложного математического аппарата. Часто не выясняют, насколько соответствуют посылки, лежащие в основе того или иного метода, особенностям объекта и решаемой задаче.

Сейчас принято различать монотетические и политетические классификации. В монотетической классификации группы (таксоны)¹ определяются наличием или отсутствием одного признака. Этот признак должен быть необходимым и достаточным признаком объектов данной группы. Но в геоботанических классификациях мы почти

1) Трудно согласиться с высказываемой иногда точкой зрения [37], что термин таксон можно использовать лишь в применении к единицам классификации растений и животных. Хотя этот термин возник в идиосистематике, сейчас он используется гораздо шире. Причина этого — общность многих свойств классификационных единиц у объектов любой природы, а отсюда вытекает общность в методике и теории.

никогда не встречаемся с такими признаками. Такой признак должен встречаться у всех объектов данной группы и отсутствовать у всех объектов остальных групп. При классификации по флористическим признакам это должны быть абсолютно верные виды. А мы знаем, что таких видов очень мало. В связи с этим отмечают [207], что монотетические классификации имеют весьма ограниченные возможности. Гораздо перспективнее политетические методы, использующие для деления на каждом этапе большое число признаков, обобщенных в виде какого-либо показателя сходства.

Кроме того, классификационные методы принято делить на делящие и объединяющие. Делящие методы последовательно расчленяют имеющуюся совокупность объектов на все более мелкие части. При работе объединяющими методами, наоборот, находят наиболее сходные объекты и объединяют их в группы, которые в свою очередь объединяются далее. Эти подходы разбивают все классификационные методы на 4 группы: 1) делительные монотетические, 2) делительные политетические, 3) объединяющие монотетические, 4) объединяющие политетические. Не все эти группы равноценны, и нередко считают, что целесообразно использовать лишь делительные монотетические и объединяющие политетические методы [122]. Сравнение этих двух групп методов показало, что они примерно равноценны [200].

Методика классификации может быть иерархической или неиерархической. В первом случае выделяются группы нескольких рангов, более высокие группы состоят из более низких, а те в свою очередь также могут включать ряд подчиненных групп. При неиерархической классификации все группы одного ранга выделяются одновременно. Считают, что иерархические методы классификации более эффективны, хотя неиерархические дают более гомогенные группы [210]. В то же время очень трудно решить, когда следует прекратить деление, если используются иерархические методы [104].

Существует два основных способа образования групп при использовании объединяющих методов: сортировка по методу ближайшего соседа и центроидная сортировка. Первый способ сортировки заключается в том, что избран какой-то определенный, хотя в большинстве случаев и

произвольный уровень сходства, объединяют в группы объекты, сходство между которыми не ниже этого уровня. В пределах такой группы не обязательно каждый объект будет сходен с каждым на заданном уровне. Достаточно, чтобы связи такой силы объединяли все объекты вместе в единое образование. Далее несколько понижая уровень сходства, присоединяют к ранее выделенным группам новые объекты или образуют новые группы. Этот процесс продолжается до тех пор пока все объекты не окажутся слитыми воедино. Результаты такой работы могут быть изображены в виде дендрограмм или графов.

При объединении объектов в группы методом центроидной сортировки находят 2 наиболее сходных объекта, объединяют их в группу, находят для этой группы центр, т. е. условный объект, у которого значения признаков равны средним арифметическим из значений признаков у объектов данной группы. Далее вычисляется сходство этого центра со всеми остальными объектами, и снова объединяют два наиболее сходных объекта, рассматривая и центр как объект. Центроидная группировка гораздо более трудоемка, чем сортировка по методу ближайшего соседа, и вряд ли сможет найти широкое применение [210].

Большинство классификационных методов основывается в качестве исходной информации на каких-либо оценках сходства объектов. За последние годы новых показателей сходства появилось довольно мало, так как, с одной стороны, и существующие оценки сходства вполне удовлетворяли исследователей, а с другой, дальнейшее усовершенствование методов измерения сходства должно идти не столько по пути поисков какой-то замечательной формулы, а скорее по пути разработки содержательной теории сходства, использующей всестороннюю информацию о том или ином классе объектов. В связи с этим в данном разделе речь будет идти в основном не о новых формулах, а о разных аспектах измерения сходства, выявившихся в последнее время.

Выбор признаков

Определение набора признаков объекта, по которым будет проводиться классификация, оказывает очень большое влияние на результаты. У объектов, обладающих вы-

сокой целостностью, корреляции между признаками достаточно высоки, и там замена одного признака другим может не сказаться существенно на результатах классификации. Растительные сообщества — системы с весьма слабой целостностью, и у них многие признаки являются независимыми или почти независимыми друг от друга. В этом случае необходим особенно тщательный выбор признаков, исходя из целей классификации и характера распределения признаков в классифицируемой совокупности.

Обычно для количественной классификации растительных сообществ использовали присутствие или какие-то меры обилия видов. Такие классификации являются преимущественно флористическими. Этот набор признаков крайне неудобен при широком фитоценоотическом диапазоне классифицируемой совокупности, так как при этом часто приходится сравнивать сообщества, не имеющие или почти не имеющие общих видов. К тому же высшие таксономические единицы растительности часто выделяются не по флористическим признакам, а по господству определенных экобиоморф или чисто физиономически. И здесь нельзя ожидать соответствия с привычными классификациями, если использовать флористические признаки на всех уровнях подразделения растительности.

В связи с этим представляет интерес попытка включить в количественную обработку признаки, широко используемые в физиономических классификациях. Такая работа была проведена в Австралии [200]. Авторы ее взяли 70 пробных площадей, охватывающих все разнообразие типов тропических лесов Австралии, и сравнили количественные классификации, проведенные по двум системам признаков: флористическим и структурным. В качестве структурных признаков они брали характер ветвления ствола, тип коры, листопадность, размер листьев и т. п. Эти признаки оценивались для сообщества в целом по тому, что преобладает. Одной из целей работы было сравнение классификации по их эффективности в получении информации о среде. Результаты сравнения показали, что группы сообществ, выделяемые по флористическим признакам, локализованы географически, лучше отражают исторические факторы и точнее разграничивают типы местообитаний. Но структурные признаки оказались более эффективными при выделении более крупных

таксономических единиц. Авторы пришли к выводу, что эти наборы признаков в общем одинаково эффективны при выделении единиц, связанных со средой, хотя классификации получаются и не идентичными.

Другие геоботаники [139] сравнили так называемые структурные и функциональные признаки растений. В качестве структурных признаков были взяты высота, форма стебля, размер листьев, тип корневой системы и т. п., а в качестве функциональных — восприимчивость к низовым пожарам, теневыносливость, способ опыления, листопадность, продолжительность жизни. Эти признаки оценивались не для сообщества в целом, как в работе австралийских геоботаников, а для отдельных видов, а затем роль каждого признака в сообществе определялась встречаемостью видов. Далее эти величины были использованы для вычисления сходства сообществ.

В ряде работ было показано, что классификация может быть проведена с использованием не всего имеющегося набора видов, а лишь части их. Так, например, в тех же тропических лесах Австралии [199] было зарегистрировано 818 видов растений. Количественная классификация была проведена как по всем видам, так и по отдельным их группам, таким как деревья, лианы, эпифиты, кустарники, травы и т. п. Авторы считают, что такие категории дают случайные выборки из общей совокупности видов в отношении состава экологических групп. Оказалось, что группа деревьев в 269 видов дает те же результаты классификации, что и все виды. Остальные группы не дают такого совпадения. Даже всего 65 видов деревьев, 8% от общего числа видов, дают результат, близкий к первоначальному. Это чрезвычайно обнадеживающие результаты, позволяющие значительно облегчить классификационную процедуру. Но, к сожалению, здесь не дается какого-то общего метода сокращения числа признаков.

В связи с этим большой методический интерес представляет работа, выполненная американскими почвоведом [184]. Они провели классификацию 26 почвенных разрезов по 61 признаку, а затем, вычислив корреляции между всеми признаками, из пар признаков, имеющих $r > 0,90$, убирали признак, более тесно связанный с остальными. Такая работа была проведена в несколько

этапов с понижением критического уровня r до 0,5. На этих этапах оставалось 51, 40, 38, 33, 28 и 22 признака. На всех этапах классификация остается сходной, хотя состав выделяемых групп несколько меняется. Эта методика приводит фактически к осуществлению принципа брать по одному признаку из каждой корреляционной плеяды.

Austin и Greig-Smith [80] проводили ординацию с помощью метода перпендикулярных осей Орлоци 50 пробных площадей из тропических лесов о. Борнео. Всего на этих пробных площадях было отмечено 198 древесных видов. Ординация проводилась с использованием 10, 15, . . . , 50, 75, 100 наиболее обильных видов по их численности, сумме площадей сечения или просто по присутствию. При учете обилия наибольшее влияние на ординацию оказывают наиболее обильные виды. Менее 25% всех видов дает эффективную ординацию. С увеличением используемого числа видов растет сумма варьирования, определяемого первыми двумя осями ординации, но ее доля от общего варьирования падает.

Нормальный анализ сопряженностей 1120 площадок из кустарниковых вельдов Южной Африки проводился по отдельности по древесным и по травянистым видам, а также по всем видам вместе [121]. Группы, выделенные только по древесным видам, менее определенно связаны с условиями среды, а группы, выделенные по травянистым видам, идентичны с группами, полученными по всем видам.

Было найдено [160], что если разделить первоначальную матрицу данных на качественную и количественную части по методике Williams и Dale [206], то устранение количественных данных мало сказывается на результатах.

В последние годы стало заметным стремление использовать для вычисления сходства или ординации сообществ не отдельные виды, а какие-то их группы. Это приводит к значительной концентрации информации, а также делает результаты менее зависимыми от случайных колебаний обилий отдельных видов. Впервые этот прием был использован Г. С. Сабардиной и Я. Юкной [58]. Ю. И. Самойлов [59] с помощью медвидовых сопряженностей выделяет экологические группы видов, а затем на-

ходит так называемый индекс группы, представляющий отношение суммы покрытий видов этой группы в каком-то конкретном сообществе к общему числу видов группы. Набор индексов групп для каждого сообщества и используется для установления места сообщества в классификационной системе.

Оценки сходства

В ряде работ [8, 20, 182] имеются хорошие обзоры коэффициентов сходства, почти не устаревшие, в связи с чем мы и не будем их здесь повторять.

Из новых коэффициентов, получивших признание и широкое распространение, нужно отметить взвешенный коэффициент сходства Orloci [166], который вычисляется по формуле

$$\sum_{i=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_j)(x_{ih} - \bar{x}_h),$$

где \bar{x}_j, \bar{x}_h - средние значения всех признаков у объектов j и h . Эта величина представляет собой по сути дела ковариацию, и строго говоря, является не коэффициентом сходства, а коэффициентом корреляции.

Индекс сходства Maarel [146] равен

$$C_M = \frac{4c}{a+b} - 1 = 2 C_S - 1,$$

где c - число общих видов, a, b - число видов в сравниваемых сообществах, а C_S - коэффициент сходства Сьёренсена. Хотя автор этого индекса и уверяет, что C_M измеряет и сходство и различие, сомнительно, что он имеет какие-то преимущества перед ранее существовавшими коэффициентами сходства.

В ряде случаев при проведении классификационных работ требуется находить среднее сходство внутри групп объектов и между ними. Если в качестве меры сходства берется расстояние в многомерном пространстве, то среднее сходство двух групп объектов вычисляется как квадрат расстояния между их центрами, а среднее сходство в пределах групп - как средний квадрат расстояния объектов от центров их групп. Обозначив расстояние между объ-

ектами i и j через D_{ij} , выразим среднее сходство внутри группы через

$$\frac{1}{l(l-1)} \sum_{\substack{i=1 \\ j>l}}^l D_{ij}^2 = \sigma^2,$$

где l - число членов в группе. Используя эти же обозначения, получим среднее сходство между группами как

$$\sum_{j=1}^k \frac{1}{\sum_{i=1}^l D_{ij}^2} = (\sigma_1^2 + \sigma_2^2),$$

где σ_1^2, σ_2^2 - среднее сходство внутри групп с k и l объектами соответственно [7, 8]. А. Сеѣка [92, 93] вывел аналогичные формулы для случая, когда сходство оценивается по формуле Сьѣренсена. Среднее сходство в пределах группы объектов определяется как

$$M = \frac{\sum P_i}{\sum C_i} \cdot 100,$$

$$P_i = \frac{a_i(a_i - 1)}{n(n-1)}, \quad C_i = \frac{a_i}{n} \cdot 100,$$

где a_i - число объектов, у которых встречен признак i (встречаемость i -го вида); а n - число объектов в группе. Этот более удачный метод оценки среднего сходства в пределах группы, чем оценка по формуле Коха [140], так как здесь учитывается разная встречаемость видов.

Для оценки среднего сходства двух групп сообществ среднее число общих видов определяется по формуле

$$\sum C_{iA} C_{iB},$$

где C_{iA}, C_{iB} - встречаемость i -го вида в группах A и B . Соответственно среднее число видов в сообществах групп A и B равно $\sum C_{iA}$ и $\sum C_{iB}$. Эти данные можно подставить в любую формулу для определения сходства.

В частности, коэффициент Сьѳренсена будет равен

$$\frac{2\sum C_{iA} C_{iB}}{\sum C_{iA} + \sum C_{iB}} .$$

Но величины, входящие в эту формулу, являются ожидаемыми величинами при условии, что обе группы полностью гомогенны внутри себя. В большинстве случаев это условие не выполняется, а это сильно снижает ценность подхода, предложенного А.Чешкой. Этот метод дает по сути дела ожидаемое среднее сходство двух гомогенных групп.

D.Goodall [117] предложил метод выбраковки описаний, отличающихся от остальных в данной совокупности по видовому составу. Он исходит из того, что, если на одной площадке встречается несколько редких видов, то это служит серьезным доказательством, что данная площадка должна быть отнесена к другой совокупности описаний. В полностью однородной совокупности описаний виды не скоррелированы друг с другом, и поэтому вероятность того, что какая-либо площадка будет содержать R или более видов, встреченных в данной совокупности по 1 разу, равна сумме соответствующих членов биномиального распределения

$$P_1 = \sum_{i=R}^N C_N^i \left(\frac{M-1}{M} \right)^{N-i} \left(\frac{1}{M} \right)^i ,$$

где N — число видов, встречающихся в данной совокупности из M площадок. Аналогично находят вероятности того, что какая-либо площадка будет содержать какое-то число видов, встреченных по 2, 3... раза в данной совокупности. Величина

$$-2 \sum_{i=1}^n \ln p_i$$

распределена как χ^2 с n степенями свободы. Отсюда находят вероятность получить площадку с данным набором видов в полностью гомогенной совокупности. Если эта вероятность очень мала, то площадку отбраковывают. Этот метод применим лишь для выбраковки отдельных квадратов, а не для разделения их на группы.

В ряде работ для оценки сходства сообществ были использованы понятия теории множеств [23, 35]. Но пока все ограничились лишь другой записью формул, и достоинства этой теории оказались нереализованными.

Т.Э. Фрей [68] предложил формулу для оценки ошибки коэффициента сходства Сьеренсена и установления достоверности различия между объектами. Но этот момент далеко не всегда является главным при решении вопроса, к какой группе отнести ту или иную площадку. Существенность различий еще не мешает объединять объекты вместе.

С 1966 г. для оценки сходства в геоботанике стали широко применяться информационные показатели. Содержание информации вычисляется по формуле [210]

$$I = p \ln \log n - \sum_{j=1}^p [a_j \log a_j - (n - a_j) \log (n - a_j)],$$

где n - число объектов, p - число признаков, a_j - число объектов, обладающих j -ым признаком. $I = 0$, когда все объекты идентичны. Количественная классификация с помощью этой величины проводится таким путем, что к группе присоединяется тот объект, который дает наименьшее приращение I . В том случае, когда объединяют 2 группы j и k в одну группу i ,

$$I(i) = I(j) + I(k) + \Delta I(i, jk),$$

где ΔI - мера гетерогенности.

Этот метод дает оценку сходства объекта с какой-либо группой или сходства двух групп. Информационные меры сейчас используются очень широко, и, по-видимому, гораздо чаще, чем это целесообразно. Вероятно, и для классификационных целей информационные статистики далеко не самые лучшие. Они измеряют гетерогенность системы, причем ее величина зависит от соотношения частот классов. Если внутри групп объекты совершенно идентичны, то мы получим разные значения I при соотношении частот 1:1 и 1:10 хотя различия между группами от этого не изменятся.

Используя относительные обилия видов в сравниваемых сообществах, можно вычислить вначале степень разнородности каждого из них [127].

$$H(X) = \sum_{i=1}^n \frac{X_i}{X} \log \frac{X}{x_i} \quad \text{и} \quad H(Y) = \sum_{i=1}^n \frac{Y_i}{Y} \log \frac{Y}{y_i},$$

где x_i, y_i - обилия вида i в сравниваемых сообществах, а X и Y - сумма обилий всех видов в них. Затем вычисляется разнородность суммы этих двух сообществ по формуле

$$H(X + Y) = \sum_{i=1}^n \frac{(x_i + y_i)}{(X + Y)} \log \frac{(X + Y)}{(x_i + y_i)}.$$

Если в сравниваемых сообществах пропорции всех видов равны, то

$$H(X + Y) = H(X) + H(Y).$$

Индекс "перекрывания" (overlap) двух сообществ предлагается находить по формуле

$$R_o = \frac{\sum (x_i + y_i) \log(x_i + y_i) - \sum x_i \log x_i - \sum y_i \log y_i}{(X + Y) \log(X + Y) - X \log X - Y \log Y} = \frac{H_{\max} - H_{\text{набл}}}{H_{\max} - H_{\min}}.$$

Hall [124] считает, что виды с высоким обилием лучше отражают условия среды, поэтому при вычислении сходства следует основываться в основном на обильных видах. Сходство двух пробных площадей он предлагает определять по формуле

$$H_{qm} = \sum_{j=1}^p \left(\frac{\sum_{t=1}^k a_{jt}}{\sum_{j=1}^p \sum_{t=1}^k a_{jt}} \right) (1 - |a'_{jt} - a'_{jk}|),$$

где a_{jt} - обилие j -го вида на площадке t , k - число площадок, а p - число видов, a'_{jk}, a'_{jt} - обилие вида, выраженное в %% от максимального в данной совокупности площадок. Выражение, стоящее в первых скобках, представляет собой отношение суммы обилий данного вида по всем площадкам к общей сумме обилий всех видов. Эта величина служит показателем роли вида в данной совокупности площадок.

Б.А. Вайнштейн [5] считает недостатком метода,

когда при сравнении сообществ по видовому составу и по относительному обилию получают разные группы. Он предлагает совместить оба коэффициента.

$$K_s = \frac{k_o k_b}{100} ,$$

где k_o — коэффициент сходства, вычисленный по обилию, а k_b — по видовому составу. Этот прием аналогичен поискам универсальной величины фитоценотической значимости вида в сообществе. И здесь путем произвольного умножения или сложения каких-либо величин вряд ли можно многого добиться. В последнее время появляются работы, направленные на создание логических основ понятия сходства [188], что должно навести некоторый порядок в этой области.

Ординация

Термин "ординация" в широкий обиход геоботаников ввел Goodall [116], позаимствовав его из работы Л. Г. Раменского, опубликованной на немецком языке. Там термин Ordnung служил переводом русского слова "расположение" и означал расположение объектов в определенном порядке. Одно время много писали о противопоставлении классификации и ординации, но сейчас геоботаники, по-видимому, довольно единодушны в том, что эти подходы не противоречат друг другу и могут успешно применяться вместе. Однако возникновение ординации было связано с развитием учения о непрерывности растительного покрова. Ординация была предложена как метод изучения непрерывных систем объектов, естественная классификация которых невозможна. В последние годы непрерывность растительности исследуется очень мало, и после работ Дж. Кэртиса состояние в этой области почти не изменилось.

Существуют три основных метода ординации сообществ на основе коэффициентов сходства между ними:

- 1) метод Брея и Кэртиса [88] с дополнениями Veals [84];
- 2) метод перпендикулярных осей Orloci [166];
- 3) метод главных компонент.

Все три метода имеют сходную основу и отличаются лишь степенью усложнения и уточнения приемов ординации. Все они ставят своей задачей найти те направления в многомерном пространстве, в которых растительность варьирует наиболее сильно. Все они представляют собой то, что McIntosh [151, 153] назвал анализом композиции (compositional analysis). Существует также градиентный анализ (gradient analysis), когда сообщества располагаются не по сходству, а вдоль какого-либо градиента среды или растительности, например от пионерных группировок к климаксовым. Ординация по факторам среды считается довольно слабым методом, так как выбор факторов, служащих осями ординации, субъективен [79].

Принцип ординации по Брею и Кэртису заключается в том, что находят 2 наиболее несходных сообщества и их берут как концы первой оси ординации. Затем определяют положение на этой оси всех остальных сообществ, для чего используются индексы сходства сообщества с концами оси. В качестве концов второй оси берется пара сообществ, наименее сходных друг с другом из оставшихся и занимающих среднее положение на первой оси. Аналогичным образом строятся третья и последующие оси. Этот метод довольно мало эффективен, так как крайние (наиболее несходные) сообщества обычно не лежат в направлении максимального варьирования [81].

По методу перпендикулярных осей Орлоци первая ось строится точно так же, а вторая проходит через сообщество, наиболее удаленное от первой оси, и перпендикулярно к ней. Следующие оси строятся по этому же принципу. Этот метод удачнее тем, что оси оказываются взаимно перпендикулярными, что облегчает анализ расположения сообществ в пространстве ординации.

При проведении ординации методом главных компонент работу можно начинать или с вычисления матрицы корреляций между видами, или матрицы оценок сходства. Если ординация сообществ проводится на основе матрицы корреляций между видами, то каждый вид рассматривается как точка в многомерном пространстве, оси которого — пробные площади, а координаты вида по этим осям равны обилию вида на соответствующей пробной площади. Коэффициент корреляции представляет собой косинус угла между векторами, связывающими точки, соответствующие

двум каким-либо видам, с центром системы. Метод главных компонент заключается в том, что находят оси, проходящие через данную систему точек в направлениях наибольшего варьирования. Первая ось выбирается так, чтобы дисперсия проекций точек на эту ось была максимальной. Вторая проходит перпендикулярно к ней и удовлетворяет этому условию в отношении оставшейся части варьирования. После того как выделено какое-то число главных компонент, определяют положение точек (видов) в новых координатах. Следующая стадия — ординация сообществ. Для этого нормированные оценки обилия видов в каком-либо сообществе умножаются на координаты соответствующих видов по определенной компоненте. Сумма этих произведений по всем видам даст координату сообщества по данной компоненте.

Ординацию сообществ можно проводить и по матрице коэффициентов сходства между ними. В этом случае непосредственно определяются координаты сообществ по новым осям (главным компонентам). Математическая основа метода главных компонент довольно сложна. На русском языке с ним можно ознакомиться по книгам Т. Андерсон [2], С.Р. Рао [57], Д.Н. Лоули, А.Е. Максвелла [41]. Более простое изложение, доступное для мало-подготовленного читателя, имеется в работах [110, 186].

Maarel [146] отметил целый ряд недостатков у существующей методики ординации с помощью главных компонент. Так, он пишет, что виды, имеющие малые нагрузки по всем главным компонентам, не влияют на положение сообществ в пространстве ординации, хотя это могут быть характерные виды, не имеющие связи с другими видами. Это малоубедительное возражение, так как при любом значении нагрузки на ось виды в равной мере определяют положение сообщества. При преобладании видов с малыми нагрузками и координата сообщества будет невелика. Ну а если вид характерен, то он должен иметь сильные, хотя бы отрицательные связи с другими видами, иначе такой вид нельзя считать характерным. Кроме того, Маарель отмечает, что при проведении ординации по матрице коэффициентов корреляции между видами приходится отбрасывать виды с малой встречаемостью, а это приводит к потере информации. Действительно, такие виды могут оказаться отброшенными при ординации. В связи с этим Маа-

Рель предпочитает строить ординацию по сходству между сообществами.

Маарель предлагает свою модификацию методики ординации, главную задачу которой он видит в проведении осей через центр системы. Для выбора концов первой оси ординации следует найти пару сообществ с наибольшей отрицательной корреляцией между оценками сходства этих сообществ с остальными, т.е. между соответствующими колонками матрицы коэффициентов сходства. (Но не проще ли тогда сразу вычислять коэффициент корреляции между сообществами?). В качестве концов второй оси берется пара с наибольшей суммой расстояний до оси X и с наименьшим расстоянием между ними по оси X . Метод перпендикулярных осей Орлоци не гарантирует, что оси будут проходить через центр системы точек. Но и Маарель не сможет утверждать, что всегда найдется пара сообществ, у которой угол между векторами, являющимися их с центром тяжести системы, будет очень близок к 180° (а коэффициент корреляции соответственно к -1). Ведь нужно учитывать, что пространство, в котором проводится ординация, имеет большое число измерений, и далеко не всегда какие-либо два сообщества будут лежать на одной линии, проходящей через центр.

Методики Маареля и Орлоци можно считать примерно равноценными по эффективности, но метод Орлоци гарантирует перпендикулярность осей, и к тому же выбор концов осей производится гораздо проще.

Иную модификацию методики ординации представляет ординация, основанная на наиболее эффективных осях, определяемых какими-либо насаждениями [192]. Авторы этого метода принимают тот же критерий выбора осей, что и при методе главных компонент, но кроме того ось должна проходить через какую-либо пару сообществ. В том случае, когда ординируется m сообществ, нужно проверить $\frac{m(m-1)}{2}$ пар и выбрать ту, при проведении оси ординации через которую получим максимальное варьирование объектов по оси, т.е.

$$\max \sum (a_i - \bar{a})^2,$$

где a_i — координата i -го сообщества по оси, а \bar{a} — средняя арифметическая из координат всех сообществ. В

качестве конца второй оси, проходящей перпендикулярно первой, выбирается то из оставшихся $(m - 2)$ сообществ, которое даст $\max \sum (\beta_i - \bar{\beta})^2$, где β_i — координата i -го сообщества по 2-й оси. Аналогично строятся третья и последующая оси. Этот метод гораздо более трудоемок, чем метод перпендикулярных осей Орлоци, а эффективность ординации вряд ли намного выше. Оси не обязательно проводить через какие-либо сообщества, а максимума варьирования по осям проще добиться методом главных компонент.

Безусловно, что предложенные в последние годы методы ординации более эффективны, чем метод ординации Брея и Кэртиса, если понимать под эффективностью ординации долю общего варьирования объектов, связанного с осями ординации [81, 166]. Но, спрашивается, что изменилось от этого? Дала ли более рафинированная методика результаты, которые не удавалось получить старым методом? По-видимому, принципиальных изменений все же не произошло. Это показывает, что само по себе чисто математическое усложнение методики не всегда рационально, если оно не приводит к более адекватному описанию объектов и их отношений.

Сравнение методики ординации по Брею и Кэртису с методом перпендикулярных осей Орлоци показало [82], что метод конструирования осей большого влияния на результаты ординации не оказывает. Но ординация становится более эффективной, если вместо коэффициента сходства Сьеренсена использовать расстояние в евклидовом пространстве.

В настоящее время ординация растительных сообществ по их сходству используется чаще всего для установления связи растительности со средой, для выявления факторов, оказывающих наибольшее воздействие на растительность. Высказывается даже такая точка зрения, что ординация растительности прямо по факторам среды является довольно слабым методом, так как выбор факторов субъективен, и не определяется доля варьирования, вызываемая этим фактором.

Выявление соответствия осей ординации и факторов среды можно осуществить тремя методами в зависимости от того, как изучается среда.

1. Ординация проводится только по растительности, ни-

какие факторы среды параллельно не изучаются. В этом случае относительное участие групп видов – индикаторов условий среды используется для выяснения факторов, с которыми наиболее тесно связаны оси ординации [146]. Так, например, при ординации 45 описаний травянистых сообществ из Северного Уэльса методом главных компонент 5 компонент определили 73% варьирования растительности [110]. С первой осью ординации наиболее тесно связаны *Thymus drucei* и *Trifolium repens*, которые находятся на противоположных концах этой оси. Известно, что *Thymus drucei* предпочитает мелкие хорошо дренированные почвы, а *Trifolium repens* приурочен к более глубоким почвам с устойчивым водным режимом. Следовательно, можно считать, что первая ось – глубина почвы и условия, которые с этим связаны. Последующие оси объяснить значительно труднее. Kershaw [137] провел ординацию 433 площадок размерами 30 x 12 м из саванн Нигерии. Он нашел, что оси ординации соответствуют влажности почвы, присутствию – отсутствию железистого горизонта в почве, изменению климата с севера на юг. Эти три оси определяют 52% варьирования растительности. При ординации 75 видов из этих сообществ 4 оси определяют 64% варьирования. Оси обеих ординаций, проведенных методом главных компонент, определяются одними факторами среды. Flehley [105] провел ординацию ряда лесных сообществ Новой Гвинеи и нашел, что первая ось связана с антропогенными воздействиями и высотой над уровнем моря, а вторую и третью оси интерпретировать ему не удалось. Аналогичным путем интерпретировались оси ординации 58 пробных площадей с верхового болота [193] и 50 пробных площадей с закрепленных песчаных дюн [95].

2. Ординация проводится только по растительности, но на каждой пробной площади параллельно исследовались и какие-то факторы среды. Для каждой пробной площади есть координата по оси ординации и значение фактора среды. Можно вычислить какой-либо показатель корреляции между ними и найти, какие признаки среды наиболее тесно коррелируют с той или иной осью [106]. В этой работе вычисляли коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между координатами сообществ по осям и признаками почв при ординации 20 площадок с верхового болота. С первой осью наиболее тесно коррелирует отношение углерода

к азоту, что, по мнению автора, отражает степень воздействия человека. Вторая ось наиболее тесно связана с влажностью почвы, а третья — с ее богатством. Сходную работу проводили и другие исследователи [107].

3. Одновременно проводятся две ординации: по признакам растительности и по факторам среды. Таким образом, для каждой пробной площади имеется два набора координат, и можно вычислить корреляцию между осями ординаций. Между этими двумя ординациями обычно имеется достаточно тесное соответствие. Оси фитоценотической ординации являются диагоналями ординации по факторам среды [145], и направления наибольшего варьирования растительности не совпадают с направлениями изменений отдельных факторов среды [214]. Иногда корреляция между осями обеих ординаций слабая, но это, возможно, связано с нелинейными отношениями между ординациями [79].

Swan [191] поставил перед собой задачу выяснить, в какой степени изменения обилия видов вдоль градиентов факторов среды описываются ординацией сообществ по их сходству. Он отмечает несовершенство существующей методики ординации. Экологические различия между сообществами оцениваются по различиям в обилии видов, а эти данные усечены, так как нет меры для отсутствия вида в сообществе. Кроме того, если вид имеет максимум в центре градиента, то одинаковое его обилие соответствует разным экологическим условиям. С увеличением протяженности градиента число таких видов возрастает, и различия между сообществами не увеличиваются пропорционально расстоянию по градиенту среды.

Для проверки того, насколько серьезно влияют эти обстоятельства на результаты ординации. Свен использовал числовые модели. Градиенты разной протяженности изображались графически: на лист бумаги наносили кривые распределения видов, причем для простоты все виды имели одинаковые колоколообразные кривые распределения, а максимумы обилия находились на равном расстоянии друг от друга вдоль градиента. Разные модели отличались степенью перекрытия кривых распределения видов. В каждой модели было взято по 41 точке на равном расстоянии по градиенту. Обилия видов в этих "сообществах" считывались с кривых распределения против этих точек.

Затем вычисляли евклидовы расстояния между этими модельными сообществами и выявляли, как зависят различия между сообществами от расстояния по градиенту. Эта зависимость выражается кривой линией. Но чем сильнее перекрываются амплитуды видов, тем ближе эта линия к прямой. При малом перекрывании амплитуд увеличение расстояния по градиенту свыше определенного уровня не дает прироста различия между сообществами. А это отражается на ординации сообществ. Вместо прямой линии, которую мы должны были бы получить в том случае, если ординация отражает положение сообществ по осям факторов среды, получается кривая, концы которой в ряде случаев даже сходятся в пространстве ординации.

Свен при построении ординации пользовался методом перпендикулярных осей Орлоци. Но тот же самый результат получается и при использовании метода главных компонент [161]. Они считают, что оси ординации могут быть линейно связаны лишь с теми градиентами среды, к которым большинство видов относится линейно, а это можно ожидать лишь в очень узкой амплитуде условий среды.

Таким образом, расположение сообществ в пространстве ординации может не отражать их сходства по условиям среды. Это делает малоубедительными и малоперспективными попытки объяснить оси ординации каким-либо фактором среды, и серьезно снижает ценность ординации сообществ.

Прямой и обратный анализы сопряженностей

Из монотетических делительных методов классификации анализ сопряженностей [208, 209] наиболее широко используется сейчас в геоботанике. Прямой (или нормальный) анализ сопряженностей заключается в том, что получив матрицу коэффициентов сопряженностей между видами, выбирают вид, имеющий максимальную сумму коэффициентов сопряженностей с другими видами (чаще всего $\max \Sigma \chi^2$), и делят все площадки на 2 группы в зависимости от наличия или отсутствия этого вида. Затем вся процедура повторяется снова, и деление продолжается до тех пор, пока уровень сопряженностей в группах не спустится ниже заданной величины. Таким образом, при прямом

анализе сопряженностей с помощью сопряженностей между видами делят на группы площадки. При обратном анализе с помощью сопряженностей между площадками делятся на группы виды. Синтез этих двух методов, получивший название узлового или таксономического анализа (nodal analysis, [141]), широкого применения не нашел. Он оказался излишним усложнением, не облегчающим экологическое осмысливание результатов, а, наоборот, затрудняющим его.

Одна из самых больших трудностей при проведении анализа сопряженностей – выбор критерия, определяющего прекращение деления. Одни заканчивают деление, когда $\max \Sigma \chi^2$ снизится до определенной, но в общем произвольно установленной величины [137], другие – когда отдельные значения χ^2 не превышают определенной величины, в частности $(N^2) - 5$, где N – число площадок [97]. Видимо, наиболее целесообразно прекращать деление на том уровне, который еще дает группы, имеющие достаточно четкую экологическую характеристику [105, 137].

Сравнивались результаты прямого анализа сопряженностей, проведенного по методу Гудола [115] и по методу Вильямса и Ламберт [208]. Были взяты 330 площадок, представляющих прибрежную растительность в Западной Австралии [201]. При делении совокупности площадок по методу Гудола деление прекращалось, когда не было ни одной сопряженности, значимой на уровне $0,05/N$, где N – число сопряженностей. При делении по методу Вильямса и Ламберт деление оканчивалось, когда не было ни одной $\Sigma \chi^2 \geq 50$. Первым методом было выделено 7 групп, а вторым – 5. Сравнение показало, что соответствие между группами, полученными этими методами, довольно слабое. Метод Вильямса и Ламберт дает более эффективное деление, т.е. дает группы, отличающиеся большим числом признаков. Но при делении по виду с максимальной $\Sigma \chi^2$ второй вид может иметь $\Sigma \chi^2$ лишь немного меньшую, чем первый, и повторная выборка может дать максимум $\Sigma \chi^2$ другому виду.

Нужно иметь в виду, что редкие виды как правило имеют много отрицательных сопряженностей. Учет их приводит к делению совокупности на большое число мелких групп. Анализ сопряженностей поэтому не может дать го-

могенных групп, если число видов велико по отношению к числу площадок [97].

При оценке результатов анализа сопряженностей упускают из вида то обстоятельство, что значения величины χ^2 зависят от числа площадок. Если мы разделим совокупность площадок пополам случайным образом, то от этого значения χ^2 уменьшаются в среднем в 2 раза, хотя при этой операции только уменьшился объем выборки. Следовательно, при делении площадок на группы значения χ^2 неизбежно будут падать, хотя при этом может не происходить никакого уменьшения гетерогенности. Число и объем конечных групп в значительной мере определяются объемом исходной совокупности площадок. С этой точки зрения гораздо удобнее коэффициенты сопряженности, значения которых не зависят от объема выборки.

При анализе растительности двух пустошей в Сассексе нормальный анализ сопряженностей дал больше групп площадок, чем обратный анализ - групп видов. Отсюда делается вывод, что местообитания более вариабильны, чем виды по их экологическим требованиям [125]. Хотя этот вывод кажется довольно правдоподобным, все же проведенная работа не служит для него достаточным основанием, так как число конечных групп в значительной мере определяется исходным числом классифицируемых единиц (площадок или видов). В данной же работе площадок было гораздо больше, чем видов.

Методы выделения групп объектов (Cluster analysis)

В настоящее время проблемы количественной классификации развиваются столь интенсивно, а общность используемых методик настолько велика, что нецелесообразно в этой статье рассматривать эту проблему более или менее полно. Поэтому остановимся лишь на некоторых аспектах количественной классификации, так или иначе связанных с какими-либо особенностями растительных сообществ.

В ряде работ рассматриваются общие требования, предъявляемые к классификации. Так, например, подчеркивается, что классификационная иерархия должна состоять из отчетливых групп на отчетливых уровнях. Объединение больших групп должно происходить как можно позд-

нее [210]. Классификация должна быть стабильной; изменение небольшого количества информации не должно приводить к большим изменениям в системе [205]. Методы, при применении которых происходит постепенное присоединение к группам отдельных объектов (chaining), а не объединение более или менее равных групп, считаются неудовлетворительными [142, 100]. Это свойство нашло количественное выражение в виде коэффициента симметричности групп

$$C = \frac{\sum_{i=1}^{n-1} \delta_i}{(n-1)(n-2)},$$

где n - число подгрупп, а δ_i - разница в числе объектов при объединении двух подгрупп.

Должен существовать критерий наиболее удачного деления, выбор которого зависит от целей классификации. В качестве такого критерия предложено взять какое-либо значение коэффициента сходства a и объединять объекты, имеющие сходство выше a . Если при изменении a в широком интервале группы не меняются, то такие группы естественные. И если можно разделить объекты на группы таким образом, что все сходство внутри групп не менее S_1 , а между группами - не более S_2 при $S_2 < S^* < S_1$, то это оптимальное деление [183].

Стабильность классификации можно проверить, разделив данные на 2 случайные части [144]. Проверка этим методом ряда классификаций 330 площадок со 100 видами показала, что классификации совпадают в среднем на 40%. Политетические методы дают более устойчивую классификацию, меньше зависящую от случайного варьирования выборки. Они также менее чувствительны к случайному отсутствию или присутствию вида на площадке [181].

В ряде работ проводилось сравнение разных методов выделения групп (центроидный, метод ближайшего соседа) в сочетании с разными коэффициентами сходства. Это сравнение показало, что сочетание центроидного метода с информационной статистикой в качестве меры сходства лучше других выявляет экологические категории [210]. Обычно довольно хорошо совпадают результаты группировки пробных площадей, проведенной по коэффициентам сход-

ства или с помощью прямого анализа сопряженностей [144] Точно также прямой анализ сопряженностей дает близкие результаты к полученным информационным анализам. Последний потребовал даже меньше машинного времени (45 и 25 мин. соответственно), а выделяемые группы оказались почти идентичными по критериям деления, т.е. видам, по которым производится выделение групп [122].

Наиболее крупные группы площадок выделяются сходно всеми методами, независимо от использованной меры сходства и способа образования групп, что служит подтверждением их объективности. Но при большом числе площадок и малом числе видов делящие методы требуют меньше времени, хотя объединяющие дают в результате более гомогенные группы [100].

Как уже упоминалось, сейчас существует очень большое число методов выделения групп объектов (clustering). Рассматривать их все здесь не представляется возможным, потому мы ограничимся лишь кратким обзором тех, которые были использованы геоботаниками и дали интересные результаты. Но нужно учесть, что до сих пор отсутствует четкое и общепринятое определение группы, скопления объектов (cluster), в связи с чем разные методы, исходящие по существу из разных представлений, дают не вполне сравнимые результаты [118].

Объединяющий метод классификации Орлоци [167] состоит в том, что предварительно проводится нормировка значений расстояний между объектами в многомерном пространстве. Он отмечает, что обычная мера сходства между пробными площадями – расстояние в многомерном пространстве – отражает различия по обилию видов в сравниваемых сообществах, но не отражает различий в видовом составе. Поэтому Орлоци предлагает находить для каждой пробной площади нормирующий вектор

$$V_j = \left(\sum_{e=1}^p x_{ej}^2 \right)^{1/2},$$

где p – число признаков (видов), а x_{ej} – обилие e -го вида на j -ой площадке. А затем вместо обычного расстояния

$$D_{jh} = \left[\sum_{e=1}^p (x_{ej} - x_{eh})^2 \right]^{1/2}$$

находят нормированное расстояние

$$D_{jh}^1 = \left[\sum_{e=1}^p \left(\frac{X_{ej}}{v_j} - \frac{X_{eh}}{v_h} \right)^2 \right]^{1/2}.$$

Сравнив эти два показателя сходства, Орлоци приходит к выводу, что использование их дает довольно близкие результаты, но абсолютное расстояние (D) преувеличивает разницу между сообществами, богатыми видами.

Принцип выделения групп, разработанный Орлоци, заключается в последовательном объединении тех групп, что дают наименьшее увеличение внутрigrуппового варьирования, которое оценивается по формуле

$$Q_m = \sum_{j=1}^{k_m} v_j^2.$$

Wishart [213] в качестве критерия объединения групп рассматривает величину

$$I_{pq} = \frac{k_p k_q}{k_r} d_{pq}^2,$$

где d_{pq} - расстояние между центрами групп p и q , k_p и k_q - число объектов в группах, а $k_r = k_p + k_q$. Осуществляется то объединение, которое дает минимум величины I_{pq} .

Crawford и Wishart [98, 99] дают метод проверки результатов классификации и вычисления внутри- и межгрупповой дисперсии. Для группы в M описаний вычисляется характеристический вектор

$$W = \left(\frac{1}{M} \sum_{i=1}^M a_{i1} v_i, \frac{1}{M} \sum_{i=1}^M a_{i2} v_i, \dots, \frac{1}{M} \sum_{i=1}^M a_{in} v_i \right),$$

где v_i - число видов в i -м описании, $a_{ij} = 1$, если i -е описание содержит j -ый вид, и $a_{ij} = 0$, если i -е описание не содержит этого вида. Затем определяется проекция каждого вида на характеристический вектор. Если проекция превышает условно выбранную вели-

чину, то описание исключается из данной группы. Для ординации используются проекции каждого описания на характеристические векторы всех групп.

Для проверки выделенных групп на дискретность и гомогенность можно произвести перераспределение площадок по группам после проведения информационного анализа. Каждый объект по очереди убирается из группы и вычисляется его информация по отношению ко всем группам. Если какой-либо объект дает минимум информации с другой группой, то он переносится туда. Но эта процедура не сделала группы сообществ более четкими [122].

Существует методика, по которой проводят классификацию в два этапа. Вначале выбирается некоторый фиксированный уровень сходства (u) и объединяются в группы объекты, имеющие сходства друг с другом не ниже этой величины. Этот пороговый уровень сходства выбирается, исходя из анализа кривой распределения сходства всех объектов классифицируемой совокупности. На втором этапе классифицирования используется функция ассоциирования. Ассоциация A объекта x с какой-либо группой C определяется как пропорция объектов, сходных с x и включенных в C . Два объекта считаются сходными, когда различия между ними менее заранее установленной величины (u).

$$A(x, C) = \frac{n(C \cap V_x)}{n(V_x)},$$

где $n(V_x)$ – число объектов, сходных с x . Аналогично определяется диссоциация точки x с группой C .

$$D(x, C) = \frac{n(C \cap W_x)}{n(W_x)},$$

где $n(W_x)$ – число объектов, не сходных с x . Ассоциация между двумя группами C_i и C_j определяется по формуле

$$AA(C_i, C_j) = 1/2 \left[\frac{\sum A(x, C_j)}{n(C_i)} + \frac{\sum A(x, C_i)}{n(C_j)} \right].$$

Сходным образом можно найти и диссоциацию (AD) двух групп.

Для получения окончательной классификации вычисляется ассоциация и диссоциация каждой точки с каждым классом предварительной классификации, а также АА и АД между каждой парой групп. Если обнаруживаются точки, имеющие высокую диссоциацию со всей группой и высокую ассоциацию с другими группами, то производится перемещение. Две группы с высокой величиной ассоциации могут быть объединены вместе. Эта процедура повторяется до тех пор, пока возникает необходимость в перемещении объектов из двух групп в другие [76].

Т. Фрей и Л. Выханду [67, 70] разработали критерий, с помощью которого можно установить, когда следует прекратить присоединение к объекту сходных с ним, чтобы образующиеся группы были максимально однородны внутри себя, а различия между группами были высокими. Этот критерий вычисляется по формуле

$$K = \frac{d_{v_{i+1}} - d_{v_j}}{d_{s_{j+1}} - d_{s_j}},$$

где \bar{d} — средняя арифметическая какого-либо показателя различий объектов, v — индекс, обозначающий межгрупповые различия, а s — внутрigrupповые, j — число объектов в группе до присоединения проверяемого объекта. Пока внутрigrupповые средние различия растут слабо, k достаточно велико. С увеличением объема и гетерогенности группы k уменьшается. К группе можно присоединять новые объекты, пока k больше 1. Критерий k можно применять к любым исходным данным и любым индексам сходства и различий.

За последние годы появился ряд работ, ставящих своей задачей выделение с помощью объективных количественных методов таких групп площадок, которые соответствовали бы ассоциациям, выделяемым по методике Браун-Бланке [108, 125, 159, 185]. Несмотря на то, что авторы этих работ делают весьма оптимистические выводы, по приведенным результатам трудно судить, насколько полно соответствие. Параллельная обработка материалов по методике Браун-Бланке и с помощью программы для ЭВМ, стремящейся как можно точнее ее воспроизвести [94], показала, что положение несколько сложнее. Хорошее соответствие в результатах наблюдается лишь в богатой вида-

ми растительности. Бедные видами сообщества могут объединяться в ассоциации, не имеющие ничего общего с единицами, выделяемыми традиционной методикой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамова Л.И., К.В. Коняев. "Науч. докл. Вышш. школы. Биол. науки", 1970, № 10, 111-116, "РЖ Биол.", 1971, 5В559
2. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М., Физматгиз, 1963.
3. Боч М.С., В.И. Василевич, И.В. Игнатенко. Ботан. ж." 1969, 54, № 8, 1228-1241, "РЖ Биол.," 1970, 2В662
4. Боч М.С., В.И. Василевич, И.В. Игнатенко. "Экология", 1970, № 5, 25-34, РЖ Биол.", 1971, 4В529.
5. Вайнштейн Б.А. "Зоол.ж.", 1967, 46, № 7, 981-986, "РЖ Биол.", 1968. 3А75.
6. Василевич В.И. "Докл. АН СССР", 1963, 148, № 1, 214-216.
7. Василевич В.И. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы Отд. биол.", 1967, 72, вып. 3, 85-93, "РЖ Биол.", 1968, 3В574.
8. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л. "Наука" 1969, "РЖ Биол.", 1969, 12В562.
9. Василевич В.И. "Проблемы ботаники". 1969, 11, 108-118. "РЖ Биол.", 1969, 12В564.
10. Василевич В.И. В сб. "Мозаичность растительных сообществ и ее динамика", Владимир, 1970, 66-83. "РЖ Биол.", 1971, 5В560.
11. Василевич В.И. Докл. АН СССР", 1970, 190, № 5, 1246-1249, "РЖ Биол.", 1970, 6В506.
12. Василевич В.И. "Ботан.ж.", 1970, 55, № 3, 376-385, "РЖ Биол.", 1970, 8В465.
13. Василевич В.И. "Тр. Моск. о-ва испыт. природы", 1970, 38, 17-23, "РЖ Биол.", 1971, 1В555.
14. Василевич В.И. "Ботан.ж.", 1971, 56, № 5, 730-732. "РЖ Биол.", 1971, 10В676.
15. Василевич В.И. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 33-38, "РЖ Биол.", 1971, 9В543.

16. Василевич В.И. В сб. "Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм", Уфа, 1971, 116-123.
17. Виленкин Б.Я. В сб. "Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики". Минск, "Наука и техника", 1964, 290-297.
18. Гиляров А.М. "Ж.общей биологии", 1969, 30, № 6, 652-657, "РЖ Биол.", 1970, 4У14.
19. Голубев В.Н. В сб. "Количественные методы анализа растительности". 2, Рига, 1971, 68-73, "РЖ Биол.", 1971, 9В546.
20. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. Пер. с англ., М., "Мир", 1967.
21. Денисова А.В., Б.М. Миркин, Ф.М. Ханов, "Ботан. ж." 1970, 55, № 8, 1176-1181.
22. Дыренков С.А. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 6, 777-786. "РЖ Биол.", 1970, 11В571
23. Дыренков С.А., А.Д. Волков. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига 1971, 83-86.
24. Зайкова В.А., В.Д. Лопатин. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 7, 972-981.
25. Заугольнова Л.Б., Н.И. Шорина, В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 105-113. "РЖ Биол.", 1971, 9В548.
26. Злобин Ю.А. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 115-122, "РЖ Биол.", 1971, 9В549.
27. Ипатов В.С. "Вестник ЛГУ", 1968, № 21, 59-68.
28. Ипатов В.С. "Вестник ЛГУ", 1969, № 15, 43-53.
29. Ипатов В.С. "Вестник ЛГУ", 1970, № 3, 66-77.
30. Ипатов В.С. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 123-127, "РЖ Биол." 1971, 9В550.
31. Казанская Н.С. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 128-133, "РЖ Биол.", 1971, 8В629.
32. Карманова И.В., Ю.П. Иванилов. В сб. "Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги", Л., "Наука", 1970, 150-163, "РЖ Биол.", 1970, 9В547.
33. Карпов Д.И., Б.М. Миркин. В сб. "Анализ зако-

- номерностей растительного покрова и речных пойм". Уфа, 1971, 183-192.
34. Карпов Д.Н., Б.М. Миркин, Т.В. Полова. В сб. "Количественные методы анализа растительности". 2, Рига, 1971, 143-146. "РЖ Биол.", 1971, 9В552.
 35. Константинов А.С. "Успехи соврем. биол." 1969, 67, 1, 99-108, "РЖ Биол." 1969, 7У4.
 36. Кульба К.С. Теория информации и статистика. М., "Наука", 1967.
 37. Лебедев Д.В. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 9, 1324-1326, "РЖ Биол.", 1971, 1В562.
 38. Лившиц П.З., Н.А. Борисова, "Экология", 1970, № 3, 90-92.
 39. Лопатии В.Д. "Ботан. ж.", 1967, 52, № 7, 971-974. "РЖ Биол.", 1968, 5В560.
 40. Лопатин В.Д., В.А. Зайкова. "Ботан. ж.", 1966, 51, № 3, 309-321.
 41. Лоули Д.Н., А.Е. Максвелл. Факторный анализ как статистический метод. Пер. с англ. М., Физматгиз, 1967.
 42. Лысенко С.В. "Лесоведение", 1968, № 1, 18-26.
 43. Лысенко С.В. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 185-189. "РЖ Биол.", 1971, 9В553.
 44. Миркин Б.М. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 3, 459-461. "РЖ Биол.", 1970, 7В559.
 45. Миркин Б.М. Введение в количественные методы анализа растительности. Уфа, 1970.
 46. Миркин Б.М. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 10, 1405-1418. "РЖ Биол.", 1971, 3В597.
 47. Миркин Б.М., А.В. Денисова. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1969, 74, вып. 5, 85-89, "РЖ Биол.", 1970, 3В578.
 48. Миркин Б.М., А.В. Денисова, В.В. Гаврилова. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1970, 75, вып. 2, 87-97, "РЖ Биол.", 1970, 8В466.
 49. Миркин Б.М., Н.М. Муст, Л.Г. Наумова. "Экология", 1970, № 6, 32-36, "РЖ Биол.", 1971, 6В523.
 50. Миркин Б.М., В.С. Мухаметшина, Н.М. Муст, Л.Г. Наумова. В сб. "Количественные методы анализа растительности". 2, Рига, 1971, 199-202.

51. Ниценко А.А. "Вестник ЛГУ", 1971, № 3, 59 - 66, "РЖ Биол." 1971, 9В589.
52. Попова Т.В. "Бюл. Моск. о-ва испыт., природы. Отд. биол.", 1970, 75, вып. 4, 88-94.
53. Пузаченко Ю.Г. Изучение организации биогеоэкологических систем. Автореф. докт. диссерт. 1971. М.
54. Пузаченко Ю.Г., А.В. Мошкин, В сб. "Итоги науки. Медицинская география". 1969, вып. 3, 5-74.
55. Работнов Т.А. "Докл. АН СССР", 1960, 130, № 3, 711-713.
56. Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. 1925, Воронеж.
57. Рао С.Р. Линейные статистические методы и их применения. М., "Наука", 1968.
58. Сабардина Г., Я. Юкна. "Изв. АН Латв. ССР". 1965, № 2 (211), 75-82.
59. Самойлов Ю.И. "Ботан.ж.", 1970, 55, № 10, 1419-1431, "РЖ Биол.", 1971, 4В521.
60. Серегин П.А. В сб. "Мозаичность растительных сообществ и ее динамика". Владимир, 1970, 295-305
61. Сушина Р.Е. В сб. "Мозаичность растительных сообществ и ее динамика". Владимир, 1970, 306-323. "РЖ Биол.", 1971, 5В563.
62. Тархова Т.Н. "Ботан. ж.", 1971, 56, № 4, 517-521.
63. Топология степных геосистем. Л., "Наука", 1970.
64. Трасс Х.Х. "Ботан. ж.", 1971, 56, № 4, 457-464. "РЖ Биол.", 1971, 9В541.
65. Уранов А.А. В сб. "Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций". М., "Наука", 1968, "РЖ Биол.", 1969, 9В581.
66. Федоров В.Д. "Науч. докл. Высш. школы Биол. науки", 1970, № 2, 7-15.
67. Фрей Т.Э.-А. О математико-фитоэкологических методах классификации растительности. Автореф. доктор. диссерт. Тарту, 1967.
68. Фрей Т.Э.-А. В сб. "Применение математических методов в биологии". 1969, 4, 105-109, РЖ Биол", 1970, 6У12.
69. Фрей Т.Э.-А. "Тр. Моск. о-ва испыт. природы", 1970, 38, 237-247, "РЖ Биол." 1971, 2В563.

70. Фрей Т.Э.А., Л. Выханду. "Изв. АН Эст. ССР. Сер. биол.", 1966, № 4, 565-567.
71. Ярошенко П.Д. Теоретические вопросы в курсах ботаники для Высшей школы. Владимир, 1969.
72. Ярошенко П.Д., Юрова Э.А. В сб. "Количественные методы анализа растительности", 2, Рига, 1971, 298-304. "РЖ Биол.", 1971, 9В567.
73. Anderson D.J. "J. Ecol.", 1967, 55, № 2, 397-404. "РЖ Биол.", 1968 3В594
74. Anderson D. J. "J. Ecol.", 1967, 55, № 3, 623-635. "РЖ Биол." 1968, 10 В 559.
75. Anderson D.J. S.W.L. Jacobs, A.R. Malik. "Austral. J. Bot.", 1969, 17, № 2, 315-322, "РЖ Биол.", 1970, 6В505.
76. Araoz J., G. Sarmiento, M. Monasterio, "J. Ecol." 1971, 59, № 1, 39-50, "РЖ Биол.", 1971, 10В644.
77. Ashby E. "Ann. Bot.", 1935, 49, № 196, 779-798.
78. Austin M.P. "J. Ecol.", 1968, 56, № 1, 197-218, "РЖ Биол.", 1968, 11В575.
79. Austin M.P. "J. Ecol.", 1968, 56, № 3, 739-757.
80. Austin M.P., P. Greig-Smith. "J. Ecol.", 1968, 56, № 3, 827-844, "РЖ Биол.", 1969, 10У21.
81. Austin M.P., L. Orloci. "J. Ecol." 1966, 54, № 3, 217-227.
82. Bannister P. "J. Ecol." 1968, 56, № 1, 27-34. "РЖ Биол.", 1968, 11В527.
83. Barkham P., J.M. Norris. "Ecology", 1970, 51, № 4, 630-639, "РЖ Биол.", 1971, 5В573.
84. Beals E. "Wilson Bull." 1960, 72, № 2, 156-181.
85. Beals E. "Science", 1969, 165, № 3897, 981-985. "РЖ Биол." 1970, 5В638
86. Beschel R., P.J. Webber. "Ber. Naturwiss.-Medizin. Vereins in Innsbruck." 1963, 53, 9-22.
87. Boşcaiu N. V. Soran. "Vegetatio", 1965, 13, № 2, 88-96.
88. Bray J. R., J.T. Curtis. "Ecol. Monogr.", 1957, 27, № 4, 325-349.
89. Brisse H., G. Grandjouan. "Oecologia plantarum.", 1971, 6, № 2, 163-187. "РЖ Биол.", 1971, 11В652.
90. Byer M. D., "Ecologia", 1970, 51, № 1, 103-112, "РЖ Биол.", 1971, 1В550.
91. Cancellada Fonseca J.P., "Rev. d'ecol. et biol. du sol." 1969, 6, № 1, 1-30, "РЖ Биол.", 1969, 11А49.

92. Češka A. "Folia geobot. et phytotaxon.", 1966, 1, № 2, 93-100.
93. Češka A. "Folia geobot. et phytotaxon.", 1968, 3, № 1, 57-64, "РЖ Биол.", 1968, 11В529.
94. Češka A., Roemer H. "Vegetatio", 1971, 23, № 3-4, 255-277.
95. Chandapillai M.M. "J. Ecol.", 1970, 58, № 1, 193-201. "РЖ Биол.", 1970, 10В460.
96. Cooper Ch. F. "Ecology", 1961, 42, № 3, 493-499.
97. Crawford R. M.M., D. Wishart. "J. Ecol.", 1966, 54, № 3, 729-743.
98. Crawford R.M.M., D. Wishart. "J. Ecol." 1967, 55, № 2, 505-524, "РЖ Биол.", 1968, 3В576.
99. Crawford R.M.M., D. Wishart. "J. Ecol.", 1968, 56, № 2, 385-404, "РЖ Биол.", 1969, 4В533.
100. Crawford R. M.M., D. Wishart. R.M. Campbell. "J. Ecol.", 1970, 58, № 1, 173-191, "РЖ Биол.", 1970, 11В634.
101. Daget Ph. "Oecologia plantarum", 1968, 3, № 4, 299-312. "РЖ Биол.", 1969 11В626.
102. Dagnelie P. "Funct. Terrest. Ecosyst. Primary Prod. Level.", 1968, 481-486. "РЖ Биол.", 1969, 4В539.
103. Dakshini K.M.M. "Proc. Nat. Inst. Sci. India", 1968, B34, № 3, 127-133, "РЖ Биол.", 1969, 7В636.
104. Field J.G., "J. Ecol.", 1969, 57, № 2, 565-569. РЖБиол. 1970 3А123.
105. Flenley J.R. "J. Ecol." 1969, 57, № 2, 465-490. "РЖБиол". 1970. 2В698.
106. Fresco L.F.M. "Acta bot. neerland.", 1969, 18, № 3, 477-482. "РЖБиол.", 1970, 2В634.
107. Garcia-Novo F., F. Gonzalez Bernaldez, A. Gil-Giardo. "5 Simpos. Flora europea. Sevilla. 1967." 1969, 91-106, "РЖ Биол.", 1970, 7В557.
108. Gasquez J. "Bull. mens. Soc. linn. Lyon.", 1970, 39, № 10, 308-324. "РЖ Биол.", 1971, 5В586.
109. Gittins R. "J. Ecol.", 1968, 56, № 3, 845-869. "РЖ Биол.", 1969, 7У5.
110. Gittins R. "Ecol. Aspects Miner. Nutr. Plants." 1969, 37-66. "РЖ Биол.", 1971, 1В553.
111. Godron M. "Oecologia plantarum", 1966, 1, № 2, 187-197.
112. Godron M. "Oecologia plantarum." 1968, 3, №3, 185-212, "РЖ Биол.", 1969, 7В 579.

113. Godron M. "Oecologia plantarum", 1971, 6, № 2, 189-195.
114. Goff F. G., Zedler P.H., "Ecol. Monogr.", 1968, 38, № 1, 65-86. "РЖБиол.", 1969, 1В657.
115. Goodall D. W. "Austr. J. Bot.", 1953, 1, № 1, 39-63.
116. Goodall D.W. "Festschrift fur E. Aichinger", 1954, 1, 168-182.
117. Goodall D. W. "Vegetatio", 1969, 18, № 1-6, 19-35. "РЖБиол.", 1970, 1В620.
118. Gower J.C. "Biometrics", 1967, 23, № 4, 623-637, "РЖБиол.", 1968, 8А66.
119. Greig-Smith P. "Ann. Bot. N.S.", 1952, 16, № 62, 293-316.
120. Grigal D.F., H.F. Arneman. "Canad. J. Bot.", 1970, 48, № 3, 555-566, "РЖБиол.", 1970, 11В631.
121. Grunow J.O., G.N. Lance. "S. Afric. J. Agricul. Sci.", 1966, 2, 899-906, "РЖБиол.", 1968, 3В577.
122. Grunow J.O., G.N. Lance. "S. Afric. J.Sci.", 1969, 65, № 12, 341-348, РЖБиол., 1970, 12В547.
123. Hairston N.G., J.D. Allan, R.K. Colwell, D.J. Futuyma, J. Howell, M.D. Lubin, J. Mathias, J.H. Vandermeer. "Ecology", 1968, 49, № 6, 1091-1101, "РЖБиол.", 1969, 9У29.
124. Hall A.V. "J. Ecol.", 1970, 58, № 3, 591-602, "РЖ Биол.", 1971, 11В592.
125. Harrison C.M. "J. Ecol." 1970, 58, № 3, 573-589.
126. Harrison C.M. "Trans. Inst. Brit. Geogr.", 1971, 52, 113-127.
127. Horn H.S. "Amer. Natur.", 1966, 100, № 914, 419-424.
128. Hughes R. E., J. Dale. "Nature", 1970, 225, 756-758. "РЖ Биол.", 1970, 11В607.
129. Hurlbert S.H. "Ecology", 1969, 50, № 1, 1-8, "РЖБиол.", 1969, 12У5.
130. Jacquard P. "Oecologia plantarum", 1968, 3, № 2, 137-168, "РЖБиол.", 1970, 4В544.
131. Jacquard P., J. Caputa. "Ann. amelior. plantes.", 1970, 20, № 2, 115-158. "РЖБиол.", 1971, 1В557.
132. Juhacz-Nagy P. "Acta biol. Debrecina", 1966, 4, 59-66.
133. Juhacz -Nagy P. "Acta biol. Debrecina", 1966, 4, 67-81.
134. Juhacz -Nagy P. "Acta biol. Debrecina", 1967, 5, 43-56, "РЖБиол.", 1968, 11В530

135. Juhacz-Nagy P. "Acta biol. Debrecina," 1968, 6, 65-77, "РЖБиол." 1970, 6B496.
136. Juhacz-Nagy P. Vorträge II Ungar. Biometr. Konferenz. 1970, 365-367, "РЖБиол.", 1971, 5B572.
137. Kershaw K.A. "J. Ecol.", 1968, 56, № 2, 467-482. "РЖБиол.", 1969, 4B584.
138. Kershaw K.A., "Ecology," 1970, 51, № 4, 729-734, "РЖБиол.", 1971, 5B558.
139. Knight D. H., O.L.Loucks. "Ecology", 1969, 50, № 2, 219-234. "РЖБиол.", 1970, 3B632.
140. Koch L.F. "Ecology," 1957, 38, № 1, 145-148.
141. Lambert J.M., W.T.Williams. "J. Ecol.", 1962, 50, № 3, 775-802.
142. Lance G.N., W.T.Williams. "Computer J.", 1966, 9, № 1, 60-64.
143. Lange R.T. "Austr. J. Bot.", 1968, 16, № 3, 555-564. "РЖБиол.", 1969, 10B568.
144. Lange R.T., N.S. Stenhouse, C.E.Offer. "Austr. J. Biol. Sci.", 1965, 18, № 6, 1189-1204.
145. Loucks O.L. "Ecol. Monogr.", 1962, 32, № 2, 137-167.
146. Maarel E., van der. "Vegetatio." 1969, 19, № 1-6, 21-46, "РЖБиол.", 1970, 7B556.
147. McArthur R.H. "Amer. Natur." 1960, 94, № 874, 25-36.
148. McArthur R.H., J.W. McArthur. "Ecology," 1961, 42, № 3, 594-598.
149. McDonough W. T. "Vegetatio", 1965, 13, № 2, 97-101.
150. McGilchrist C. A., "Biometrics", 1965, 21, № 4, 975-985.
151. McIntosh R.P. "Science", 1958, 128, № 3316, 115-120.
152. McIntosh R.P., "Ecology," 1967, 48, № 3, 392-404.
153. McIntosh R.P. "Bot. Rev.", 1967, 33, № 2, 130-187. "РЖБиол.", 1968, 7B529.
154. McNaughton S.J. "Ecol.", 1968, 49, № 5, 962-972.
155. Margalef R. Perspectives in ecological theory. 1969.
156. Mead R. "J. Ecol.", 1968, 56, № 1, 35-45.
157. Mead R. "J. Ecol.", 1971, 59, № 1, 215-219.
158. Monk C.D., J.T. McGinnis. "J. Ecol.", 1966, 54, № 2, 341-344.

159. Moore J.J., S.J.P. Fitzsimons, E. Lambe, J.White, "Vegetatio", 1970, 20, № 1-4, 1-20. "РЖ Биол.", 1970, 11В550.
160. Norris J.M., J.P.Barkham. "J.Ecol.", 1970, 58, № 3, 603-619.
161. Noy - Meir I., M.P. Austin. "Ecology", 1970, 51, № 3, 551-552. "РЖБиол.", 1971, 3В593.
162. Numata M."Vegetatio", 1969, 19, № 1-6, 96-127. "РЖ Биол.", 1970, 7В621.
163. Odum H.T., J.E.Cantlon, L.S.Kornicker. "Ecology", 1970, 41, № 2, 395-399.
164. Ohmann L.F. "Bull. Torrey Bot. Club.", 1968, 95, № 1, 28-30.
165. Okali D.U.U. "J. Ecol.", 1966, 54, № 2, 419-425.
166. Orloci L. "J. Ecol.", 1966, 54, № 1, 193-215.
167. Orloci L."J.Ecol." 1967, 55, № 1, 193-206, "РЖ Биол.", 1968, 2В555.
168. Orloci L. "J. Ecol.", 1971, 59, № 2, 343-349.
169. Owen M.,D.J.Harberd. "J.Ecol.", 1970, 58, № 2, 399-408. "РЖБиол.", 1971, 2В565.
170. Pielou D.P., E.C. Pielou. "J.Theor. Biol.", 1967, 16, № 3, 427-437.
171. Pielou E.C. "J. Ecol.", 1960, 48, № 3, 575-584.
172. Pielou E.C. "Biometrics", 1965, 21, № 4, 908-920.
173. Pielou E.C. "J. Theor. Biol.", 1966, 13, № 1, 131-144.
174. Pielou E.C. "Amer. Natur.", 1966, 100, № 914, 463-465.
175. Pielou E.C. "Biometrics", 1967, 23, № 4, 657-670, "РЖБиол.", 1968, 8А65.
176. Pielou E. C. "Vegetatio", 1969, 18, № 1-6, 4-18. "РЖБиол.", 1970, 1В617.
177. Preston F.W. "Ecology", 1948, 29, № 3, 254-283.
178. Raunkier C.R. "Biol. Meddelelser", 1918, 1, № 3, 1-80.
179. Rauschert S. "Arch. Naturschutz und Landschaftsforschung.", 1969, 9, № 2, 153-174, "РЖБиол.", 1970, 7В560.
180. Ritter J. "Bull. Féd. Soc. hist. natur. Franche-Comte", 1969, 71, № 3, 63-66, "РЖБиол.", 1970, 8В463.
181. Roberts B.R. "J. South Afric. Bot.", 1967, 33, № 4, 241-246. "РЖБиол.", 1968, 4В595.
182. Roux G.,M. Roux. "Rev. stat. appl.", 1967, 15, № 2, 59-72, "РЖБиол.", 1968, 4В593.

183. Rubin J. "J. Theor. Biol.", 1967, 15, № 1, 103-144, "РЖБиол.", 1968, 2A49.
184. Sarkar P.K., O.W.Bidwell, L.F.Markus. "Soil Sci. Soc. Amer. Proc.", 1966, 30, № 2, 269-271.
185. Schmid P., N.Kuhn. "Naturwiss.", 1970, 57, № 9, 462, "РЖБиол.", 1971, 3B594.
186. Seal H.L. Multivariate statistical analysis for biologist. Methuen a. Co, 1968.
187. Sheldon A.L. "Ecology", 1969, 50, № 3, 466-467, "РЖБиол.", 1970, 5Y8.
188. Gibson R. Math. "Biosci", 1970, 6, 405-430, "РЖБиол.", 1970, 10A103
189. Singh J.S., R. Misra. "Can. J. Bot.", 1969, 47, № 3, 425-427, "РЖБиол.", 1969, 12B628.
190. Smith B. E., G. Cottam. "Ecology", 1967, 48, № 4, 546-558. "РЖБиол.", 1968, 6B602.
191. Swan J.M.A. "Ecology", 1970, 51, № 1, 89-102, "РЖБиол.", 1970, 12B548.
192. Swan J.M.A., R.L.Dix, C.F. Wehrhahn. "Ecology", 1969, 50, № 2, 206-212, "РЖБиол.", 1970, 2B633.
193. Tallis J.H. "J. Ecol.", 1969, 57, № 3, 765-787.
194. Thomas V.J. "J. Appl. Ecol.", 1970, 7, № 3, 487-496.
195. Tramer E.J. "Ecology", 1969, 50, № 5, 727-729.
196. Usher M.B. "J. Ecol.", 1969, 57, № 2, 505-514, "РЖБиол.", 1970, 2Y5.
197. Vandermeer J.H. "Ecology", 1969, 50, №3, 362-371, "РЖБиол.", 1970, 4Y16.
198. Watt S.A. "J. Ecol.", 1947, 35, № 1-2, 1-22.
199. Webb L.J., Tracey J.L., W.T. Williams, G.N. Lance. "J. Ecol.", 1967, 55, № 2, 525-538, "РЖБиол.", 1968, 3B592.
200. Webb L.J., J.L. Tracey, W.T. Williams, G.N. Lance. "J. Ecol.", 1970, 58, № 1, 203-232, "РЖБиол.", 1970, 11B636.
201. Welburn R.M., R.T. Lange. "Vegetatio", 1967, 15, № 2, 129-136. "РЖБиол.", 1968, 5B558.
202. Whittaker R.H. "Science", 1965, 147, № 3655, 250-260.
203. Whittaker R.H. "Brookhaven Symp. Biol.", 1969, 22, 178-196. "РЖБиол.", 1970, 9Y17.
204. Williams C.B. "J. Ecol.", 1944, 32, № 1, 1-44.
205. Williams W.T. "Bot. Rev.", 1967, 33, № 4, 379-386.

206. Williams W.T., M.B. Dale. "Nature", 1962, 196, № 4854, 602.
207. Williams W.T., M.B. Dale. "Advanc. Bot. Research." 1965, 2, 35-68.
208. Williams W.T., J.M. Lambert. "J. Ecol.", 1959, 47, № 1, 83-101.
209. Williams W.T., J.M. Lambert. "J. Ecol.", 1961, 49, № 3, 717-729.
210. Williams W.T., J.M. Lambert, G.N. Lance. "J. Ecol.", 1966, 54, № 2, 427-445.
211. Williams W.T., G.N. Lance, L.J. Webb, J.G. Tra-
C J.N. Conell. "J. Ecol.", 1969, 57, № 3, 635-654.
"РЖБиол.", 1970, 7B564.
212. Williams W. T., G.N. Lance, L.J. Webb, J.G. Tra-
sey, M.B. Dale. "J. Ecol.", 1969, 57, № 2, 515-535.
"РЖБиол.", 1970, 3Y10.
213. Wishart D. "Biometrics," 1969, 25, № 1, 165-170.
"РЖБиол.", 1969, 11A46.
214. Yarranton G. A. "Can. J. Bot.", 1967, 45, № 2,
249-258.
215. Yarranton G.A. "Ecology", 1969, 50, № 3, 390-395.
РЖБиол. 1970, 6B497
216. Yarranton G.A. "J. Ecol.", 1969, 57, № 1, 245-250
"РЖБиол.", 1969, 12B563.
217. Yarranton G.A. "Can. J. Bot.," 1970, 48, № 7,
1387-1404, "РЖБиол.", 1971, 2B564.
218. Yarranton G.A. "J. Ecol.", 1971, 59, № 1, 221-224.
219. Yarranton G. A., W.J. Beasleigh. "Can. J. Bot.", 1968,
46, № 7, 1591-1599, "РЖБиол.". 1969, 11B635.

УЧЕНИЕ О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ РАСТЕНИЙ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Проблемы изучения жизненных форм представляют основной раздел экологической морфологии растений (203, 204, 208). Однако, эти проблемы приобретают все более широкое значение, так как здесь скрещиваются интересы нескольких самостоятельных разделов ботаники. Ботанико-географы не могут обойтись без классификации и описания жизненных форм при характеристике ландшафта и растительности тех или иных территорий (34, 122, 194, 283, 363, 364 и др.). Геоботаники по праву считают набор и соотношение жизненных форм одной из важнейших характеристик фитоценоза любого ранга (253, 347); как известно, именно крупнейшие геоботаники и флористы (И.К. Пачоский, Г.Н. Высоцкий, Б.А. Келлер, В.В. Алехин, В.Н. Сукачев, Е.П. Коровин, М.В. Культасов и другие) были пионерами изучения жизненных форм растений в нашей стране (208). В последнее время признаки жизненных форм все больше используются систематиками в качестве таксономических, позволяющих не только разграничивать систематические группы, но и разрабатывать вопросы их эволюции (354). Процессы становления жизненных форм, их жизнедеятельность в различных условиях все больше привлекает внимание не только экологов, но и физиологов растений (19, 142, 143, 218, 364 и др.).

"Поток информации" в области познания жизненных форм за последнее десятилетие сильно возрос и становится трудно обозримым. Задача данной статьи несколько облегчается тем, что почти исчерпывающие сведения об ис-

торическом развитии и состоянии учения о жизненных формах до 1960 г. имеются в книге И.Г. Серебрякова (203); кроме того, есть краткий обзор достижений экологической морфологии в СССР за 50 лет (208) с большим библиографическим списком. Однако, и при этих условиях наш обзор не может претендовать на полноту представленных данных.

1. Определение объекта и терминология

Термин "жизненная форма" был введен Е. Вармингом, понимавшим под ней "форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни", Таким образом, имелась в виду вся совокупность приспособительных признаков, изменяющихся в онтогенезе растения. В дальнейшем, в связи со всеобщим признанием системы жизненных форм Раункиера, в ботанической литературе широко распространилось понимание жизненной формы именно как одного из раункиеровских типов (фанерофит, хамефит, геофит и т.д.). В основе такого деления лежал лишь один приспособительный признак – положение почек возобновления и способ их защиты в неблагоприятный период. Однако, этот признак был настолько существенным, что с ним оказался прочно коррелятивно связанным целый комплекс других очень важных признаков (322), в том числе и чисто физиономических, габитуальных.

Согласно определениям, данным И.Г. Серебряковым (203, 204), жизненная форма – это своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы, сложившийся в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям. С точки зрения эколого-ценотической жизненные формы выражают приспособленность определенных групп растений к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания и пространственному расселению и закреплению на территории. При этом подчеркивается, что жизненная форма есть категория морфологическая (в отличие от экологических групп); приспособления здесь осуществляются через спе-

цифику роста вегетативных органов. Динамичность жизненных форм особенно ярко выражается в сезонном ритме роста и развития растений. Последнее (неопубликованное) определение жизненной формы И.Г. Серебряковым (1968) звучало так: "Жизненная форма растения — это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды".

Очень близкое понимание жизненной формы высказано Б.А. Тихомировым (253): "Жизненные формы растений формируются в результате сложного интегрирования природы растений (включая сюда наследственность и арсенал эколого-физиологических, биологических и морфологических приспособлений) и условий биотической и абиотической среды. Таким образом, жизненные формы есть результат сложных и длительных реакций растений на условия среды, выражающийся в определенных биоморфах." Кроме того, этот автор особо выделяет фитоценотическую обусловленность жизненных форм: "Под жизненной формой в широком смысле следует понимать форму уживаемости растений, их сосуществования со своими соседями и окружающей средой.

Еще более резко оттеняется фитоценотический подход в определении жизненной формы Г.М. Зозулиным (89): "Жизненными формами мы считаем совокупности растительных организмов, имеющих качественно сходные приспособления для удержания особью площади обитания и распространения по ней".

Общебиологическое значение "жизненной формы" и исторический момент в ее становлении отчетливо выделены в определении жизненной формы растений и животных, данном Ф.П. Правдиным (182): "жизненную форму нужно рассматривать как результат действия естественного отбора в определенных условиях среды, выраженный во внешнем облике животного или растения". И далее автор подчеркивает, что этот внешний облик создается в рамках исходной структуры, характерной для данной систематической группы, и сочетается с определенными биологическими адаптациями — отношением к тем или иным экологическим факторам, сезонной ритмикой, поведением и т.д.

В современной литературе наряду с термином "жизненная форма" часто употребляются и другие, близкие по смыслу или даже идентичные. Так, во французских рабо-

тах в качестве синонима "жизненной формы" Рауликиера, обычно употребляется термин "биологический тип" (type biologique) В работах, написанных по-немецки и по-английски, чаще, чем термин "Lebensform" "lifeform" фигурирует термин "форма роста" ("Wuchsform", "growth form", "growth habit"). Соотношение между ними проанализировано J. Braun-Blanquet (291), который считает их практически равнозначными, но придает "формам роста" более частное, описательное, а "жизненным формам" — более общее и притом адаптивное значение. По Braun-Blanquet, жизненная форма — это "форма роста, сведенная к упрощенной формуле, с явно выраженными приспособлениями к среде обитания".

Примерно такое же содержание вкладывает F. Schmid (347) в предлагаемый им новый термин "эпиморфа". Раздел науки, изучающий этот объект, автор называет "эпиморфологией", и отличает ее от собственно морфологии.

Несколько иначе трактует "форму роста" H. Meusel и его школа (304, 325, 326, 328, 330, 331, 332, 343, 348, 367 и др.). Здесь особенно подчеркивается динамический характер исследуемого объекта. По Meusel (328), форма роста — это комплекс признаков, определяющих габитус растения, его пространственное и временное (разрядка моя — Т.С.) участие в окружающей среде. Как правило, в работах этой школы используются два термина: "форма роста" и "тип роста" (Wuchstyp). Форма роста (304, 330) — это совокупность габитуальных признаков, изменяющихся в ходе онтогенеза растения, иными словами, это морфологическое поведение индивида во времени. В форме роста выражается возникающая в филогенезе и специфическая норма реакции его вегетативных органов на определенные внешние условия (304). Сходные в существенных чертах индивидуальные формы роста объединяются в типы роста, как классификационную категорию.

Как видим, многие авторы выдвигают сейчас на первый план специфику, своеобразие жизненных форм и форм роста в рамках определенных таксонов. Однако, при классификации жизненных форм, особенно при объединении их в группы высокого ранга, всегда выступает на первый план конвергентность их структурных признаков более крупного масштаба. Это подчеркивается, в частности, в

трактовке жизненных форм геоботаниками БИН АН СССР в биокомплексных исследованиях под руководством Е.М. Лавренко (142, 143). Они широко используют вместо термина "жизненная форма" термин "экобиоморфа" и определяют ее следующим образом: "Экобиоморфы являются как бы типовыми адаптационными организменными системами, существующими в определенных условиях среды. К одной и той же экобиоморфе могут относиться представители разных родов, семейств, порядков, т.е. растения с различным филогенезом. Одни и те же условия среды из разного филогенетического материала путем отбора создают одну и ту же экобиоморфу или близкие экобиоморфы" (142).

Несмотря на разнообразие подходов к изучению жизненных форм, в связи с разными целями исследований, и на разнотой в терминологии, мы считаем возможным рассматривать в данном обзоре все работы, где речь идет о жизненных формах, биологических типах, формах и типах роста, эпиморфах, экобиоморфах и даже просто о габитусе, если он проанализирован с достаточной глубиной.

2. Региональные исследования жизненных форм

В работах последнего времени много внимания уделяется описанию жизненных форм тех областей земного шара и тех систематических групп, которые ранее были недостаточно изучены в этом отношении. К таковым относятся прежде всего жизненные формы и таксоны флоры тропиков, а также областей с суровыми, часто крайними условиями существования (Арктика, высокогорья, пустыни).

Очень большой новый фактический материал по жизненным формам дождевых тропических лесов содержится в сводке П. Ричардса (194), где этому посвящены две специальные главы: "Облик деревьев и кустарников" и "Травяной покров и зависимые синузии". В частности, описаны формы крон тропических деревьев, которые оказывались весьма разнообразными в связи с характером ветвления — всегда необильного (до 3-го, редко до 4-го, 5-го порядков), но очень варьирующего по направлению роста, расположению, периодичности формирования ветвей. Деревья дождевых лесов Америки и Африки, наблюдавшиеся в естественных условиях, очень легко дают порослевые побеги в случае уничтожения главного ствола (это опро-

вергает распространенное в ботанической литературе противоположное представление). Особенно интересно оригинальное исследование досковидных корней и корневых систем тропических деревьев. Показано, что "ходульные" корни обычно образуются у деревьев с сохраняющимся стержневым корнем, а досковидные связаны с поверхностными, плоскополусферическими корневыми системами, где главный корень обычно отсутствует и мощно развиты приповерхностные боковые корни. Из них постепенно формируются досковидные корни, характеризующиеся резко неравномерным, отчетливо эпинастическим ростом в толщину; при этом в образовании выростов участвует и ствол. Это видно на поперечных сечениях досковидных корней. Автор показывает, что приспособительное значение досковидных корней как опорных образований сильно преувеличено в литературе и вообще не может служить причиной их возникновения. Основной фактор, влияющий на формирование досковидных корней, — недостаточная аэрация глубоких слоев почвы. Это не позволяет развиваться стержневому корню, и водоснабжение идет только через боковые горизонтальные, причем весьма вероятно, что только те секторы ствола, которые непосредственно примыкают к боковому корню, получают возможность интенсивно утолщаться; в промежуточных секторах камбий работает гораздо слабее. Есть и другие "причинные" теории, объясняющие образование досковидных корней, однако ни одна из них полностью не удовлетворяет автора.

Интересно, хотя далеко не полно, описание трав тропического леса. Подчеркивается, что многие из них должны быть отнесены к "травянистым фанерофитам" Раункиера, т.к. их почки возобновления находятся довольно высоко над землей. Наличие корневищ у таких трав автор считает приспособлением только к вегетативному размножению, т.к. у них отсутствует функция "переннирования". Листья трав имеют тенденцию приближаться к господствующим формам листьев древесных и кустарниковых ярусов (цельнокрайние, продолговатые и ланцетные), но отличаются разнообразием окраски, формы края, большей мягкостью и меньшей продолжительностью жизни. Долговечность жизни листьев деревьев и кустарников подтверждается поселением на них многочисленных эпифилльных организмов. Очень подробно описаны автором эпифитные жизненные формы и "растения-удушители".

В целом, Ричардс стремится к развенчанию многих уже привычных грубо телеологических толкований тех или иных структурных особенностей жизненных форм и скорее склонен искать конкретные причины, вызывающие их появление, в своеобразной экологической обстановке влажно-тропического леса.

Обильна биоморфологическими материалами и крупнейшая за последнее время сводка Г. Вальтера (34), где также достаточно подробно и с многочисленными иллюстрациями охарактеризованы главнейшие жизненные формы влажно-тропических лесов, тропических высокогорий, тропических полувечнозеленых и листопадных лесов, саванн и разнообразных типов растительности субтропических аридных областей, в том числе австралийских, африканских и американских пустынь. В сводке Вальтера превосходно показаны экологические ряды и распределение разных жизненных форм в зависимости от экологических факторов, например, полная гамма смен разных форм деревьев (вечнозеленых и листопадных, высоких и низкорослых, с "нормальной" и зонтиковидной кроной, с "нормальным" и водозапасающим стволом) в зависимости от длительности сухого периода в месяцах (34), или ряд различных по габитусу форм мангровых в зависимости от глубины погружения, или взаимосвязь между развитием надземных и подземных органов разных жизненных форм в зависимости от влажности почвы.

Особый интерес представляет специальный анализ явления сезонного листопада во многих типах растительности в тропиках, т.к. вечнозеленость или листопадность — один из важнейших признаков жизненных форм. Отметив связь листопада в этих областях с сухим сезоном, Вальтер подчеркивает, что распускание новых листьев далеко не всегда совпадает с началом дождливого периода и усматривает явную коррелятивную связь начала роста новых побегов с началом подъема температуры независимо от влажности. В областях, где влажный период более прохладен (зимние дожди), а лето сухое и жаркое, обычно господствуют не листопадные, а вечнозеленые деревья, у которых листья разворачиваются не осенью перед наступлением дождей, а весной, при повышении температуры. Автор заключает, что в областях с неблагоприятным временем года развитие растений идет в двух различных направлениях:

1. Листья приобретают более ксероморфную структуру и переносят неблагоприятный период (жестколистные растения зимнедождливых областей, эвкалипты, филлоидийные акации, зимнезеленые виды лиственных деревьев и жестколистные хвойные).

2. Листовые органы становятся недолговечными и не сохраняются в течение неблагоприятного сезона, но зато могут быть гигроморфными, как у всех листопадных видов деревьев.

Какой из двух типов преобладает в данном типе растительности — зависит по Вальтеру, от конкурентных их способностей. Преимущества у тех и у других есть, но совершенно разные. Вечнозеленые могут сразу начинать фотосинтез по миновании неблагоприятного периода, но зато расход материала на постройку листовой у них велик. Листопадные виды теряют некоторое время на ежегодное возобновление листовой поверхности, зато при гигроморфной структуре листьев затраты материалов относительно малы.

О происхождении листопадности пишет также Д. Аксельрод (288), имевший возможность посетить ряд стран тропической зоны и умеренной зоны южного полушария. Он считает, что впервые признак листопадности возник еще в раннем мелу в низких широтах северного полушария с теплоумеренным климатом, как реакция на возрастающую сухость в прохладное время года. В дальнейшем этот признак оказался "преадаптацией" к расселению листопадных форм в более суровые климаты северного полушария — в резко континентальный со сменой сухого и влажного времени года, в умеренно-холодный с зимой и в холодный климат высоких широт с резко выраженным фотопериодизмом. Для средних и высоких широт южного полушария листопадные формы не характерны, здесь климатические условия благоприятствовали расселению вечнозеленых растений. Тем интереснее сообщение Г. Вальтера (34) о существовании в некоторых районах Австралии группы листопадных эвкалиптов, до тех пор неизвестных.

В некоторых работах обстоятельно и оригинально обсуждается морфологический механизм возникновения листопадности (183) и дается эколого-физиологический анализ явления вечнозелености (352).

Помимо общих сводок в последние годы появилось довольно много частных работ по экологической морфологии

тропической растительности разных стран Ю. Америки, Африки, Азии. Очень богата фактическим материалом большая статья Kogiba (313). Им исследованы периодичность роста и цветения, способ ветвления, формирование почек и характер листопада у 543 видов деревьев и кустарников, произрастающих в Сингапуре, в естественных лесах и в ботаническом саду.

Подчеркивается очень большое разнообразие биологических типов древесных растений и в равномерно-благоприятном климате Сингапура. Среди вечнозеленых различаются вечнорастущие, многократно растущие и прерывисто растущие формы, с моноподиальным и симподиальным нарастанием. По сочетанию этих признаков автор выделяет 6 типов вечнозеленых деревьев. Кроме того, намечен ряд переходных форм от вечнозеленых с прерывистым ростом к настоящим листопадным и проанализирована связь листопада с ростовыми процессами. Автор подчеркивает внутреннюю коррелятивную обусловленность явлений листопада, который не вызывается, а лишь стимулируется периодической сухостью. Листопадность многих деревьев в тропиках неадаптивна по природе, пишет автор, так же, как непрерывность или прерывистость деятельности конусов нарастания. Все эти свойства в постоянно благоприятных условиях выражаются свободно, а в условиях с более ограниченным режимом температуры и влажности могут существовать только некоторые биологические типы, откуда и возникает внешнее впечатление о строгой адаптивности их признаков; на самом деле это результат отбора (на популяционно-видовом уровне Т.С.), но не причина возникновения самих признаков (на организменном уровне - Т.С.). Среди исследованных видов местного происхождения оказалось 103 вечнозеленых вечнорастущих, 154 вечнозеленых с прерывистым ростом и 108 листопадных.

В специальных работах освещается экология, разнообразие и спектры жизненных форм тропических типов растительности Конго (315), Индии (316), Венесуэлы (361), Лаоса (362), Мадагаскара (311, 312), островов Карибского моря (351) и других стран. Но кроме того, исследования тропических жизненных форм, иногда очень детальные, входят часто в монографические описания систематических групп различного ранга. Следует отметить го-

раздо более серьезное и глубокое внимание современных систематиков к структуре вегетативных органов и их морфогенезу, чем это было свойственно "традиционным" таксономическим работам в недавнем прошлом.

Из таких монографических работ прежде всего необходимо назвать в высшей степени интересную и оригинальную книгу известного исследователя тропических растений Э. Корнера (Corner, 296) о пальмах. В ней вопросы собственно классификации занимают менее 100 страниц, а около 300 страниц посвящено сравнительной морфологии органов и эволюции пальм. Перед нами проходят очень живо описанные одноствольные, дихотомически ветвящиеся в верхней части кроны, кустящиеся, так называемые "бесстебельные" пальмы — геофиты с подземным стеблем и, наконец, знаменитые ротанги с их приспособлениями к лазанию. Подробнейшим образом описан онтогенез листьев, прорастание семян, развитие проростков. Из сравнения с другими сходными физиономическими типами однодольных вытекает заключение автора о том, что именно пальмы были наиболее древней анцестральной группой однодольных и жизненные формы всех современных однодольных, особенно древовидных, в той или иной степени несут эти предковые черты (см. также 262). Гипотетическая мезозойская пальма рисуется автором как крупное растение с массивным, дихотомически ветвящимся, снабженным колючками стволом, розеткой крупных сложных листьев и терминальным соцветием, из массивных цветков которого формируются колючие плоды с ариллуcom.

Перу этого же автора принадлежит интересное монографическое описание семейства Moraceae (296)

Морфогенез некоторых пальм, а также и других древовидных однодольных, преимущественно линейных со вторичным приростом стволов, с особым вниманием к их анатомии, разбирается в серии работ Р. Tomlinson,

M. Zimmermann и их сотрудников (355, 356, 357, 358, 368, 369), проведенных на базе тропического ботанического сада в Майами (Флорида). Особенно интересно описание возрастных изменений и способов ветвления, определяющих в конечном счете габитус этих своеобразных жизненных форм (355, 368). В работе по филогении сцинтаминовых (354) дается оригинальная схема эволюции жизненных форм (форм роста) в этом тропическом по-

рядке (рис. 1). В качестве исходной фигурирует форма *Phenakospermum* с прямостоячим древовидным стволом, состоящим из укороченных междоузлий с верхушечным соцветием и подземными столонами, служащими для вегетативного размножения. Близки к этой форме и жизненные формы *Ravenala* и некоторые *Strelitzia*, от которых в свою очередь выводятся гигантские "травы" типа *Musa* и *Ensete*, с клубневидно утолщенным и крайне укороченным

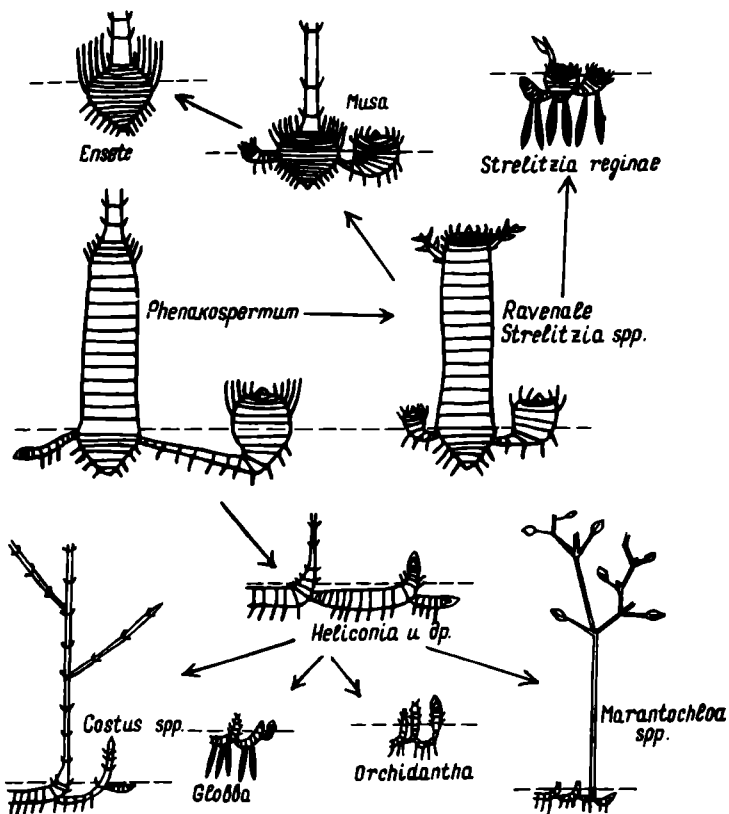


Рис. 1. Эволюция форм роста Scitamineae (по Tomlinson, 1962). Масштабы на схеме не соблюдены. Показаны только основания влагалищ листьев и корни, иногда запасующие (черным).
Объяснения в тексте

подземным стеблем (надземный стебель представлен только цветоносом), и типа *Strelitzia reginae*, с утолщен-

ными запасующими корнями. С другой стороны, от исходной формы выводятся корневишные травы, характерные для семейств *Heliconiaceae*, *Cannaceae*, *Zingiberaceae*, многих *Marantaceae*. Корневища у них из коротких мясистых сегментов, симподиально нарастающие; надземные стебли с удлинненными междуузлиями, слабые, травянистые, после плодоношения отмирающие. Автор разбирает не только пути эволюции форм роста в целом, но и характер трансформации отдельных их признаков, и отдельно строит схему филогенетических отношений семейств в пределах порядка. Предложено оригинальное толкование корневища как органа *sui generis*, не гомологичного надземному стеблю, а развивавшегося с самого начала в качестве особого, своеобразного, подобно стигмариам лепидодендронов и ризофорам селлагинелл. Схему эволюции форм роста в пределах *Scitamineae* автор считает применимой ко всем однодольным в целом. Эта работа перекликается с известной работой Holttum о формах роста однодольных (309).

В этом же центре детально изучались некоторые водные и прибрежные жизненные формы, в том числе мангровые (303).

Бамбуки детальнейшим образом описаны в монографии McClure (323). Как и в книге Корнера, собственно классификация занимает здесь, очень небольшое место, порядка 20 страниц, а остальные 300 посвящены строению и развитию вегетативных и репродуктивных органов и вегетативному размножению бамбуков. Мы узнаем о двух основных типах корневищ бамбуков — пахиморфных и лептоморфных; об особенностях их ветвления и кушения, обуславливающих формирование рассеянных зарослей из одиночных "соломин" или компактных "кустов": об особенностях роста и ветвления надземных побегов, в частности, о своеобразном очень раннем "кушении" боковых веточек главного "ствола"; о ранних этапах развития ювенильных растений и о разнообразном габитусе взрослых. Выявляется также экологическая и географическая приуроченность разных жизненных форм бамбуков.

Очень существенный вклад в изучение тропических жизненных форм делают французские ботаники, в том числе сотрудники научно-технического исследовательского центра ORSTOM (Office de la recherche scientifique et technique Outre-Mer) в Абиджане (Берег Слоновой Кости). Среди изданий ORSTOM следует отметить обстоятельную моно-

графию F.Hallé (306) по биологии и морфологии тропической трибы гардениевых (Rubiaceae). Жизненные формы этой трибы очень разнообразны: крупные деревья до 40 м высотой и до 1 м в диаметре, например, виды *Duroia*, *Brenania*, *Randia exaltata*, *Gardenia tubifera*; небольшие деревья (до 10 м, например *Schumanniophyton*, *Oxyanthus*, *Massularia*, *Posoqueria* и т.д.); древеснистые лианы (*Atractogyne*, *Sherbournia* и т.д.); эпифиты, в том числе суккулентные (*Hillia*), и другие, более редко встречающиеся жизненные формы – крупные малодревесневшие растения и ползучие древеснистые хамефиты. Очень большой интерес представляет анализ структуры кроны разных типов деревьев этой трибы. Показана существенная разница в поведении главной оси, – всегда моноподиально нарастающей, облиственной и не переходящей в генеративную фазу, – и боковых плагиотропных ветвей, имеющих ограниченный рост, обычно симподиальных и несущих соцветия. Типы распределения и ритмы формирования боковых ветвей закономерно изменяются в экологическом ряду – от растений лесных, глубокотеневых до растений открытых и сухих мест. Описаны своеобразные “филломорфные ветви” лесных деревьев (частный случай листовой мозаики) и оригинальные “мирмекофильные” структуры на побегах.

Обобщение материалов по архитектуре и динамике роста тропических деревьев осуществлено в монографии F.Halle и P.A.A. Oldeman.

В диссертации о тропических *Suraceae*, их морфогенезе и вегетативном размножении G.Lorougnon (320) описаны различные корневишные, клубневые, подземно- и надземностолонные тропические виды *Surcus*.

Весьма интересны работы о жизненных формах тропических суккулентов. В африканско-мадагаскарском роде *Rachyrodium* (Arocynaceae) описан ряд от одноствольных суккулентных деревьев – фанерофитов до низких разветвленных хамефитов с шаровидным мясистым стволиком, иногда погруженным в почву, а также до подушковидных суккулентов (312). К эндемам юго-западной части Мадагаскара принадлежат 11 видов 4 родов в высшей степени своеобразного семейства *Didiereaceae*, отнесенного теперь к кругу родства *Centrospermae*. Эти суккулентно-листопадные деревья и кустарники с резкой гетерофиллией и дифференциацией удлиненных и укороченных побегов, с

крупными колючками листового происхождения, описаны в морфогенетическом плане (337). Есть детальные наблюдения над ростом тропических древовидных молочаев (353).

Переходя к некоторым примерам региональных исследований жизненных форм вне тропических областей, отметим ценные работы по жизненным формам субальпийских деревьев и кустарников Новой Зеландии (365), до этого мало известным. Исследовалась не только общая форма роста, но и периодичность роста в длину и толщину, формирование и структура почек, длительность жизни листьев. В противоположность существовавшему ранее в литературе мнению, обнаруживается ясная ритмика роста, соответствующая смене времен года, хотя их в Новой Зеландии не 4, как в сев. полушарии, а всего 2, с менее резкими переходами: лето и зима. Среди новозеландских субальпийских древесных форм имеются виды и со "специализированными" (с чешуями), и с "неспециализированными" (без чешуй) почками, причем те и другие оказываются достаточно хорошо приспособленными к перенесению неблагоприятного периода. Листопадные формы практически отсутствуют, а длительность жизни листьев варьирует от одного года и менее до 3 - 7 лет. Замечено, что по мере увеличения высоты местонахождения над ур. моря один и тот же вид имеет тенденцию к изменению жизненной формы от прямостоячего дерева или кустарника к полегающим и стелющимся формам; эта тенденция почти всеобща.

В СССР планомерное региональное исследование спектров жизненных форм и их характерных особенностей ведется главным образом в тундровой и лесотундровой зоне, в степях, пустынях и в некоторых высокогорных районах.

За последние годы вышло несколько сборников и монографий, посвященных экологии растений Арктики и Субарктики, где жизненным формам уделено серьезное внимание. В монографии Б.А. Тихомирова (253) подчеркивается, что несмотря на общую суровость климата Арктики, микроклиматические условия в тундрах крайне разнообразны, и это создает предпосылки для разнообразия жизненных форм. Наряду с сосудистыми растениями большую роль играют низшие споровые и мхи. В частности, весьма разнообразны жизненные формы лишайников. Поми-

мо общеизвестных кустистых, листоватых и накипных форм, здесь представлены трубчатые наземные и эпилитные (в полярных пустынях), а также эпифитные, не только на древесных, но и на травянистых растениях. Имеются лишайники, развивающиеся без прикрепления к субстрату (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria richardsonii*, *C. nivalis*); они играют роль своего рода "перекати-поле". Древесные жизненные формы в тундровой зоне принадлежат преимущественно к категории стлаников, хотя есть одно "карликовое многоствольное дерево" — *Alnaster fruticosus*. Особенно обильны шпалерные кустарнички. Группа кустарничковых жизненных форм гетерогенна по своему происхождению и морфогенезу: листопадные виды (*Betula*, *Salix*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*) и вечнозеленые (*Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Diapensia obovata* и др.); виды, связанные по экологии и ценогенезу с бореальными болотами (*Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos*), с лесами (*Vaccinium myrtillus*, *Betula pana*), с прибрежными луговыми полянами (виды *Salix*), со скальными горно-гольцовыми сообществами (*Dryas*, *Rhododendron*, *Loiseleuria procumbens* и др.). Промежуточное положение между древесными и травянистыми формами занимают своеобразные биоморфы, сходные с полукустарничками аридных областей, — стержнекорневые, с мощным несколько одревесневшим каудексом и однолетними надземными малооблиственными генеративными побегами (*Novosieversia glacialis*, *Oxytropis nigrescens*, виды *Artemisia* и др.). С высокогорными областями Арктику роднят многочисленные растения — подушки, которые очень разнообразны и образуют ряд от рыхлых, приближающихся по характеру побегообразования к шпалерным кустарничкам, до плотных (*Silene acaulis*, *Minuartia arctica*); травянистые подушки обычно имеют густорозеточные побеги и слабо развитый каудекс (виды *Graba* и др.). Из травянистых жизненных форм весьма многочисленны корневишные (30–35% видов арктической флоры); они растут и на влажных и на сухих местообитаниях. Рыхлокустовые и плотнокустовые формы (гл. образом злаки) приближаются к подушковидным по своим защитным приспособлениям, образуя свой фитоклимат благодаря большому числу отмерших, но сохранившихся побегов. Луковичных и клубневых форм в Арктике мало; лиан нет. Один из видов (*Polygonum laxmannii*) можно отнести к форме "перекати-поле". Часто встреча-

ется размножение выводковыми почками, что свидетельствует о значительных приспособительных реакциях на суровые условия среды. Немногочисленные однолетники в Арктике ведут себя не как эфемеры, а как растения, развивающиеся в течение всего вегетационного сезона и плодоносящие осенью; имеются переходы от двулетних монокарпиков к многолетним монокарпикам по мере продвижения на север даже у одного и того же вида.

Примечательно, что нет ни одной жизненной формы растений, специфичной только для Арктики. Одной из причин этого автор считает молодость Арктики как природного комплекса. Но, конечно, количественные соотношения жизненных форм в разных районах в подзонах Арктики своеобразны.

Разработка вопросов побегообразования, морфогенеза и приспособительных особенностей отдельных групп и видов растений тундры и лесотундры велась рядом исследователей (36, 38, 71, 72, 73, 74, 81, 82, 83, 84, 176, 177, 232, 280). Результаты морфолого-анатомических исследований подтвердили мнение о мезофитном характере арктических растений (38); ксероморфные черты здесь если имеются, то выражены слабо. Таким образом, отвергается представление о "физиологической сухости" тундровых местообитаний. Мезофитный тип структуры наиболее приспособлен к постоянной влажности воздуха и почвы при пониженной температуре и непрерывном освещении в течение всего вегетационного периода. Своеобразные приспособительные черты арктических растений выражаются, в частности, в мелколистности и в слабом развитии и неглубоком залегании корней, даже стержневых. Отмечены некоторые общие черты шпалерных жизненных форм кустарничков (81, 84, 280): длительный моноподиальный и плагиотропный рост побегов, слабые темпы ветвления, большая продолжительность ювенильного периода и общая длительность жизни, исчисляемая десятками лет. Некоторые из этих форм по характеру приближаются к травянистым растениям (*Sibbaldia procumbens*, *Potentilla crantzii*), однако их многолетние побеги сильно одревесневают. В ценном монографическом исследовании биологии и экологии карликовой березки (176) отмечена большая изменчивость ее жизненной формы в разных условиях произрастания: в подзоне кустарниковых

тундр, где *Betula nana* является эдификатором или созидикатором большинства сообществ, а также в словых и березовых редколесьях она представляет собой столющийся кустарник, высотой до 1 м, с приподнимающимися в верхней части скелетными ветвями, достигающими значительного возраста (до 70 лет), с подземным и надземным ветвлением. Из этой основной и родоначальной формы выводятся низкорослые кустарники некоторых типов пятнистых тундр со слабо полегающими и сравнительно недолго живущими ветвями и ползучий кустарничек болотистых местообитаний, характеризующийся только надземным ветвлением и быстрым отмиранием ветвей в торфяной толще. Уточнение ряда признаков позволяет автору выделить в качестве своеобразной жизненной формы группу низкорослых гилоарктических кустарников, небольшая высота которых связана с подавлением роста и полеганием, но не с сокращением жизненного цикла скелетных осей. Длительность жизни особей и отдельных осей у них не меньше, чем у деревьев. Специально проанализирован "механизм" полегания и его приспособительное значение. Еще одна монографическая работа посвящена тундровым представителям подсемейства *Andromedoideae* (280); ее значение выходит за рамки простого исследования приспособительных черт избранных видов, и о ней речь будет несколько ниже.

Среди многочисленных работ, посвященных изучению флоры и растительности высокогорий СССР, выделяется давно проводимая серия исследований жизненных форм растений в естественных условиях обитания на Памире. Большая часть этих исследований принадлежит А.П. Стешенко (236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245). Ею было исследовано более 100 видов многолетних растений — представителей нескольких типов растительности (высокогорные пустыни, редкотравные степи, луга, подушечники, комплекс криофитов), в пределах субальпийского, верхнеальпийского и нивального поясов на высоте от 3600 до 4800 м над уровнем моря. Основные жизненные формы этих высот — кустарники, кустарнички, полукустарнички, подушки и травянистые многолетники, преимущественно корневищные (85% видов луговых ценозов), в меньшей степени — стержнекорневые. Монографически описана жизненная форма пустынных полукустарничков, господствующих в субальпийском поясе (*Eurotia ceratoides*, *Artemisia*

rhodantha и др.) У этих растений многолетняя часть представлена стрежневым корнем, одревесневшими подземными партикулами и надземными побегами нескольких типов. Длительность жизни особей в среднем 50–75 (100) лет, но может увеличиваться на предельных высотах до 200 – 300 лет. Смена скелетных осей осуществляется довольно редко – через 7 – 25 лет. В онтогенезе очень длительна ювенильная фаза. Остальные жизненные формы также охарактеризованы очень четко. Для кустарников и кустарничков, встречающихся преимущественно по руслам рек, у озер, среди скал и осыпей (*Salix oxycarpa*, *Daiphora dryadanthoides*, *Comarum salesovianum* и др.) характерны многолетние подземные "стволы" и надземные ветви с годичными побегами трех типов, верхушки которых ежегодно отмирают и это усиливает степень ветвления. Длительность жизни скелетных ветвей велика (15–60 лет), годичные же приросты обычно малы. Отличительной особенностью высокогорных растений – подушек (*Sibbaldia tetrandra*, *Acantholimon diapensioides* и др.) является преобладание нерастания в горизонтальном направлении и развитие в основании растения ритмично ветвящихся скелетных ветвей с огромным числом придаточных корней, хотя главный корень сохраняется тоже много лет. Число вегетативных побегов превышает число цветущих в десятки раз. Продолжительность жизни подушек огромна: до нескольких сотен лет.

У травянистых растений корневища обычно погружены в почву на глубину 5–15 см и имеют большое число придаточных корней; среди надземных побегов преобладают вегетативные и скрытогенеративные. Чем больше образуется генеративных побегов, тем раньше отмирают участки корневищ. На корневищах и на главных корнях стержнекорневых трав имеется очень много спящих почек. Длительность жизни монокарпических побегов трав как правило велика (они полициклические). Общая продолжительность жизни особей у трав – в пределах 20 – 60 лет (но бывает и намного больше: ковыль галечный – свыше 100 лет на предельных высотах; 236).

Для всех жизненных форм памирских растений отмечаются своеобразные общие черты: сокращение до минимума роста побегов в длину, преобладание вегетативных побегов и подавленность генеративного развития, значительное увеличение числа порядков ветвления при замед-

ленной смене скелетных осей, разрастание побегов вдоль поверхности почвы или погружение корневищ, стволов, ветвей и "партикул" на значительную глубину в почву, не слишком глубокие корневые системы, повышенная способность к образованию придаточных корней, большой запас спящих почек, раннее формирование почек возобновления (нередко за 2 года до разворачивания), значительное увеличение общего возраста растений и сроков пребывания их в ювенильном состоянии. Все эти признаки должны расцениваться как реакция на крайне суровые почвенно-климатические условия. Часть из них закреплена наследственно, а часть может изменяться при пересадке растений в более благоприятные условия: сильно укорачивается общая длительность жизни, ускоряется цикл развития отдельных ветвей, намного увеличиваются размеры растений и повышается их способность к образованию генеративных побегов (244). Генеративное развитие коррелирует с меньшей длительностью жизни; преимущественно вегетативное - вызывает ее продление.

Богатейшую информацию о жизненных формах растений аридных районов СССР содержит двухтомная монография Е.П. Коровина "Растительность Средней Азии и Южного Казахстана" (122). Этот ботанико-географический труд создан на экологической основе как сводка многих частных работ и результат собственных многолетних наблюдений.

Для каждого подразделения растительного покрова, описываемого автором, дается глубокая и детальная характеристика жизненных форм, создающих его физиономию и отражающих в своей структуре и поведении комплекс специфических условий обитания. Особенно много мы узнаем о типах "эремофитов" - растений пустынь. В частности, древесные и кустарниковые пустынные растения резко отличаются от "обычных" деревьев и кустарников лесной зоны, и по форме роста ("ксеродендроны"), и по сезонному поведению (жаропокой). Подчеркивается обязательная черта всех жизненных форм аридных районов - периодическая потеря растениями значительной части годовичного прироста (в период засухи) - иногда в форме листопада и высыхания листьев, а часто в форме "стеблепада" или превращения части стеблей в колючки. Охарактеризованы полукустарники и однолетники-эфемеры, как доминирующие жизненные формы пустынных областей, специализирован-

ные формы галофитов и весьма обычные в пустынях геофиты. Показано различие между разными типами полукустарников, в том числе формы, переходные к травам ("полутравы"). В описании очень разнообразных типов растительности гор Средней Азии особо выделяются характеристики полусаванновых геофитов с подземными органами в виде клубней и колючих подушек, господствующих в сообществах нагорных ксерофитов. Клубневые растения различаются по способу образования клубней, их форме, глубине погружения в почву. В одних случаях это мощно вздутые главные корни (*Ferula jaeschkeana* - монокарпик), в других - боковые ветви корня (*Ferula tubifera*, *F. karatavica* - монокарпики, виды *Eremostachys* - поликарпики), в третьих - разросшийся гипокотиль (у *Euphorbia ferganensis* имеющий вес до нескольких килограммов), причем среди гипокотильно-клубневых также есть и монокарпики (виды *Scaligeria*, *Muretia*), и поликарпики (виды *Bunium*, *Corydalis*, *Albertia*). Часто аналогичную запасующую функцию выполняет не клубневидный, а равномерно сильно утолщенный веретеновидный корень (*Rheum*, *Grambe*). У видов *Eremurus* ежегодно на коротком корневище образуются "розетки" утолщенных запасующих корней, живущие лишь до следующего сезона и сменяющие друг друга.

У некоторых злаков (*Hordeum bulbosum*) роль клубня выполняет нижнее междоузлие соломины. Ключие подушки - конвергентная форма растений из разных семейств (*Acantholimon*, *Gypsophila*, *Acanthophyllum*, *Tragacantha*, *Opobrychis* и др.); они резко отличны от мягких мезофильных подушек криофильных растений Памира, имеющих тенденцию к "расползанию" и обильному образованию придаточных корней.

Некоторые формы роста "полутравянистых" растений в высокогорьях Средней Азии живо напоминают другие весьма своеобразные высокогорные формы - *Espeletia* в Андах, которые, правда, вырастают в высоту до 9 м (366), против 30-50 см у *Macrotomia euchroma*. Общее у них то, что очень долго сохраняются неразрушенные мертвые основания листьев, окутывающие ось растения и вероятно играющие защитную роль в своеобразных, весьма суровых по перепадам не только сезонных (в Средней Азии), но и суточных (в Андах) температур.

Ряд общих соображений о структурных приспособлениях растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана высказан В.К. Василевской (35). И.Г. Серебряков (205) специально анализирует способы нарастания системы побегов у древесных растений аридных областей, выделяя особый "ксерогенный" тип симподиального нарастания. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений описываются во многих частных и сводных работах (159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 198, 199 и др.). Среди них выделяется работа А.П. Стешенко (246), в которой детальнейшим образом проанализированы способы роста побегов у пустынного злака *Aristida karelinii* и его морфологические приспособления к жизни на барханных песках.

После серии плодотворных исследований жизненных форм растений в степях и пустынях Центрального Казахстана в условиях стационара (15, 16, 22, 58, 142, 190), результатом чего было выявление основного состава жизненных форм и их региональная классификация (20, 21, 23, 179), появился очередной том "Биокомплексных исследований в Казахстане" (19) - коллективный труд сотрудников БИН, ЗИН АН СССР и АН КазССР под общей редакцией А.А. Юнатова и Е.М. Лавренко. В нем дается обзор жизненных форм растений, микроорганизмов и животных исследованных территорий, а затем по единому плану и методике комплексно характеризуются основные компоненты степных сообществ (11 видов, в том числе ковыли, типчак и полыни) и пустынных сообществ (6 видов: солянки и полыни). Для каждого вида дается подробная биолого-морфологическая характеристика, в том числе возрастные и сезонные изменения, биология цветения и размножения, физиологические особенности и экобиоморфа. Такое детальное комплексное исследование проведено, вероятно, впервые в науке.

Биологии и жизненным формам степных растений Забайкалья посвящен ряд работ (59, 192, 193), причем выделяется особо характерная для этих степей жизненная форма многолетних розеточных растений с многоглавными вертикальными корневищами, глубоко погруженными в почву (например, *Chamaerhodos trifida*). Розеточная форма роста рассматривается как приспособительная в условиях резко континентального климата и своеобраз-

ных метеорологических особенностей вегетационного сезона.

Большую серию работ по изучению состава, онтогенеза и эволюции жизненных форм растений лесостепной зоны завершил интересной монографией В.Н. Голубев (54). В одной из ее глав проведен анализ эколого-биологического состава компонентов растительности луговой степи, дубовых лесов и дна логов, причем в списках для каждого вида указаны: его фитоценотическая роль, типы структур надземных побегов, особенности подземных органов (см. также 53), способы возобновления и признаки ритма сезонного развития, т.е. все основные признаки жизненной формы.

Спектр жизненных форм в составе растительности Южного Заволжья в связи с ареалами дан в работе А.О.Тарасова (217).

Помимо региональных исследований жизненных форм довольно много работ построены как анализ отдельной группы жизненных форм разного ранга. Некоторые из них будут рассмотрены в следующем разделе.

3. Исследования отдельных групп жизненных форм

В последнее время некоторые группы жизненных форм привлекают особое внимание исследователей – либо потому, что это господствующие формы того или иного типа растительности, либо потому, что их приспособительные особенности представляют специальный интерес. Травянистые жизненные формы чаще других становятся объектами таких работ.

Классификация жизненных форм деревьев, предложенная И.Г. Серебряковым (203, 204), наглядно демонстрирует, что наибольшее разнообразие их приурочено к тропическим странам. Выше уже приводились работы, где конкретные формы деревьев описаны в составе тех или иных типов растительности или систематических групп. Активно ведется сейчас обсуждение жизненной формы дерева в эволюционном плане (183, 184, 260, 269, 270, 317, 322, 350 и др.).

Кустарники – довольно универсальный тип жизненных форм, встречающийся почти во всех зонах и поясах растительности. Имеется ряд частных и общих работ, где уточняются их структурные особенности и фитоценотическая

роль (1,10,12, 40, 41, 79, 293 и др.). Следует отметить книгу З.И. Лучник (144), где дано подробное описание и классификация кустарников по типам роста, возобновления и долговечности стволов, и на этой основе даются рекомендации по их обрезке в культуре. Выделено три класса: 1) кустарники с сильным поступательным ростом стволов, дрящимся в течение 1 года. Основной жизненный цикл стволов длится от 2 (малина) до 3-6 лет (пузыреплодник, виды таволги, бузина); общая долговечность этих стволов от 2 до 7-8 лет (реже больше); 2) кустарники с неустойчивым поступательным ростом стволов (1 - несколько лет). Основным жизненным циклом стволов - 6-7 лет, длительность их жизни - 14 - 35 лет (разные виды жимолости). 3) кустарники с продолжительностью поступательного роста стволов 3-7 лет, таким же или несколько более длительным основным их циклом и с долгоживущими стволами (виды смородины - 10 - 16 лет, калина, сирень - 15-30 лет и более, облепиха - 20-30 лет, ирга, карагана древовидная - 20 - 50 лет). Показаны различия в способах отмирания основных и отрастающих ветвей и в способах возобновления.

Жизненный цикл побегов кустарников семейства жимолостных подробно изучен с разных точек зрения (263). Различают "побеги формирования", возникающие из спящих почек и обычно становящиеся скелетными осями, и "побеги ветвления", классифицированные в зависимости от структуры вегетативной их части и соцветия. Показано значение изученных признаков для систематики жимолостных и оценки их эволюционных отношений.

Жизненная форма кустарничков особенно часто обсуждалась в связи с изучением арктической растительности (см. выше) и как таковая (7, 92, 197, 203 и др.). Отметим особо работу Н.В. Шиловой (281) о вечнозеленых кустарничках подсемейства *Andromedoideae*. Ею изучена не только структура, но и сезонная динамика формирования их побегов, с детальным исследованием почек, темпа и ритма работы конусов нарастания. На основании своих наблюдений она выделяет две группы вечнозеленых кустарничков: бореальные (с закрытыми почками, и медленным темпом деятельности конуса нарастания) - типа *Chamaedaphne*, и арктические (с открытыми почками,

мелколистные, с ускоренным темпом деятельности конуса нарастания) — типа *Nautilanella*. Интересно, что признак ритма развития побегов использован также для подразделения жизненных форм андромедовых Северной Америки (319). В обеих работах приводятся соображения об эволюции исследованных признаков в связи с эволюцией подсемейства (см. ниже).

В пределах типов деревьев, кустарников, кустарничков особое место занимают стелющиеся жизненные формы, сосредоточенные главным образом в Субарктике, Субантарктике, на океанических побережьях и олиготрофных интразональных местообитаниях в лесных областях, а также в высокогорьях всех зон земного шара. По ним имеется ряд частных работ (203, 13, 56, 61, 71, 72, 73, 74, 81, 83, 116, 117, 118, 132, 133, 365 и др.). Тщательно изучен морфолого-анатомический механизм полегания и поднятия ветвей стланца, тесно связанный с условиями среды (61). На примере некоторых полярных ив (73) показаны особенности структуры удлиненных подземных побегов стелющихся кустарничков, иногда называемых "подземными столонами". Так как они фактически представляют собой многолетние одревесневающие корневища, для них предложен термин "ксилоризом".

Эколого-морфологическому анализу стелющихся древесных растений в широком масштабе посвящена обстоятельная работа В.Г. Колищука (121), проанализировавшего систематическое, географическое и экологическое их распределение, специфические особенности роста побегов стелющихся форм и предложившего вариант детальной их классификации (119). Кроме того, высказан ряд соображений об эволюционных отношениях стелющихся жизненных форм с прямостоячими древесными и травянистыми (120). По исследованиям этого автора, разработавшего оригинальную методику учета возраста побегов стланцев (118), главная черта стелющихся древесных растений заключается в длительном или неограниченно долгом нарастании их скелетных осей в длину при ограниченном росте в толщину. Камбий у них работает лишь до известного предела, и общее число годовых колец древесины не соответствует истинному возрасту исследуемого стебля. По длине "зоны годовичного прироста древесины" скелетных осей и объему этого прироста автор классифицирует стелющиеся

древесные растения и располагает их в ряд: стелющиеся деревья (стланцы) → стелющиеся кустарники (стланики) → стелющиеся кустарнички (стланички). Отмечая увеличение экологического разнообразия форм в намеченном ряду и связывая стланички с ползучими травянистыми формами, он считает этот ряд отражающим общее направление приспособительной эволюции растений от деревьев к травам.

В ряде работ речь идет о некоторых специальных признаках древесных растений. Анализ необычных ("мягко-древесных") древовидных двудольных привел известного анатома Carlquist'a (292) к формулировке так называемой "теории педоморфоза" - фиксации ранних стадий развития анатомических структур во взрослых стеблях исследованных растений, принадлежавших к разным семействам. Очень интересен подробный анализ особенностей спящих почек и их роли в формировании не только осей замещения и возобновления, но и таких деталей строения, как мощные стеблевые колючки (*Gleditschia*), или специализированные генеративные побеги (каулифлорные тропические деревья) (147). Рассмотрены типы вегетативного возобновления и размножения деревьев и кустарников (191). Проанализированы особенности корневых систем деревьев и кустарников и дана их исчерпывающая классификация (129, 130). Монографически описаны интересные формы многоствольных деревьев и кустарников, включая детальный анализ их корневых систем в связи с условиями обитания, на примере дикорастущих плодовых Таджикистана (86). Показаны закономерности образования переходных форм от деревьев к кустарникам и стланикам на северных и южных границах лесной зоны и на верхнем пределе лесного пояса в горах (131). При этом покрытосеменные и голосеменные древесные образуют переходные формы за счет различных биологических резервов: покрытосеменные в основном за счет развития побегов из спящих почек на корнях и в нижней части ствола, голосеменные - исключительно путем укоренения нижних ветвей. Только виды морфологически пластичные, способные под влиянием изменения условий менять форму роста, могут выходить на климатические границы зон и высотных поясов; именно они и демонстрируют ход эволюции жизненных форм.

В монографии Соколова С.Я. и Связевой О.А. (229) анализируется распространение древесных растений в (СССР). Дана генерализованная картограмма соотношений жизненных форм древесных растений — деревьев, кустарников, кустарничков и полукустарников в разных районах. В направлении с севера на юг выделены: 1) зона кустарничков, 2) зона кустарников и деревьев, 3) зона полукустарников и кустарников; горные страны характеризуются отдельно. В каждой зоне с запада на восток выделены провинции и подпровинции.

Полудревесные жизненные формы всегда привлекали внимание исследователей как индикаторные в аридных районах. Им уделено много внимания в региональных исследованиях этих районов (см. выше) и как таковым (16, 55, 77, 78, 255, 328, 334, 348 и др.). Однако, критерий типов полукустарников и полукустарничков остаются еще неясными, так как разнообразие полудревесных жизненных форм очень велико; их группы остаются сборными и не классифицированными в деталях. Поиски основ для такой классификации мы находим в ряде работ (17, 43, 57, 78, 155, 159, 185). Удачная схема, отражающая различие между кустарником, кустарничком и травянистым растением, построена З.Г. Беспаловой (17), однако, в ней учтен лишь один тип травянистого растения. Кроме общей доли отмирающей части побегов по отношению к остающейся многолетней, в качестве критерия для разделения групп предлагается учитывать тип матемеров, в области которых происходит отмирание и возобновление (удлиненные или укороченные междоузлия, 43). Описаны особенности "монокарпического побега полукустарникового типа" (78).

Жизненные формы растений-подушек образуют особый ряд (203, 204), охватывающий и древесные и травянистые растения; иногда трудно определить, к тем или другим следует отнести тот или иной подушечник. Много данных о разнообразных подушках Арктики и высокогорий в региональных работах (см. выше). Специальные их черты также разбирались (22, 135, 137, 138, 336, 339, 349 и др.) Особенно интересно сравнение подушек ксерофитных с мезофитными. Однако во всех случаях их основной чертой остается крайне ограниченный рост побегов при усиленном ветвлении и очень большая длительность жизни (203, 204).

Жизненные формы травянистых многолетников изучаются в очень многих планах. Преобладают исследования морфогенеза их побегов в онтогенетическом и сезонном аспекте (см. ниже). Выдающееся значение имеет книга польского ботаника А. Лукаевича (321), фактически продолжившего и очень логично завершившего анализ травянистых жизненных форм, начатый в классических работах Г.Н. Высоцкого (1915) и Л.И. Казакевича (1922). Автором описаны, с превосходными оригинальными иллюстрациями, жизненные формы более чем 500 видов многолетних трав, принадлежащих к 50 семействам. В основу их классификации положены 3 группы признаков: а) морфологическая природа многолетних органов, б) тип вегетативного возобновления, в) способ отмирания. Он различает категории ризофитов, ризокаулофитов и каулофитов. Как видно из названий, у первых многолетние органы представлены системой главного корня, обычно регулярно нарастающего в толщину за счет деятельности камбия и отмирающего от центра к периферии, что со временем приводит к частичной партикуляции. У вторых кроме главного корня в качестве многолетних органов функционируют подземные части побегов с некоторым количеством придаточных корней; способ отмирания тот же, что и у ризофитов, но отдельные части растения после распадаения могут некоторое время жить самостоятельно. У третьих многолетность обеспечивается лишь специализированными, обычно подземными побегами с придаточной корневой системой, интенсивно сменяющейся в течение жизни растения; корни менее долговечны и связаны с наиболее молодыми частями побегов, а отмирание идет по системе оснований побегов от более старых частей к более молодым. В пределах каждой категории Лукаевич различает кроме типичной формы еще специализированные, выводимые от нее: корнеотпрысковые, корневишные, клубневые, луковичные и столонообразующие. Классификация имеет эволюционную интерпретацию, намечается ряд от ризофитов через ризокаулофиты к каулофитам, а в пределах каждой группы — от многолетних к двулетним и однолетним. В эволюционных рядах отмечены тенденции к повышению интенсивности смены побегов и корней, к усилению вегетативного размножения и к лучшему обеспечению запасными органами и приспособлениями к защите против неблагоприятного периода.

Большая серия статей И.П. Игнатъевой (94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111), посвященная главным образом стержнекорневым и кистекоорневым травянистым поликарпикам, дает обширную информацию о структурных и онтогенетических особенностях этих растений в культуре (объект исследования — декоративные виды, в том числе новые, только рекомендуемые). Здесь так же, как и в работе Лукаевича, много внимания уделяется характеру разрушения стареющих органов, специально анализируются причины "вырождения" этих многолетников в культуре. Исследованы виды с разной длительностью жизни и разными способами возобновления.

Геофиты (в широком смысле) более исследованы, чем другие группы многолетних трав. Следует отметить серию многолетних работ, проводимых под руководством В.В. Скрипчинского в Ставропольском научно-исследовательском институте сельского хозяйства (154 и другие работы). Накоплено очень много фактических данных о морфогенезе монокарпических побегов корневищных, луковичных и клубневых геофитов; освещена сезонная периодичность и общие физиологические закономерности в их развитии. Ведется многостороннее эколого-физиологическое изучение травянистых растений широколиственных лесов, в том числе геофитов, эфемероидов (60).

Явление геофилии неоднократно обсуждалось в самом широком плане (53, 109, 201); обсуждалось как приспособительное значение этого признака, так и непосредственные причины и механизмы погружения органов под землю (11, 195, 196, 200).

Специально луковичным и клубнелуковичным геофитам посвящен ряд частных и общих работ разного масштаба (8, 9, 31, 48, 49, 69, 115, 179, 284, 285). В книге З.Т. Артюшенко (8) делается попытка классифицировать эти группы по признакам ветвления и возобновления, длительности жизни луковиц и структуре надземных органов ("ассимилирующие листья на стебле" и "ассимилирующие листья в приземном пучке"). Хотя принцип деления и терминология автора имеют много уязвимых моментов, вызывающих возражения, работа представляет большой интерес: характеристика луковиц и клубнелуковиц как специализированных органов здесь дана чрезвычайно полно, с учетом динамических признаков.

Плотнoderновинные растения, преимущественно злаки, подвергались чаще других специальному биоморфологическому исследованию (19, 24, 47, 70, 85, 141, 142, 177) благодаря своей эдификаторной и доминантной роли во многих сообществах. В частности, в результате комплексного эколого-физиологического изучения степных дерновинных злаков (142) показаны важнейшие черты этой экобиоморфы, позволяющие ей существовать в сухих степях, в том числе — значительная "лабильность" транспирационно-ассимиляционного аппарата в зависимости от метеорологических условий и запасов почвенной влаги и положение почек возобновления в дерновине, защищающее их от скусывания и выгорания при степных пожарах. Интересно, что в саваннах Африки, где пожары — закономерное и постоянное явление, также один из доминирующих типов жизненных форм — плотнoderновинные злаки (главным образом из подсемейства *Panicoidae*), которые очень устойчивы против выгорания и относятся к специальной категории "пирофитов" (310).

Детальному обсуждению подверглась в последнее время группа терофитов — однолетних трав, в том числе и эфемеров. Известно, что область господства терофитов — пустыни и другие типы растительности аридных районов, относящихся не только к современному Средиземноморью, но и ко всему Древнему Средиземью в понимании М.Г.Попова и Е.М. Лавренко. В обстоятельной работе R.Negre (333) выявляются основные экологические и морфологические черты терофитов Северной Африки и Южной Европы. Подчеркивается, что способность к существованию и прохождению полного цикла в крайне засушливых условиях сочетается у них с высокой пластичностью, выражающейся в варьировании размеров растений и их фенологии в разных условиях. Морфологически многие однолетники приближаются к жизненной форме дерева в миниатюре (в самом деле, у них отсутствуют подземные органы стеблевого происхождения!); кроме того, у них могут быть очень различные по структуре ксероморфные приспособления (например, опушение, суккулентность). Главной чертой терофита автор считает не само по себе наличие жаростойких семян или спор, в виде которых растения переживают неблагоприятный засушливый период, а время образования этих семян или спор. Терофит — это монокарпичес-

кое растение, формирующее "органы переживания" в течение единственного периода, не выходящего за пределы астрономического года. Таким образом, понятие расширяется, сюда могут войти и некоторые монокарпические двулетники. Наиболее постоянный признак, по которому можно делить терофиты на группы — продолжительность формирования семян или спор; общая же длительность жизни может варьировать в очень широких пределах в зависимости от условий. В Марокко автор выделяет: тахитерофиты — период плодоношения менее 20 дней; стенотерофиты — 20–30 дней, мезотерофиты — 30–50 дней, эвритерофиты более 50 дней. Автор подчеркивает, что терофиты есть в каждой крупной систематической группе (например, среди папоротников и мхов) и могут быть даже в экологической группе гидрофитов.

Очень тщательный анализ однолетников среднеазиатских пустынь, выполненный Н.Т. Нечаевой, В.К. Василевской, К.Г. Антоновой (158), показывает, что и здесь главные различия между группами связаны с их поведением во времени, а в этом отражается степень их жаро-, холодо- и засухоустойчивости. Различаются две группы однолетних монокарпиков: зимующие (обычно прорастают с осени) и незимующие (дают всходы только весной). Растения первой группы, подразделяемые на несколько секций, заканчивают цветением и плодоношением свой жизненный цикл в течение весны (ранней или поздней) и оказываются менее требовательными к запасам влаги в почве и более холодостойкими. Многие из них имеют розеточные побеги. Ранневесенние виды характеризуются обычно мезоморфной анатомической структурой листьев и поверхностной корневой системой; у средневесенних форм появляются некоторые черты ксероморфизма и в листьях, и в глубине проникновения корней в почву. Растения второй группы (главным образом из семейств *Chenopodiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Zygophyllaceae*) всегда безрозеточны, жаростойки и засухоустойчивы, с глубокой корневой системой и явно выраженной ксероморфной специализацией побегов. Они вегетируют все лето, в течение засушливого периода. Чрезвычайно яркое различие двух названных групп состоит в соотношении вегетативной и репродуктивной фазы развития: в первой группе преобладает вегетативная форма роста, плодоношение кратковременно; во второй — вегетативная

фаза коротка, плодоношение начинается рано и продолжается до конца вегетационного сезона. Все это свидетельствует об интенсивной дифференциации однолетников в процессе приспособления к гидротермическим факторам. В разных семействах формирование однолетников шло разными путями.

Авторы обсуждают также термин "эфемеры", которым в настоящее время в литературе принято обозначать все однолетние растения, заканчивающие вегетацию до наступления знойного лета.

Этим же группам однолетников посвящен еще ряд работ (163, 164, 326).

Прямым контрастом выглядит описание однолетников — эфемеров меженной полосы берегов Нижнего Амура (157), неоднократно в течение года затопляемой паводками. Эти эфемеры развиваются на обнажающемся из-под воды субстрате в межпаводковые периоды и заканчивают полный жизненный цикл за 4–6 недель. Систематическая принадлежность их своеобразна: многие относятся к редким и необычным для этого региона родам и семействам: *Coleanthus*, *Tillaea*, *Botriopterum*; *Egiosaulaceae*, *Elatinaceae*; всего описано 114 видов из 21 семейства, Наиболее оригинальны так называемые облигатные эфемеры, в процессе узко локальной эволюции освоившие субстрат с постоянно меняющейся интенсивностью увлажнения.

Таким образом, эфемерность всегда вырабатывается как приспособление к очень короткому периоду вегетации, хотя причины этой краткости могут быть, как мы видим, диаметрально противоположными.

Следует еще отметить некоторые интересные работы, касающиеся ранее очень мало известных деталей строения и развития таких специфических жизненных форм, как паразитные, полупаразитные и сапрофитные цветковые растения (251, 252).

Особо следует упомянуть работы, где изучаются изменения жизненных форм в культуре, при интродукции в условиях, резко отличных от естественных для данного вида: среднеазиатских эфемеров на Севере (127) и луковичных — в Москве (69), памирских высокогорных растений в Ташкенте (27, 28, 188, 189) и в Ленинграде (244), разнообразных горных видов в Заполярье (30, 50) в Ленинграде (286), алтайских — в Новосибирске (134, 173) и т.д. В них выясняются очень интересные потен-

циальные возможности преобразования или, наоборот, сохранения структуры и ритма жизненных форм. Эти работы имеют большое практическое значение.

4. Признаки жизненных форм и вопросы их классификации

Вопросы классификации жизненных форм растений далеки от разрешения. Как видно из уже приведенных описательных материалов, используются преимущественно две системы классификации: раункиеровская и эколого-физиономическая в разных вариантах (деревья, кустарники, подушки, лианы и т.п.). В пределах крупных категорий авторы разрабатывают детализацию применительно к изучаемой группе и целям исследования.

Классификация жизненных форм по Раункиеру по-прежнему остается весьма популярной. Ее содержание обогатилось благодаря замечательному труду М.Нансен (308), исследовавшего спектры жизненных форм не только современных, но и ископаемых растений четвертичного периода, неогена и палеогена и показавшего, в частности, что исторически наиболее молодыми жизненными формами являются хамефиты и терофиты, массовое развитие которых началось только с четвертичного периода.

Однако основные подразделения раункиеровской классификации настолько обширны и сборны, что каждый автор (начиная с самого Раункиера) непрерывно подразделяет их по каким-либо дополнительным признакам и дополняет теми своеобразными формами, которые не укладываются в эту схему (283, 291). Так в частности, в сводке Braun-Blanquet (291) предлагается такой модернизированный вариант классификации:

- I. Планктофиты (микроскопический фитопланктон).
- II. Эдафифиты (микроскопический фитоэдафон).
- III. Эндофиты (эндолитофиты - лишайники, грибы, водоросли; эндосилофиты - паразиты растений; эндозоофиты - паразиты животных).
- IV. Терофиты (таллотерофиты, микотерофиты, бриотерофиты, птеридотерофиты, эвтерофиты с подразделениями на ползучие, усиковые, розеточные и т.д.).
- V. Гидрофиты (с детальными подразделениями, включая нязшие растения).
- VI. Геофиты (грибные с подразделениями, корневые

паразиты, эутофиты, в том числе клубневые, корневишные, корнеотпрысковые).

VII. Гемикриптофиты (талломные и эвгемикриптофиты с подразделением на дерновинные, розеточные, вьющиеся, ползучие и т.д.)

VIII. Хамефиты (мхи, кустистые лишайники, ползучие травянистые многолетники, суккуленты, подушки, вьющиеся, жестколистные злаки, шпалерные кустарники, кустарнички).

IX. Нанофанерофиты (высотой 0,25 – 2 м).

X. Макрофанерофиты (ветвистые деревья с кроной, суккулентно-стеблевые, розеточные, "травянистые" деревья, мангры, лианы, древовидные злаки).

XI. Древесные эпифиты (с подразделениями)

Как видим, принцип Раункиера здесь сразу же нарушается и автор переходит в подразделениях на весьма смешанные признаки – систематические, физиономические и экологические. Однако для геоботанических описаний такая схема, конечно, пригодна.

Следует отметить тенденцию к изучению и классификации жизненных форм низших растений и мхов и попытки включения их в общие системы (294, 301). У низших растений так же, как и у высших, выделяются черты, характеризующие именно их отношение к перенесению неблагоприятного периода, степень сохранности органов.

Например, классификация водорослей (301) выглядит так:

1. Однолетние водоросли

а) Ephemerophyceae – зимующих органов нет.

б) Eclipsiophyceae – зимует микроскопический гаметофит или спорофит или плетисмоталлом

в) Nurphoyceae – зимуют ооспоры, гормогонии и т.д.

2. Многолетние водоросли

а) Phanerophyceae (поликарпические и монокарпические)

б) Chamaephyceae

в) Hemiphanerophyceae

г) Pemicrophyceae (зимует базальный диск или ползучий "ризом").

Жизненные формы по способу перенесения неблагоприятного периода выделяются даже среди несовершенных грибов (170), причем в пределах так называемой гифальной жизненной формы указываются пути выработки морфо-

логических приспособлений, обеспечивающих сравнительную ксерофильность (в том числе форма и окраска конидиального аппарата и способы прорастания конидий). Имеются очень тонкие наблюдения над жизненными формами лесных мхов (290).

Интересные коррективы вносятся в толкование раункиеровских групп, если учесть, что у одного и того же вида почки возобновления могут располагаться и над землей, и под землей, как, например, у брусники. Ее относят к хамефитам, но новые парциальные кусты у нее образуются на подземных корневищах. "Геофитность" таких видов сказывается на способности к возобновлению после лесных пожаров, на горячах, тогда как "чистые" хамефиты (виды *Pyrola*, *Ramischia*) погибают целиком (220).

С другой стороны, есть резкие возражения против раункиеровской системы (287). Подчеркивается, что в тропических странах, якобы, положение почек по отношению к поверхности почвы теряет свое значение, а замена "обычного" слова "дерево" словом "фанерофит" не нужна. Впрочем, большинство тропических ботаников придерживается иной точки зрения и считает раункиеровские группы вполне приемлемыми и полезными (300, 314, 315, 329, 342, 351, 361, 362), тем более, что во многих тропических областях достаточно резко выражен неблагоприятный период с недостаточным увлажнением.

Вопросы, связанные с изучением жизненных форм ("биологических типов") в трактовке Раункиера специально обсуждались на коллоквиуме, состоявшемся в 1965 году в Монпелье (295). Выяснилось, что даже те авторы, которые продолжают пользоваться обсуждаемой классификацией и терминологией, большей частью вкладывают в нее несколько иной, расширенный или специальный смысл. Подводя итоги этого обсуждения, Mangenot (322) подчеркнул, как уже упоминалось, что несмотря на принятие за основу подразделений Раункиера лишь одного структурно-экологического признака, они могут характеризоваться большим комплексом других признаков, коррелятивно связанных с выделенным в качестве ведущего. Жизненные формы Раункиера — это "универсальная реальность", основные модели структуры растений, дифференцировавшиеся в очень давний период истории Земли и повторяющиеся в пределах каждого крупного таксона (плауновые, членистые, папоротники, а также крупные семейства или по-

рядки цветковых), где представлена полная гамма раункиеровских групп, независимо от области распространения и климатических условий (например, пальмы – все группы, кроме терофитов). Манжено считает необходимым дополнить раункиеровскую классификацию еще одним существенным признаком, кроме положения почек: их количеством. Он показывает, что монобластические или олигобластические формы, имеющие всего одну верхушечную почку или немного почек, встречаются и среди фенерофитов разного ранга, и среди хамефитов, и очевидно, представляют менее совершенный способ возобновления роста, чем полибластические, обладающие огромным резервом почек. Как правило, моно- и олигобластия коррелируют с толстыми мягкодревесными стволами (напр. пальмы), а полибластия – с тонкими, сильно одревесневающими ветвями (как у большинства деревьев внетропических областей). Эти категории соответствуют пахикаульным (толстостебельным) и лептокаульным (тонкостебельным) формам, описанным Корнером. Манжено показал, что монобластия является признаком более примитивным, чем полибластия, и имеет большое значение в эволюционных построениях в пределах крупных систематических групп.

Другие классификации жизненных форм чаще всего основаны на эколого-морфологических признаках. Один из наиболее подробно разработанных вариантов такой классификации представлен И.Г. Серебряковым (203, 204). Главное ее отличие от многих других состоит в использовании большой совокупности признаков в соподчиненной системе. Предложено несколько рангов для классификации жизненных форм: отдел – тип – класс – (подкласс) – группа (подгруппа) – секция. Например, в отделе древесных растений различаются три типа: деревья, кустарники и кустарнички. В пределах типа кустарников – классы: 1) с полностью одревесневшими удлиненными побегами, 2) розеточные, 3) суккулентно-стеблевые безлистные, 4) паразитные и полупаразитные. В первом классе – подклассы: 1) прямостоячие, 2) полупростратные и стелющиеся, 3) лиановидные. В первом подклассе – 2 группы: аэроксильные и геоксильные, а среди геоксильных – секции вегетативно-неподвижных и вегетативно-подвижных. Мы видим, что признаки, по которым идет подразделение, от ранга к рангу меняются. Отделы выделяются по анатомической структуре надземных осей, типы среди древесных – по длительности жизни скелетных осей, а среди тра-

вянистых – по длительности жизни растений в целом. Классы характеризуются приспособительными чертами в морфологической структуре побегов, имеющими большое экологическое и эволюционное значение. Выделение подклассов, групп и секций основано на более частных с точки зрения автора признаках – направлении роста, способ возобновления и вегетативного размножения. Некоторые единицы классификации И.Г. Серебрякова разработаны впоследствии более детально: для стелющихся и полупро-
странных деревьев, кустарников и кустарничков (119, 121), для однолетних монокарпиков (158).

Соподчинение признаков, преследующее цель показать общие направления эволюции жизненных форм, в данном случае хорошо обосновано автором, однако, можно построить и иную классификацию, где учитываются в общем те же признаки, но в ином соподчинении. Так, в системе жизненных форм Г.М. Зозулина (88, 89) в качестве первого ведущего признака выдвигаются приспособления к удерживанию растительной особью площади обитания и к распространению по ней. Жизненные формы объединены в пять типов: 1) реддитивные (многолетники, не возобновляющиеся при уничтожении надземной оси, "уступающие"), 2) рестативные (возобновляющиеся и "сопротивляющиеся" захвату площади другими особями), 3) ирруптивные (не только возобновляющиеся, но имеющие органы вегетативного разрастания и размножения, "вторгающиеся" или "захватывающие" площадь), 4) вагативные (однолетние или двухсезонные виды, не удерживающие площадь и прорастающие каждый раз на новых местах – "кочующие" или "блуждающие"), 5) инсидентные (не занимающие отдельной площади обитания, "сидящие" на других растениях). Подтипы в каждом типе выделены по степени сохранения надземных частей (постоянные (древесные) – вечнозеленолистные, вечнохвойнозеленые, листопадные, веткопадные, хвоепадные, безлистные-и периодические (травянистые)). В подтипах подразделение на группы идет по формам роста и типам побегов. Автор придает, таким образом, решающее значение фитоценолотическому фактору, и для целей теоретической фитоценологии такая система, вероятно, более оправдана.

Комплекс признаков, характеризующих жизненные формы, наиболее детально за последнее время разработан Э.Шмидом (346, 347). Правда, у него нет многоступенчатой

классификации в форме соподчиненных единиц разного ранга. Он различает лишь: I. Древесные растения (деревья, кустовидные деревья, древовидные лианы, растения - "удушители", кустарники, кустарнички, в том числе шпалерные и подушковидные, полукустарники, полукустарнички, в том числе шпалерные, полудревесные лианы). II. Мягкодревесные и недревесневшие растения (мегафиты - свыше 1,5 м, и микрофиты - от 20 см до 1,5 м, в числе последних - подушки, многолетние и малолетние сезонные микрофиты; нанофиты - менее 20 см). Но он предложил для обозначения всех учитываемых признаков символические значки, позволяющие изобразить графически все разнообразие жизненных форм в том или ином фитоценозе или в какой-либо систематической группе. Им учитываются 14 групп отдельных признаков, достаточных, по его мнению, для самой детальной характеристики "эпиморф" и составления их спектров, 1 (Степень лигнификации, 2) Ветвление и артикуляция (способность к отделению осей, служащих для вегетативного размножения или просто опадающих в некоторые периоды). 3) Длительность жизни. 4) Сезонность. 5) Перманентность осей (эквиперманентные - равнодолговечные, отмирающие целиком; инэквиперманентные - неравнодолговечные, с отмирающей надземной и сохраняющейся много лет подземной частью). 6) Пергентность (способность цвести и плодоносить до наступления морозов) или терминатность (ограниченность периода цветения). 7) Общие размеры и соотношение частей. 8) Строение коры. 9) Особенности листьев. 10) Облиственность побегов. 11) Длина междоузлий. 12) Корневая система. 13) Запасные органы, 14) Соцветие. Автор не настаивает на непременно использовании всего комплекса признаков при любом описании жизненных форм; он считает, что их следует учитывать выборочно, в зависимости от цели исследования. Вероятно, это очень здравая мысль, и ее надо всячески поддерживать. Ведь комплекс признаков жизненных форм действительно очень велик и сложен, и построить общую всеобъемлющую классификацию, удовлетворяющую потребности всех направлений и разделов ботаники и отражающую максимум структурных и динамических особенностей растений, едва ли возможно. В связи с этим большой интерес вызывает предложение В.П. Голубева (57) о том, что не нужно создание

новых или модернизированных систем жизненных форм (это бесперспективно), а нужна разработка систем эколого-биологических признаков разного значения. Эти системы должны различаться по степени дифференциации признаков – более общих и более частных, а также по их содержанию (морфологические, физиологические, ритмологические и т.д.). Характеристика же по этим признакам должна вестись в пределах главных систематических групп растений.

Автор рекомендует использовать перфокарты для хранения и обработки накапливаемой по каждому виду информации (как это уже делается в других отраслях ботаники). Для этого необходима строгая индивидуализация признаков и унификация терминологии; группировка же по тем из них, которые необходимы для данного исследования, покажет и корреляции признаков, и их экологическое и фитоценотическое значение. Предложен предварительный вариант списка наиболее существенных биоморфологических признаков, в котором фигурируют и те, которые предложены Шмидом, и те, которые употребляются многими современными исследователями в разных областях ботаники: ритмологические особенности видов, детальная характеристика биологии цветения и плодоношения, корневых систем и т.д.

Те же идеи, независимо от других, высказаны Г. Мейзелем (328).

Примером разработки искусственной группировки по нескольким признакам, необходимой для практической цели – описать формы растений, не укладывающихся в "обычные" термины, – может служить интересная попытка выделить так называемые "морфологические типы" Е.С. Смирновой (221, 223, 224, 254). Для того, чтобы классифицировать габитуально растения, культивируемые в фондовых оранжереях Ботанического сада АН СССР, она разработала систему признаков, имеющих наиболее существенное физиономическое значение: 1) Направление роста побегов, образующих систему основной оси: ортотропная, плагиотропная (однонаправленная), гетеротропная (меняющая направление); 2) Форма основной оси: стебель (в узком смысле термина), ствол, корневище и т.д., при этом "основная ось" формируется либо длинно-метамерными, либо короткометамерными побегами (короткими считаются метамеры – междоузлия с длиной,

равной толщине, или меньше ее). 3) Способ ветвления моноподиальный или симподиальный, с подразделениями на моно-, ди-, плейохазиальный. На основании описания 1500 видов установлено по сочетанию этих признаков 58 морфологических типов; они объединены в 12 групп, а эти последние — в 3 ряда (223). В частных работах описаны морфологические типы орачжерейных однодольных и толстянковых (221, 222, 223, 254).

Необходимость разработки системы признаков и комплексной характеристики жизненных форм вызвала появление ряда работ, где уточняются существующие термины и предлагаются новые, уточняются и описываются заново элементы структуры побеговой и корневой системы, а также предлагаются новые признаки, ранее не изучавшиеся или не обращавшие на себя внимания. Кроме того, разрабатывается методика изучения жизненных форм и их отдельных признаков. В этом отношении богатый материал дают 2 и 3 томы "Полевой геоботаники", выпускаемой Ботаническим институтом АН СССР. В них предлагаются методы изучения корневых систем и других подземных органов (128, 273), вегетативного возобновления и размножения (272), методы определения возраста и длительности жизни деревьев, кустарников, полукустарников и травянистых многолетников (123, 124, 186, 238), мхов и лишайников (125, 126), программа онтогенетического и филогенетического изучения жизненных форм (204). Ряд методических работ опубликован специально в связи со стационарными биокомплексными исследованиями в Казахстане (18).

Корневые системы изучались с разных точек зрения. Большой интерес представляет для сравнительных рядов жизненных форм упомянутая выше классификация корневых систем деревьев и кустарников (129, 130). Различаются первичные, вторичные и комбинированные корневые системы, причем в детализации этих последних прослеживается ряд от придаточных корней, возникающих более или менее случайно на лежащих стволах и ветвях, через корни, дающие отпрыски, до корней, замещающих целиком главные и расположенные не только под землей, но и на разной высоте над землей (ходульные, корни-подпорки, лазящие корни лиан, воздушные корни). Напрашивается сравнение с многолетними травянистыми растениями, где

разнообразие корневых систем столь же велико и по классификации Лукасевича (см. выше) укладывается в категории, вероятно, применимые и к древесным (здесь ведь тоже можно различить "ризофиты", "ризокаулофиты", и "каулофиты"). И среди древесных, и среди травянистых переход на целиком придаточную корневую систему как правило демонстрирует ту или иную степень экологической специализации.

Наблюдения над динамикой корнеобразования в пределах одной корневой системы показали особое значение эфемерных корней (271) и придаточных корней на корнях, постоянных и временных, сменяющих друг друга в течение всей жизни стержневой корневой системы (152). Благодаря такой смене сосущих корешков существенно меняется представление о локализации зоны всасывания стержневого корня.

Подземные побеги рассматривались не только с точки зрения строения, но и с точки зрения способов их возникновения (207, 335). Было замечено, что подземные корневища в ряде случаев образуются за счет погружения в субстрат надземных осей (20, 53). Предложено (207) различать два типа корневищ: эпигеогенные (надземного происхождения) и гипогеогенные (подземного происхождения). В первом случае побег сначала функционирует как надземный ассимилирующий, а затем, погружаясь, меняет свою функцию и становится органом запаса и возобновления; корневищная фаза — последняя, заключительная в жизни такого побега. Во втором случае побег начинает расти сразу подземно, формируя корневище с чешуевидными листьями и типичными функциями подземного органа; впоследствии конец его может выходить на поверхность и продолжать рост в качестве надземного ассимилирующего побега, однако, смены функций у каждого данного участка побега нет, а корневищная фаза — первая, начальная в жизни побега. Различия в способе формирования таких корневищ имеют принципиальное значение в оценке путей эволюции корневищных растений.

Обсуждению подверглось широко распространенное понятие "каудекс" (137, 166, 167, 168, 207, 228, 257). Одни авторы (257) приравнивают его к так называемому "стеблекорню", т.е. склонны объединять под общим термином многолетний стержневой корень и многолетнюю стеблевую часть, в которую этот корень переходит. Другие от-

носят термин "каудекс" только к многолетней стеблевой части стержнекорневых растений (167, 207), формирующейся из остатков отмерших надземных побегов и иногда сильно разветвляющейся или разрастающейся в толщину. Кроме собственно каудексовых растений различаются корневишно- и корнеотпрысково-каудексные, формирующие кроме основного еще и вторичные каудексы ("новокаудексы") парциальных кустов (228, 168). Каудекс расценивается (168) как "удачное структурное приобретение" в процессе исторического развития растений в суровых условиях аридных областей, где они и преобладают.

Немецкие ботаники (328, 360) предпочитают обозначать подземную систему многолетних остатков осей побегов многолетних трав как "криптокорм" (в соответствии с "криптофитами" Раункиера); надземную систему многолетних осей древесных растений они называют "фанерокормом", а промежуточный тип "мезокормом". Систему многолетних оснований побегов травянистых растений называют также "плейокорм" (328).

В структуре надземных побегов особое внимание было уделено длине междоузлий и формированию розеток (8, 20, 21, 43, 45, 52, 54, 151, 212, 215, 216, 221, 223, 328). Помимо известных терминов, введенных еще Вармингом, — удлиненные (длинные), полурозеточные и розеточные побеги широко употребляется термин "безрозеточный побег", не совсем идентичный "длинному", так как бывают безрозеточные побеги с укороченным основанием, состоящим из нескольких или многих метамеров с чешуевидными листьями (212, 215); это может говорить об ином способе его возникновения, чем собственно удлиненного. Для обозначения полурозеточных и розеточных побегов, в противоположность безрозеточным, предложен общий термин "розеткообразующие" (212, 215, 169). Для обозначения побегов, несущих розетки не у основания, а на верхушке (древовидные растения) предложен термин "акрофилльные" (254).

Розеточная структура побегов трав обычно расценивается как эволюционно важное приобретение, позволяющее переносить весьма разнообразные неблагоприятные гидротермические условия, так как точки роста, а часто и листья оказываются прижатыми к почве и хорошо защищенными. Однако, непосредственные причины возникновения розеточного роста во многих случаях не имеют прямого отношения

к недостатку влаги и тепла; главный фактор, тормозящий рост междоузлий – это воздействие сильного освещения, что было указано еще Раункиером (54, 215). Световые растения оказались преадаптированными для расселения в районы с более суровым климатическим режимом.

Характер нарастания и ветвления в системе побегов также неоднократно обсуждался как существенный признак жизненной формы (172, 214, 224, 254). Большой интерес представляют наблюдения над формированием симподиев у деревьев (63, 65, 148), ряда тропических однодольных (224, 254). Весьма целесообразны термины, предложенные Л.Е. Гатцук (42, 43): акросимподиальное, мезосимподиальное и базисимподиальное нарастание. Они указывают на положение почек и побегов замещения на материнском побеге. Если у древесных преобладает акросимподиальное, то для многолетних трав характерно базисимподиальное нарастание многолетних осей. Немецкие ботаники употребляют примерно в том же смысле термины: акро-, мезо- и базитонное возобновление (328).

Характер отмирания побегов и корней, соотношение отмирающих и остающихся частей, имеют решающее значение для определения жизненных форм (347), особенно полудревесных, о чем уже упоминалось выше (17, 159, 205 и др.). Е.Л. Нухимовским (167, 169) предложен универсальный для всех жизненных форм термин "резид" (от *residuum* – остаток) для обозначения остающейся части побега, которая становится частью многолетней скелетной системы осей. В литературе резиды обыкновенно фигурируют под разнообразными названиями: "пенек", "многолетняя часть", "основание побега" и т.д. Им же дана классификация резидов по длине и способу образования (16 типов с примерами, 169).

Описание разных способов разрушения многолетних частей полудревесных и травянистых растений можно найти в ряде уже упомянутых и еще не упоминавшихся работ (106, 153, 237, 238, 321 и др.). Наиболее часто обсуждается процесс партикуляции (187, 274), по отношению к которому пока еще не достигнуто единство взглядов. В целом, процессы отмирания остаются гораздо менее изученными, чем процессы нарастания.

Для описания системы побегов растений обычно пользу-

ются разнообразными и не всегда строго определенными терминами, означающими элементарные единицы этой системы, т.е. те конкретные побеги, из которых она складывается. В описании древесных растений основными единицами остаются: ствол, ветви разных порядков, скелетные оси, побеги обогачения и обрастания, годовые побеги. Последняя единица характеризует не положение в системе, а динамику нарастания. У тропических и субтропических древесных растений (например, гевея бразильская, какао, чайный куст, цитрусовые), и даже у некоторых обитателей умеренной зоны (дуб обыкновенный) годичный побег может складываться из нескольких ростовых единиц, обнаруживающих определенную тенденцию к изменению длин междоузлий и размеров листьев в их пределах по одновершинной кривой. Такие побеги, развертывающиеся из почек последовательно, с некоторыми перерывами, И.А. Грудзинская (62, 64) предложила называть "элементарными побегами". Для травянистых многолетников И.Г. Серебряковым (202) обоснованно рекомендуется в качестве основной структурной единицы монокарпический побег (или его гомолог, если побег не проходит полного цикла и не плодоносит). Однако, ни одна из этих единиц не универсальна. Отдельные группы побегов у кустарничков и травянистых растений часто называют "парциальными кустами" (43, 202 и мн. др.), иногда же — просто "комплексами побегов" (330, 331).

Л.Е. Гатцук (43, 44) предприняла серьезную попытку упорядочить описание побеговой системы различных жизненных форм. Она приходит к выводу, что существует целый ряд элементов структуры, среди которых нельзя выделить лишь один основной. Поэтому она разработала систему соподчиненных метамерных структурных единиц, из которых и строится побеговое тело растения. Эти единицы — метамеры — группируются в четыре последовательные ступени сложности структурной организации. Наименьшей единицей служит метамер в узком смысле — узел с листом, междоузлем и пазушной почкой. Далее следует элементарный побег и моноподиальный побег, как наиболее универсальные формы конкретных побегов (годовые и монокарпические — могут рассматриваться как частные их случаи). На третьей ступени выступает система скелетного моноподиального побега и, наконец, на четвертой —

системы моноподиальных побегов, в том числе и парциальный куст. Особого внимания заслуживает, как рекомендуемая единица, моноподиальный побег, который можно обнаружить у каждой жизненной формы и который представляет собой результат деятельности одной верхушечной меристемы от начала ее возникновения до полного исчерпания или отмирания. В эту категорию укладываются большей частью все те, которые не укладывались в ранее предложенные.

Этим же автором дана очень полная классификация побегов с учетом направления их роста, характера подземной части и т.д.

Попытка классификации побегов по многим признакам предпринята также Е.Л. Нухимовским (169), однако, его классификация не столь четкая, а главное — слишком перегруженная терминами.

5. Изучение некоторых динамических признаков жизненных форм

Мы остановимся лишь на двух аспектах изучения жизненных форм во времени: большой и малый жизненный цикл и ритм развития.

Как известно, любое растение в течение своего онтогенеза может сильно изменять не только размеры, но и общий облик, т.е. жизненную форму (204). Сеянец дерева — еще не дерево. Однако, при классификации обычно учитывается та форма, которую растение имеет во взрослом состоянии (204, 347). Если же цель исследования не просто инвентаризация жизненных форм, а изучение их взаимоотношений друг с другом в фитоценозе, или выявление путей эволюции, или анализ поведения при интродукции — необходимо знать весь путь становления данной жизненной формы в ходе большого жизненного цикла, ее онтоморфогенез.

Исследования такого рода особенно широко начали проводиться после серии работ Т.А. Работнова (1946 — 1950), когда стало возможным четкое определение возрастных состояний многолетних растений, характеризующихся некоторыми существенными морфологическими и физиологическими признаками и не обязательно совпадающих с их абсолютным возрастом.

Именно в процессе накопления фактического материала

ла по онтоморфогенезу растений разных жизненных форм и обогащается набор этих признаков; в то же время некоторые наиболее общие черты возрастных состояний уже достаточно ясны. Показано, что схема основных возрастных состояний, предложенная Т.А. Работновым, применима в принципе ко всем жизненным формам (серия работ под руководством А.А. Уранова, 256). Проведена детализация отдельных возрастных групп (228, 255 и др.). Наиболее часто фигурирует такая схема (начиная с момента прорастания семян): I. Виргинильный период: 1) ювенильные, 2) имматурные, 3) молодые вегетативные растения. II. Генеративный период: 1) молодые генеративные, 2) средневозрастные генеративные, 3) старые генеративные растения. III. Постгенеративный период: 1) старые вегетативные, 2) сенильные растения.

Основной признак трех периодов указан в названиях, это, собственно, общефизиологический признак. Подразделения же внутри каждого периода ведутся обычно по ряду количественных показателей: размеры растения и отдельных его органов, число побегов и листьев на них, соотношение генеративных и вегетативных побегов, соотношение живых и мертвых частей, наличие или отсутствие вегетативного возобновления и размножения и т.п. Кроме того, учитываются и качественные показатели: изменение формы листьев, появление или исчезновение корневищ, каудексов, наличие или отсутствие ветвления, кушения и т.д. По чисто морфологическим признакам выделяются скорее не физиологические "возрастные состояния", а фазы морфогенеза, границы которых могут и не совпадать с границами основных возрастных групп (75, 91, 226, 275, 276 и др.) – фаза первичного куста, куртины, клона. Для некоторых целей, например для выяснения возрастного состава ценопопуляций, важнее определить собственно возрастные состояния, для других (изучение эволюционных отношений жизненных форм) – важнее разграничить фазы морфогенеза, уловить моменты появления новых структур или исчезновения прежних (первое появление или исчезновение в системе побегов гипогейных корневищ, начало распада единого куста или куртины на части и образование клона и т.д.). Закономерности онтоморфогенеза позволяют в какой-то степени судить о возможных путях филломорфогенеза.

Более других изучен большой жизненный цикл вегета-

тивно неподвижных растений: плотнокустовых, стержнекорневых, луковичных, однако появляются работы и по вегетативно подвижным формам. В отношении последних наиболее интересно соотношение процессов вегетативного размножения и старения, возможности "омоложения" в клонах и т.п. (153, 226, 227).

Так как в обзоре нет возможности детально рассмотреть особенности онтоморфогенеза отдельных растений, целесообразно дать здесь перечень некоторых новых работ, в которых имеется более или менее полное описание большого жизненного цикла в пределах главнейших групп жизненных форм.

Деревья (37, 87, 203).

Древовидные однодольные (295, 323, 355, 356, 357, 358, 368, 369).

Кустарники (10, 12, 40, 41, 81, 93, 176, 203, 230, 368).

Кустарнички (7, 56, 71, 72, 73, 82, 83, 84, 92, 197, 203).

Полукустарники и полукустарнички (15, 16, 55, 58, 76, 77, 237, 255, 327, 348).

Стержнекорневые многолетние травы (32, 33, 94, 96, 97, 99, 100, 103, 108, 111, 112, 135, 138, 139, 140, 149, 150, 153, 168, 171, 174, 228).

Кистекокорневые и короткокорневищные многолетние травы (25, 29, 66, 67, 68, 95, 98, 101, 102, 104, 107, 110, 156, 181, 195, 240).

Длиннокорневищные травы (91, 210, 226, 227, 241, 246, 277, 278).

Плотнокустовые (дерновинные) и рыхлокустовые травы (главным образом злаки, отчасти осоковые) (18, 47, 70, 80, 85, 141, 213, 215, 236, 241).

Луковичные и клубневые травы (8, 49, 195, 196, 225, 284, 285).

Разные типы онтоморфогенеза в пределах одного и того же вида в разных частях ареала и в равных эколого-ценотических условиях выявлены для некоторых видов клевера, в частности, для *Trifolium pratense* (175). Таким образом, вскрывается структурная основа экологической пластичности видов.

Разные типы большого жизненного цикла у цветковых растений обсуждались в связи со структурой побегов растений – безрозеточных или розеткообразующих (216). Отмечена довольно ясная корреляция между типом побега и длительностью виргинильного периода. Как правило, у растений с розеткообразующими (полурозеточными) побегами первое цветение наступает (или может наступать) относительно рано, так как генеративным становится главный побег; у длинопобеговых растений очень часто первичные побеги вегетативны и постепенно усиливаются, зацветает первым побег – n -го порядка.

Малый цикл, или жизненный цикл отдельных монокарпических побегов трав и полукустарников, имеет существенное значение для характеристики жизненных форм. Для изучения его, так же как и большого жизненного цикла, необходимы регулярные наблюдения. Классификация монокарпических побегов по длительности их жизни от разворачивания почки до отмирания надземных частей, данная И.Г. Серебряковым (202), широко применяется в большинстве уже перечислявшихся описательных и онтогенетических работ по многолетним травам. Подробно изучается онтогенез монокарпического побега в серии работ под руководством В.В. Скрипчинского (154, 219), причем особое внимание уделяется годичным ритмам развития этого побега. При характеристике отдельных систематических групп этот признак также начал разрабатываться как очень существенный, например, для осок (2, 3, 4, 5, 6). Уточняются разные типы монокарпических побегов, встречающихся у разных жизненных форм (76, 113, 114, 151, 200).

Обсуждены варианты толкования термина "малый цикл" (215) в связи с тем, что одни авторы включают в него и эмбриональный период жизни побега (почку), а другие считают его началом только разворачивание почки. В связи с этим предложено учитывать полный онтогенез побегов с подразделением на фазы, среди которых не только эмбриональная, но и часто упускаемая заключительная – фаза вторичной деятельности остатка побега, функционирующего несколько (много) лет в качестве части запасающего или иного многолетнего органа.

Делаются попытки, пока еще единичные, описать жизненный цикл отдельных побегов у древесных растений (263).

Ритм развития побегов как признак жизненной формы (не только в смысле вечнозелености или листопадности, но в смысле ритма деятельности конуса нарастания, формирования и развертывания почек) изучался пока мало, но, вероятно, это одно из самых перспективных направлений дальнейших исследований. Приведу лишь некоторые примеры. В уже упоминавшейся работе Н.В. Шиловой (281) анализируется деятельность конусов нарастания и формирование почек и побегов у нескольких видов кустарничков подсемейства *Andromedoideae* на Севере. Выяснено, что кроме всех прочих различий, между бореальными и арктическими вечнозелеными кустарничками существует резкое различие по этим признакам, и, видимо, оно и демонстрирует основные пути эволюционного приспособления к крайним климатическим условиям полярных стран. Сущность различия состоит в том, что у лесных по происхождению бореальных кустарничков (*Chamaedaphne*, *Andromeda*) почки закрытые, со специализированными чешуями; темп деятельности конуса нарастания довольно медленный, листовые зачатки формируются в почке в течение 2 лет с перерывами; пластохроны довольно длительны. У арктических мелколистных кустарничков (*Cassiope*, *Harrimanella*) почки без почечных чешуй, темп формирования листовых зачатков крайне быстрый (пластохроны короткие), количество зачатков в почке меньше и они быстро развертываются. При освоении областей с коротким вегетационным периодом, таким образом, видимо, наблюдалось повышение энергии жизнедеятельности растений, убыстрение темпов формирования, что и позволило им приспособиться.

По наблюдениям К. Lems (319), у андромедовых Северной Америки также имеется несколько ритмологических типов: 1) *Oxydendrum* — тип: листопадные растения, наиболее адаптированные к условиям умеренной зоны; цикл развития побегов укладывается в 1 год. 2) *Pieris* — тип: вечнозеленые растения, побеги которых не успевают пройти весь цикл развития за один сезон и захватывают полтора года: бутоны, заложившиеся в конце лета, перезимовывают и цветение происходит рано весной. 3) *Lyonia* — тип: листопадные растения, у которых побег проходит полный цикл за 2 года

(бутоны закладываются лишь весной второго сезона). Исходный тропический тип, по автору, характеризуется медленным темпом развития побегов, а в умеренных и холодных зонах приспособление идет по пути ускорения цикла.

При тонких исследованиях почек, хода формирования побегов выявляются разные типы ритма деятельности точек роста, в том числе очень распространен прерывистый ритм, отчленение "циклов метамеров" или "квантов" (215, 281, 282), Данных по этим вопросам пока мало. Во всяком случае, в качестве одного из главных факторов ритмичности в деятельности верхушечных меристем побегов; формирования почечных чешуй и катафиллов, различий в размерах междоузлий и т.д. выступают внутренние коррелятивные отношения органов одного побега и всей системы побегов (26, 64, 280, 307).

Б.П. Степановым (233, 234) проанализирован ритм годовичного развития как признак жизненной формы у основных компонентов хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья. В частности, в пределах одного рода намечаются ряды видов с разным сезонным ритмом и разной структурой побегов. В роде *Anemone* наиболее длиннокорневищные виды имеют наиболее длительный период вегетации (летнезеленые, до 5 месяцев), а весеннезеленые эфемероиды показывают тенденцию к укорочению корневищ с укорочением сроков вегетации. Примерно такие же явления отмечены для представителей рода *Сory-dalis*: летнезеленые, длительновегетирующие виды представляют собой стержнекорневые многолетники с многолиственными побегами, а весеннезеленые и весеннезеленые виды проявляют тенденцию к формированию коротких корневищ и затем клубней и к уменьшению общего числа листьев. Таким образом, сезонный ритм представляется одним из важнейших филоморфогенетических факторов. Предпринята попытка выявить даже сам процесс постепенной перестройки ритма вида в популяциях (235).

В целом можно сказать, что изучение жизненных форм в динамике, как систем, существующих и изменяющихся во времени, только еще начато и сулит много новых фактов и обобщений.

6. Вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений

Вопрос о взаимоотношениях и направлениях эволюции жизненных форм ангиосперм в настоящее время обсуждается и представляется дискуссионным. При этом порой дискуссии ведутся весьма эмоционально: дело дошло даже до научного памфлета (298), критикующего известную "дурьянную теорию" Корнера, согласно которой облик ранних покрытосеменных рисуется в виде пахикаульного (толстостебельного) дерева с крупными плодами и семенами, и от этой первичной формы намечается морфологический ряд жизненных форм к крупным, сильно ветвистым жесткодревесным (голаксилным, в отличие от олиго- и аксиальных) деревьям с тонкими ветвями и мелкими семенами. Тем не менее, сторонников этой теории много, и если не во всех деталях, то в главных чертах она достаточно признана (184, 203, 248, 306, 322, 347).

Необходимо различать две стороны вопроса об эволюции жизненных форм цветковых: облик первичной предковой группы, который можно считать исходным для всех ныне живущих — и направление эволюции жизненных форм в пределах ныне существующих таксонов.

Первая проблема остается в области предположений, за недостатком палеоботанических данных. Однако, общепринятая до сих пор (178, 203, 248, 264, 265, 266, 299 и др.) теория "соматической редукции" (от деревьев к травам) подвергается многочисленным модификациям. Так, Stebbins (350) критически обсуждает традиционные аргументы в пользу первичности деревьев среди покрытосеменных и приходит к выводу, что ни один из них в отдельности и даже все они, вместе взятые, не доказывают, что эволюция форм роста должна была всегда идти только в одном направлении. Он отмечает высокую специализацию большинства травянистых растений по сравнению с древесными в отношении структуры их проводящих тканей и ряда приспособительных признаков в морфологии вегетативных органов, однако, считает, что это не всегда связано с "молодостью" жизненной формы трав. Травы могут быть очень древними, а их специализация — результат более быстрого темпа эволюции.

Ряд теоретических соображений приводит Стеббинса к мысли о том, что исходные формы цветковых, хотя и бы-

ли почти наверняка древесными по анатомической структуре стебля, едва ли представляли собой Высокие лесные деревья. Он считает их мелкими кустарничками и полукустарничками полуаридных местообитаний горных склонов и осыпей. От таких форм в дальнейшем путем адаптивной радиации могли возникнуть с одной стороны более крупные кустарники и деревья, с другой — настоящие травы. Однако, это не исключает возможности последующей редукции деревьев и образования вторичных кустарниковых и травянистых форм.

Возражая Стеббинсу, Мееусе (324) строит свою гипотезу, исходя из представления о полифилетическом происхождении покрытосеменных. Он утверждает, что первые цветковые растения, ведущие начало от разных групп голосеменных предков, были уже разнообразны, в том числе и по жизненным формам: деревья и кустарники, неветвящиеся и ветвистые, "пахикаульные" и "лептокаульные" в смысле Корнера, прямостоячие и ползучие, и даже настоящие "бесстебельные" геофиты. Однако, автор указывает на некоторые общие черты всех этих предковых групп: это были многолетние растения со способностью ко вторичному приросту за счет пучкового камбия; особенно крупных деревьев среди них было мало. В дальнейшем происходила диверсификация форм в пределах возникших таксонов; для разных таксонов исходные жизненные формы были разными.

А.Л. Тахтаджян (250), сторонник строго монофилетического происхождения покрытосеменных, считает, что исходная предковая группа была для них единой, однако ранние цветковые очень рано дифференцировались на многочисленные таксоны, различавшиеся, в числе прочих признаков, и по жизненным формам. Это последнее обстоятельство дало им возможность образовывать многоярусные сообщества, максимально используя жизненное пространство; расселение могло идти уже целыми сообществами, что и привело к господству покрытосеменных на Земле. Таким образом, и здесь речь идет о большом разнообразии жизненных форм на ранних этапах.

Чрезвычайно интересные представления развивает E. Schmid (347). По совокупности большого числа признаков (см. выше) он делит все растения на три главные группы. Первая главная группа содержит по преимуществу тропические растения, лишенные одревеснения (аксильные)

или слабо одревесневшие (олигосильные), и включает деревья, кустарники и другие формы роста с многолетними надземными осями, сохраняющимися в течение круглого года (не сезонными). Растения эти большей частью относительно недолговечные (по сравнению с многолетниками второй главной группы). Деревья часто одновершинные (моноакронные) или слабо ветвящиеся (олигоакронные) с верхушечной розеткой листьев. Точки роста на растении немногочисленны. Листья, как правило, не образуют отделительного слоя. Защитные приспособления у почек отсутствуют или слабо выражены. В пределах группы есть и формы с примитивными признаками и высокоспециализированные. Сюда относятся многие однодольные (например, пальмы), *Centrospermae* (включая кактусы с их специализацией), *Gentianaceae*, *Primulaceae*, многие *Compositae* и др. Растения этой группы Шмид считает, как правило, первично-аксиальными, а сильно модифицированные формы среди них – вторичными (например, бамбуки).

Вторая главная группа распространена по всей Земле. Растения этой группы вполне одревесневшие, "жесткодревесные" (голоксильные); их надземные органы не сезонны, или же сезонность проявляется только в отношении листопада и цветения. Сюда относятся длительно живущие деревья, кустарники и кустарнички с обильным ветвлением, большим числом точек роста. В системе побегов оси разных порядков могут быть равнодолговечными или неравнодолговечными. Листопад обычно происходит с образованием отделительного слоя. У субтропических и внетропических видов, а также у тропических ксерофитов хорошо выражены защитные приспособления в структуре почек. Одревеснение и сильное ветвление – прогрессивная черта этой группы. Сюда относятся многие представители *Polycarpicae*, *Juglandales*, *Proteaceae*, *Myrtaceae*, *Ericaceae*, *Hamamelidaceae* и др.

В пределах второй главной группы вообще нет травянистых растений. Эволюция жизненных форм здесь проходила лишь в пределах древесного тела, причем в ряде случаев – в форме редукции до низкорослых и шпалерных кустарничков в крайних условиях существования (полярные и высокогорные страны).

Третья главная группа охватывает преимущественно внетропические семейства или таксоны другого ранга. Растения здесь могут быть вполне одревесневшими, слабо одревесневшими и совсем не одревесневшими. Для них характерна резкая сезонность развития, хорошо выраженные защитные приспособления у почек, образование подземных запасяющих органов в виде корневищ, клубней, луковиц, редьковидных корней. В разных таксонах конвергентно проявляется тенденция развития от древесных форм к травянистым, вплоть до однолетников. Оси становятся более индивидуализированными, неравнодлговечными; подземные их части нередко живут намного дольше надземных; оси сменяются в течение жизни одного растения. Сюда относятся семейства тропического происхождения, особенно сильно развившиеся в период изменения климата в конце палеогена и неогене и широко расцелившиеся, например, Rosaceae, Linaceae, Fabaceae, Umbelliferae, Polemoniaceae, Scrophulariaceae и многие другие.

Третья главная группа содержит именно те таксоны, которые могут иллюстрировать "традиционный" путь соматической редукции с преобразованием древесных предковых форм в травянистые.

Из этой работы также следует, что пути эволюции жизненных форм цветковых с самого начала были разнообразны и не обязательно всегда укладывались в схему "дерево - трава", а главное - "древесные" растения первой группы коренным образом отличны от таковых 2 и 3 групп по большому числу признаков.

Генеральным направлением эволюции жизненных форм среди цветковых Шмид считает путь от аксилльных и олигоксилльных к настоящим древесным (голоксилным), а от них - ко вторично аксилльным травянистым, путем редукции в условиях сурового климата. Таким образом, возникает картина "восходящей" и "нисходящей" линии в этой эволюции. Как видим, представление о первично-аксилльных формах близко к представлениям Корнера.

В уже упомянутой выше работе Mangenot (322) по существу описывается то же основное направление эволюции жизненных форм, сначала "восходящие" к крупным деревьям, а потом "нисходящие" редукционные (к хамефитам и т.д.); автор исходит из одного из важных признаков первичных, архаичных форм - моно- и олигобластии, которая коррелирует, как видим, с комплексом прочих

примитивных признаков по Шмиду. В статье приведен ряд конкретных примеров рядов жизненных форм в разных, преимущественно тропических, семействах. Один из таких рядов превосходно выражен в трибе Gardenieae, исследованной F. Hallé (306) в уже упомянутой ранее работе. Манжено особо подчеркивает ускорение темпов жизнедеятельности в ходе эволюции жизненных форм.

Независимо от Шмида, к тем же представлениям пришел Я.И. Проханов (184, 185), который пытается объединить теорию Корнера с общепринятой и особенно развитой М.Г. Поповым теорией соматической редукции. Он также считает, что первичные древесные формы в каждом крупном таксоне — это некрупные, толстостебельные, мягкодревесные растения с розеткой листьев на верхушке, и эта жизненная форма выглядит среди прочих всегда самой архаичной. Крупные сильно разветвленные деревья с удлиненными побегами — результат значительного эволюционного продвижения. Однако, при дальнейшем расселении из таких древесных форм возникали другие, редуцированные. В частности, Прохановым очень наглядно показан конкретный "механизм" образования длинопобегового травянистого многолетника из кустарника в строго определенных условиях местообитания. Другие формы трав могли формироваться в иных условиях, и структура их совсем другая (розеточные, геофиты).

Любопытные размышления по поводу "концепции дерева" в филогенетическом плане мы находим у Y. Lemoigne (317). Он считает, что "дерево" — это внешняя форма растения, имеющего крупные размеры, хорошо развитые стебли, листья и корни, характерная для "процветающих" таксонов, находящихся в наиболее благоприятных для жизни условиях. В каждой кружной филетической линии высших растений момент наивысшего ее расцвета характеризовался наличием крупных древовидных форм (плауновые, папоротники, голосеменные, покрытосеменные), однако все эти "деревья" — лишь конвергентно сходны по немногим чисто внешним признакам, различия в их структуре чрезвычайно велики. Автор находит возможным провести соответствующую аналогию даже в группе морских водорослей, где наиболее крупные растения листовидными и стеблевидными частями таллома вполне сравнимы с "древовидными" надземными формами. Иначе говоря, ав-

тор расценивает "дерево" как показатель наивысшего филогенетического расцвета данной фило. Он подробно говорит о пути "подъема" от более мелких форм к "дереву", однако не отрицает и возможности нисходящей линии, связанной с редуцией древесных форм в неблагоприятных условиях, конкретно — у цветковых.

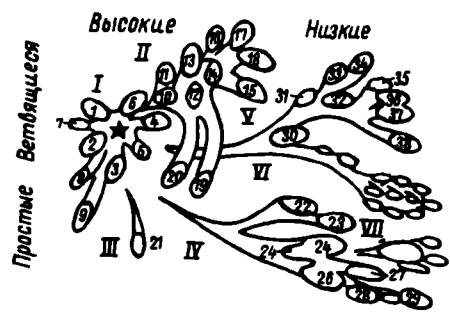
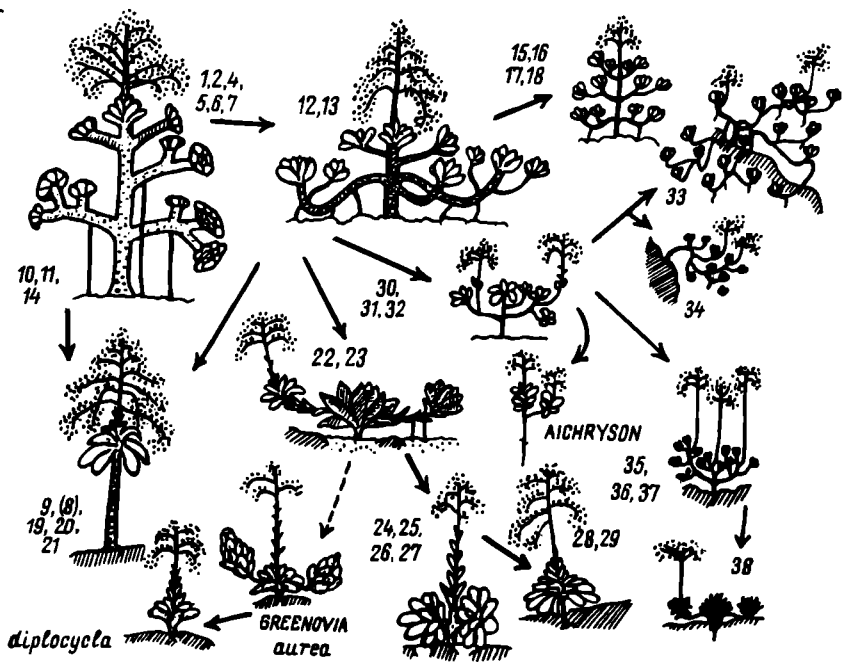
А.П. Хохряков (260), сторонник однонаправленной соматической редуции от древесных к травянистым формам, также считает, что размеры первоначальных форм скорее всего не были очень велики, и в ходе эволюции наблюдался процесс "грандизации", предшествующий редуции. Как и Манжено (322), Хохряков подчеркивает ускорение темпов жизнедеятельности, интенсификацию энергетических процессов, ускорение процессов смен частей растения, смены поколений в ходе эволюции.

Среди этих работ, из которых выявляется в общем единая концепция — о восходящей и нисходящей линиях эволюции жизненных форм в крупных систематических группах — выделяются некоторые, где проводится идея о постоянной строгой однонаправленной эволюции цветковых — от трав к деревьям (269, 270, 305). Дерево вообще характеризуется как гипергенная высокоспециализированная форма, неспособная ни к каким эволюционно важным преобразованиям, а трава вообще — как "в среднем" мало специализированная форма, постепенно медленно эволюционирующая. В этой концепции не учитываются принципиальные различия между разными типами "деревьев" и "трав", обусловленные тем, что жизненная форма — это не один лишь признак, а совокупность очень большого числа разных признаков, что и видно из всех материалов данного обзора. Именно эта комплексность понятий "дерево", "трава" и т.д. и заставила, по существу, пересмотреть, как мы видели, широко признанную, но также одностороннюю теорию соматической редуции в ее крайнем выражении.

Большинство авторов приходит к заключению, что вследствие разнообразия признаков и групп жизненных форм, может быть плодотворным лишь изучение взаимоотношений жизненных форм и эволюции их признаков в пределах конкретных таксонов (57, 184, 204, 206, 209, 217, 325, 328, 347 и др.). Однако наиболее общие направления этой эволюции могут быть намечены, и они тоже достаточно разнообразны. Это скорее направле-

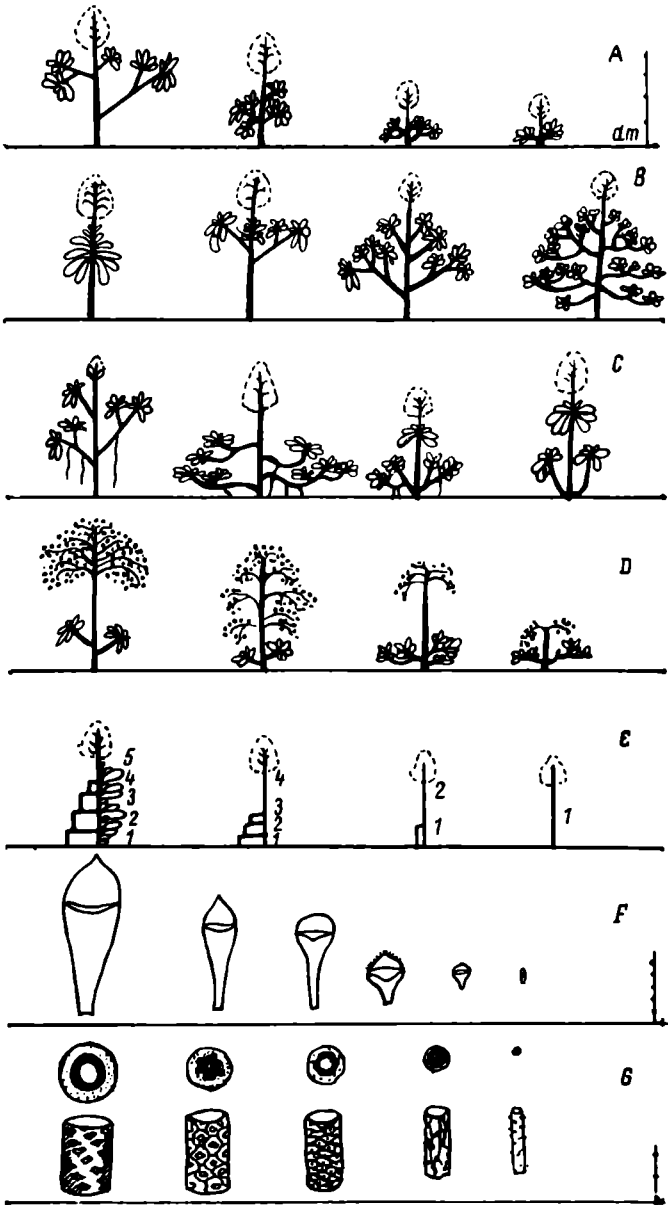
ния эволюции признаков, чем жизненных форм как таковых, потому что каждая жизненная форма сочетает в себе признаки и более примитивные, и более продвинутое (231, 249). И.Г. Серебряковым (203, 204) показаны параллельные ряды эволюции жизненных форм по признаку сокращения длительности жизни скелетных осей — не только для "обычных" (прямоходящих, несуккулентных), но и для суккулентных, лиановидных, ползучих, подушковидных и др., которые могут эволюционировать в пределах "своего" ряда, а могут ответвляться от основного направления. Г.М. Зозулиным (89) намечены многочисленные частные "пути" приспособительных изменений жизненных форм, связанные с расселением растений и закреплением за ними площади обитания, в пределах четырех основных "направлений" эволюции, определяемых комплексом климатических и ценологических условий: ксерогенного, криогенного, криоксерогенного и фотогенного (последнее направление характерно для гумидных макротермных стран). Для травянистых растений намечается общее направление от стержнекорневых к придаточно-укореняющимся (52, 321); по структуре надземных побегов — от безрозеточных к розеточным (52). Однако, надо заметить, что для некоторых систематических групп трав эти направления не оправдываются (однодольные — не от стержнекорневых, а розеткообразование — признак очень неоднородный по происхождению, может быть и первичным и вторичным, 347). Намечены общие направления эволюции водных цветковых растений (180).

Исследование эволюции жизненных форм в отдельных таксонах обычно ведется путем построения морфогенетических модельных рядов из ныне живущих видов, хотя они, конечно, не являются рядом предков-потомков. Очень хорошей иллюстрацией такого подхода может служить интересная работа К. Лемса (318). Им исследованы жизненные формы рода *Leontopodium* и близких к нему родов "группы *Sempervivum*" семейства *Crassulaceae* на Канарских островах и в Северной Африке. Здесь представлены крупные древовидные формы (ветвящиеся и неветвящиеся), кустарниковидные и расползающиеся при помощи столонов, мелко- и крупнолистные розеточные травы. Экологическая дифференциация их очень отчетлива (рис. 2А). Учтя основные признаки форм роста — высоту, степень ветвления



и положение ветвей, общие размеры растений, соцветий, листьев, степень одревеснения, жизненный цикл отдельных побегов (рис. 3), автор строит морфологические ряды, обозначенные на рис. 2 А стрелками; при этом также учтено и географическое распространение и экологические особенности группы. Настоящее "филогенетическое древо" (рис. 2 Б) показывает, что ныне живущие виды, конечно, представляют собой самостоятельные его ветви и не выводятся непосредственно один из другого, однако модельный ряд может демонстрировать возможные пути преобразований предковых форм под влиянием определенных условий обитания.

Рис. 2. Эволюционные взаимоотношения жизненных форм и видов в "группе *Sempervivum*" (роды *Aeonium*, *Aichryson*, *Greenovia*) по Lems, 1960). А: схема возможных путей эволюции жизненных форм. Стрелки указывают не происхождение одних видов от других, а морфологические ряды форм, которые можно вывести друг от друга. Б: схема действительных филогенетических взаимоотношений видов "группы *Sempervivum* (сечение филогенетического "древа" на уровне современности). Гипотетический предок показан звездочкой. Род *Aeonium*: I - секция *Holochrysa* II - секция *Urbica*, III - секция *Megalonium*. IV - секция *Canariensia*, V - секция *Goochia*, VI - род *Aichryson*, VII - род *Greenovia*. Виды на обеих схемах под номерами: 1. *Aeonium manriqueorum*. 2. *A. holochrysum*. 3. *A. gorgoneum*. 4. *A. arboreum*. 5. *A. leucoblepharum*. 6. *A. balsamiferum*. 7. *A. rubrolineatum*. 8. *A. undulatum*. 9. *A. webbii*. 10. *A. percarneum*. 11. *A. gomerense*. 12. *A. ciliatum*. 13. *A. haworthii*. 14. *A. valverdense*. 15. *A. burchardii*. 16. *A. decorum*. 17. *A. castello-paivae*. 18. *A. lancerottense*. 19. *A. hierrense*. 20. *A. urbicum*. 21. *A. nobile*. 22. *A. cuneatum*. 23. *A. glutinosum*. 24. *A. canariense*. 25. *A. palmense*. 26. *A. subplanum*. 27. *A. virgineum*. 28. *A. glandulosum*. 29. *A. tabulaeforme*. 30. *A. goochiae*. 31. *A. viscatum*. 32. *A. lindleyi*. 33. *A. saundersii*. 34. *A. sedifolium*. 35. *A. smithii*. 36. *A. cruentum*. 37. *A. spathulatum*. 38. *A. caespitosum*.



Подобная же схема для более крупного таксона - порядка Scitamineae - уже приведена выше, по работе Р. Tomlinson (354, см. рис. 1).

Ясно, что признаки жизненных форм должны оцениваться с точки зрения эволюционной так же, как это принято делать и для признаков генеративной сферы при построении эволюционных схем систематиками.

Далеко не во всех работах такого рода анализ филогенетических отношений видов и эволюции признаков жизненных форм проведен с такой полнотой и ясностью, как в работе Лемса. Однако, число подобных работ в последнее время резко увеличилось, по сравнению с 40-50 годами, когда они были единичны (325, 344, работы М.Г. Попова). Это свидетельствует о том, что такой подход перспективен, и к необходимости таких исследований приходят ученые самых различных школ и направлений, независимо друг от друга.

Давно работают над построением морфогенетических рядов исследователи школы Г. Мейзеля в Галле (ГДР). Здесь имеются работы по сем. Araceae-Lemnaceae (325), по родам Digitalis и Isoplexis (367), по родам Asteriscus (327), Carlina, Scabiosa, Euphorbia (328), по родам Trifolium и Medicago (304), по некоторым полукустарничкам из губоцветных (328, 348), а также по злакам - Poa (330), Brachypodium (332). Кроме того, для всех средневропейских злаков построена схема возможных эволюционных преобразований типов побегов (без учета родственных отношений) (331). Большой частью ряды намечаются от древовидных или кустарниковых форм к разнообразным травянистым, т.е. в "традиционном" направлении, однако, не одним, а многими путями.

Так, в роде Carlina (328) от вечнозеленых низких рыхловетвистых канделябровидных кустарников выводятся с одной стороны однолетники, где изменение состоит лишь в общем укорочении всего жизненного цикла при сохране-

Рис. 3. Признаки, учтенные при анализе жизненных форм в роде *Aeonium* (Lems, 1960). А - длина побега, В - степень ветвления, С - высота боковых побегов над землей, Д - величина соцветия, Е - продолжительность морфогенетического цикла, F - размеры листьев, G - одревеснение осей.

нии внешнего сходства ветвления и типа побегов, с другой — травянистые многолетники, у которых оси становятся неравнодолговечными и формируется подземный разветвленный "плейокорм"; степень выраженности розетки и стержневого корня очень варьирует, вплоть до образования "бесстебельной" формы. В роде *Scabiosa* намечены подобные же пути. Для родов *Isoplexis* и *Digitalis* (367) за исходную форму принято карликовое дерево (без базального ветвления), от него выводится канделябровый кустарник с вертикальными ветвями, а далее — сильно ветвящиеся "шаровидные" приземистые кустарники (ряд связан с увеличивающейся сухостью местообитаний). Травы, вторичные, по мнению автора, в этих родах выводятся от кустарников двумя рядами. Линия аллоризных (стержнекорневых) трав завершается полурозеточными крупнолистными растениями с реповидным корнем; в другой линии показана эволюция мелколистных полурозеточных трав, переходящих на гоморизное окоренение. Малолетние формы выводятся от многолетних.

В работах школы И.Г. Серебрякова показаны предполагаемые пути перехода от древесных и полудревесных растений к травянистым в нескольких родах. В роде *Hedysarum* (39, 42, 46) намечается возможный путь преобразования стержнекорневого мезосимподиального длиннопобегового кустарника (*H. fruticosum*) в стержнекорневой базисимподиальный длиннопобеговый травянистый многолетник под влиянием похолодания и континентализации климата. В роде *Potentilla* (46, 276, 247, 278, 279) один ряд строится от геоксильного ксилоподиального кустарника — мезофита (*P. fruticosa*) через длиннокорневидный геоксильный кустарничек к длиннокорневишной степной многолетней траве (корневища гипогеогенные). Перестройка происходила, видимо, при увеличивающейся сухости климата, через сокращение длительности жизни надземных побегов, появление и сильное развитие корневищ. В другом ряду этого же рода от ортотропных геоксильных кустарников возникли ползучие кустарнички с эпигеогенными корневищами (*Comarum salesovianum* — *C. palustre*) поселившиеся на болотах. Третий путь — от длиннопобеговых кустарников к розеточным моноподиальным травам, путем перестройки структуры побега. В роде *Salix* (секция *Myrtosalix*) (46, 74) в результате криофилиза-

ции стланиковый стержнекорневой кустарничек (*Salix saxatilis*, *S. chamissonis*) трансформировался в длиннокорневищно-стержнекорневой кустарничек, а затем в длиннокорневищно-стержнекорневой травянистый многолетник (*S. phlebophylla*, *S. rotundifolia*), несущий в себе еще много черт древесного предка. Здесь главное направление перестройки было связано с переходом от надземного образа жизни побегов к подземному.

В роде *Rubus* эволюция жизненных форм шла от древовидных через лианы и кустарники к травянистым, от вечнозеленых к листопадным (231). Пути трансформации и здесь были своеобразными, в частности — от ползучих мезосимподиальных кустарников к ползучим травянистым многолетникам (46, 93), не теряющим ряда черт древеснистых предков и иногда называемых полукустарничками или полутравами (231). Интересно, что при таких переходах резко выражена гетеробатмия вегетативных признаков.

Выяснилось, что во всех рассмотренных линиях трансформации, как правило, при переходе к травам не возникает качественно новых приземных или подземных органов; основной тип структуры (стержнекорневые, ползучие, длиннокорневищные) складывается еще у древеснистых форм, а превращение в травы сопровождается погружением органов под землю (усилением геофилии) и сокращением длительности жизни надземных частей, изменением соотношения отмирающей части и сохраняющейся, многолетней (46).

Кроме этих направлений эволюции жизненных форм рассматривались переходы от многолетних трав к полудревесным формам в условиях резко засушливого климата в роде *Artemisia* (76). Специфика таких переходов и их неизбежность отмечена рядом авторов (185); их нельзя рассматривать как "обратный ход эволюции", потому что в данном случае полукустарники и полукустарнички несут черты дальнейшей специализации и интенсификации жизненных процессов по сравнению с травами.

В роде *Trigonella* показаны возможные пути образования однолетних форм от многолетних (113). Переход к однолетникам исследован также в родах *Arctium* и *Cousinia* (171).

Традиционные же направления перехода от древесных к травянистым исследовались В.Г. Хржановским с соавтора-

ми в родах *Polygonum* (217), *Rupleurum* (218) и некоторых других; В.П. Зосимовичем (90) в порядке *Centrospermae*. Интересна серия работ И.М. Культиасова по эволюции жизненных форм в роде *Onobrychis* (135, 136, 137, 138, 139), где в частности обсуждается филломорфогенез подушковидных форм. Автор пользуется известным эколого-историческим методом М.В. Культиасова (140).

Ряд этюдов В.Н. Голубева (54) показывает некоторые пути преобразования собственно травянистых форм (в родах *Potentilla*, *Plantago*); то же сделано Л.Е. Гатцук (45) для некоторых травянистых секций рода *Hedysarum*. Обсуждались взаимоотношения древесных и травянистых форм в семействах *Ericaceae* и *Rygalaceae* (120, 121, 258). Выявлен спектр жизненных форм в семействе крестоцветных в пределах Туркмении (14).

Вообще взаимоотношения травянистых форм друг с другом исследованы гораздо меньше, чем взаимоотношения древесных и травянистых. Кроме упомянутых, можно еще назвать работы *Ryberg* (340, 341), где подробно проанализированы детали преобразования стержнекорневых форм в клубневые в роде *Corydalis*. Особенно яркой и многосторонней показалась нам работа *Berg* (289) об эволюции способов распространения семян в роде *Dicentra*, где жизненные формы рассматриваются в тесной связи именно с этими биологическими приспособлениями. Здесь так же, как в упомянутой работе *Lemsa* по роду *Aeonium*, четко показаны направления эволюции отдельных признаков, затем морфогенетические ряды жизненных форм и собственно филогения рода. Эволюция *Dicentra* шла от стержнекорневых прямостоячих трав открытых местообитаний, автохоров с баллистическими приспособлениями, к мirmekохорным травам, переселившимся в леса и превратившимся в ползучие и иные придаточно-ококореняющиеся, лежащие, с поникающими соцветиями формы. Часть лесных ползучих трав приобрела способность к лазанию, и выход таких лиановидных трав в кустарниковый ярус леса привел к новому преобразованию способа распространения семян: орнитохории.

Недавно появилась интересная работа *Groebe* (302) об эволюции видов *Sanicula*, *Astrantia* и *Насquetia* (из зонтичных) в связи с изменением форм соцветий. Признаки жизненных форм здесь рассматриваются как необходи-

мые, коррелятивно связанные с цветоносной частью растения. Намечен интересный ряд, отличающийся от "традиционного" для трав: предполагается, что исходные формы были короткокорневищными, быстро теряющими главный корень, а при переходе в аридные районы выработались клубневые и стержнекорневые с редьковидным корнем. В качестве боковой ветви эволюции рассмотрены моноподиально-розеточные формы, потерявшие способность к образованию верхушечного соцветия (кстати, моноподиально-розеточные травы других родов - *Potentilla*, 54,279, *Hedysarum*, 45, тоже рассматриваются как вторичные по сравнению с симподиальными).

Эволюция жизненных форм однодольных была предметом ряда работ. Некоторые из них уже неоднократно цитировались выше. Tomlinson считает, что его схема эволюции форм роста *Scitamineae* (см. рис. 1) может рассматриваться в качестве модельной для всех однодольных - от мягкодревесных древовидных растений к разнообразным травам двух типов: с погружающимся в землю стеблем (эпигеогенные подземные органы) и со сменой неравнодологовечных осей последовательных порядков (гипогеогенные подземные органы). Неоднократно обсуждалась эволюция жизненных форм *Liliales*; одна из первых работ (345) касалась тропического рода *Dianella*, где от равномернооблиственных через высокие "верхнерозеточные" растения, вероятно, возникли приземнорозеточные и геофитные формы (за счет сокращения надземной части побегов, погружения их в землю). Очень многосторонне обсуждены пути эволюции отдельных признаков жизненных форм в роде *Iris* (195); в целом показано, что луковичные формы ирисов ведут начало от корневищных. А.П. Хохряковым, после детального анализа рода *Eremurus* (259), сделана попытка представить общую схему преобразований жизненных форм лилейных (261); он рисует ее как несколько направлений от древовидных форм к разнообразным травянистым (луковичным и корневищным, с прямостоячими стеблями и лиановидным, с нормальными листьями и клубнями и т.д.).

Т.И. Серебряковой намечены возможные пути перестройки жизненных форм травянистых злаков в родах *Poa* (211) и *Festuca* (213), а также общие направления изменения ряда признаков строения и развития побегов в эволюции всего семейства злаков (212, 215). В частности, одним

из основных моментов считается переход от безрозеточных побегов к розеткообразующим, что коррелирует с целым комплексом признаков структуры и ритма развития побегов. Одновременно с этими работами опубликованы работы Mühlberg (330, 331, 332), где также строятся ряды форм по типам побегов у злаков; главное внимание обращено на соотношение подземного и надземного ветвления и уточнение терминологии жизненных форм (форм роста) злаков. Н.Н. Цвелев показывает на фоне общей картины филогении злаков вторичность их древесных представителей — бамбуков (269). Исследованы направления эволюции форм роста в роде *Cynodon* (338), через перестройку структуры столонов, их геофилизацию и переход к резкой сезонности развития с рядом защитных приспособлений в структуре почек.

Подводя итоги, можно сказать, что в настоящее время идет процесс интенсивного накопления фактического материала и рабочих гипотез по взаимоотношениям жизненных форм в отдельных таксонах, так как раньше систематики не всегда обращали должное внимание на признаки вегетативной сферы, а они оказываются столь же надежными и ценными для эволюционных построений, как и признаки генеративной сферы. Эволюционной интерпретации признаков жизненных форм немало способствует онтогенетический метод изучения.

Заключение

Как видно из всего изложенного, жизненные формы стоят в центре внимания многих специалистов разных отраслей ботаники. Основные проблемы, подлежащие разрешению, сводятся к трем вопросам: а) физиономическая и фитоценотическая роль разных жизненных форм, их спектры в разных типах растительности и систематических группах, б) признаки жизненных форм и их классификация, в) эволюционные взаимоотношения жизненных форм.

Ясно, что жизненные формы характеризуются большим комплексом признаков, в том числе динамических, отражающих становление жизненной формы в онтогенезе и изменение ее элементов во времени. Единая универсальная система жизненных форм едва ли возможна; подходы к классификациям могут быть разными в зависимости от целей исследования.

Онтогенетический подход к изучению жизненных форм весьма полезен как для выяснения приспособительных черт

растений в разных экологических и ценологических условиях, так и для оценки возможных путей их эволюции. Кроме того, этот подход очень ценен и для разрешения вопросов, связанных с интродукцией и использованием дикорастущих растений, с регулированием их возобновления и размножения.

Эволюция жизненных форм цветковых шла вместе с эволюцией видов разнообразными путями, иногда сходными и параллельными, а иногда весьма различными. В целом, вероятно, следует принять идею о наличии восходящей и нисходящей, редуционной линии эволюции жизненных форм. Едва ли целесообразны поиски одного единственного универсального модуса эволюции жизненных форм; "древесные" и "травянистые" формы могут быть и первичными, и вторичными в том или ином таксоне, и это не следует расценивать как "обратный ход эволюции", так как различия между разными древесными могут быть существеннее, чем между древесными и травянистыми; критерии "травянистого растения" еще подлежат разработке. Наиболее плодотворны исследования возможных путей преобразования жизненных форм в конкретных таксонах, с привлечением ряда других признаков. Аргументация предполагаемых эволюционных рядов выглядит более убедительной в тех случаях, когда учитываются отдельно направления изменения важнейших признаков, с учетом возможности разновозрастности их у конкретных жизненных форм. Методом морфогенетических рядов пользуются очень многие авторы, и это, видимо, вполне оправдано, если не приравнивать эти ряды к собственно филогенетическим .

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Ю.Е. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1963, 68, 3; 155.
2. Алексеев Ю.Е. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1965, № 2.
3. Алексеев Ю.Е. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1966, № 4; 139-141.
4. Алексеев Ю.Е. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1966, 71, № 6; 103-107.
5. Алексеев Ю.Е. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1970, 75, № 1; 83-91.

6. Алексеев Ю.Е., Новиков В.С. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1968, 73, № 4; 34-46.
7. Антонова В.И. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1971, № 10; 57-64.
8. Артюшенко З.Т. Амариллисовые СССР, 1970; Л. "Наука"; 1-179.
9. Баранова М.В. "Ботан. ж.", 1971, 56, 11, 1593-1604.
10. Барыкина Р.П. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. Биол.", 1964, 69, № 2, стр. 96-100.
11. Барыкина Р. П. "Ботан. ж.", 1971, 56, № 7, 921-931, "РЖБиол.", 1971, 11В346.
12. Барыкина Р.П. В сб. "Морфология цветковых растений", М., "Наука", 1971, 95-126; "РЖБиол.", 1971, 10В 344.
13. Барыкина Р.П., Кудряшев Л.В., Класова А.Н. "Ботан. ж.", 1963, 48, № 7, 949-964.
14. Богатырова М.Ш. "Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук", 1967, № 3; 29-33.
15. Беспалова З.Г. "Ботан. ж.", 1959, 44, № 1, 92-100.
16. Беспалова З.Г. "Ботан. ж." 1960, 45, № 10, 1462-1475.
17. Беспалова З.Г. "Проблемы соврем. ботаники", М.-Л. "Наука", 1965, 2, 65-69
18. Беспалова З.Г., Борисова И. В. Программно-методич. записки по биокомплексн. и геобот. изучению степей и пустынь Центр. Казахстана, М.-Л. изд. АН СССР, 1960, 30-36.
19. Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана (Биокомплексные исследования в Казахстане, 2 т.), Л., "Наука", 1969, 1-335.
20. Борисова И.В. "Ботан. ж.", 1960, 45, 19-33.
21. Борисова И.В. "Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника", 1961, 13; 54-132.
22. Борисова И.В. "Проблемы ботаники", М.-Л. АН СССР 1962, 6, 336-345.
23. Борисова И.В., Исаченко Т.И., Калипина А.В., Карамышева З.В., Рачковская Е.И. "Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника", 1961, 13, 487-511.

24. Борисова И. В., Попова Т. А. "Ботан. ж.", 1971, 56, № 5; 619-626; "РЖБиол.", 1971, 1В428.
25. Борисова-Гуленкова М. А. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1961, № 1; 10-15.
26. Борисовская Г. М. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфологии растений", МГУ, 1968, 49-50.
27. Бородин Е. С. Морфобиологические особенности высокогорных растений аридной зоны при интродукции в условиях равнины, Ташкент, изд. АН Уз.ССР, 1966, 1-76.
28. Бородин Е. С., Райкова И. А. В сб. "Реф. докл. всесоюз. межвуз. конфер. по морфол. растений", МГУ, 1968, стр. 51.
29. Бородина А. П. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1968, № 3, 65-73, "РЖБиол.", 1968, 12.55.782, 1969, 1В619.
30. Ботанические исследования за Полярным кругом (сб.), вып. 1; Апатиты, Кольск. фил. АН СССР (ротапринт), 1969, 1-129.
31. Бочанцева З. П. Тюльпаны (морфология, цитология и биология), Ташкент, изд. АН УзССР, 1962, 1-407.
32. Былова А. М. В сб. "Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций", М., "Наука", 1968, 103-124, "РЖБиол.", 1969, 7В418.
33. Былова А. М. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 11-12.
34. Вальтер Г. Растительность земного шара (эколого-физиологическая характеристика), т. 1, М. "Прогресс", 1968, 1-498.
35. Василевская В. К. Проблемы современной ботаники. М.-Л. "Наука". 1965, 2, 5-17.
36. Вахтина Т. В. "Тр. н.-и. ин-та с.х. Крайнего Севера", 1963, 11.
37. Вещикова Т. В. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1864, 69, № 1, стр. 74-85.
38. Вихирева-Василькова В. В. В сб. "Приспособление растений Арктики к условиям среды", 1966, 126-165.
39. Гатцук Л. Е. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1967, 72, № 3, 53-64.

40. Гатцук Л.Е. В сб. "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений", М. "Наука", 1967, 9-34, "РЖБиол.", 1967, 11В440.
41. Гатцук Л.Е. В сб. "Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций", М. "Наука", 1968, 52-80, "РЖБиол.", 1969, 8В297.
42. Гатцук Л.Е. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфол. растений", 1968, МГУ, 69-71, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
43. Гатцук Л.Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового. Дисс., 1970, 1-416.
44. Гатцук Л.Е. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфолог. основ онтогенеза высш. травянистых растений", г. Ставрополь, 1970, 15-17.
45. Гатцук Л.Е. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, 3-6.
46. Гатцук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В. Шафранова Л.М. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, стр. 6-10.
47. Гогина Е.Е. "Ботан. ж.", 1961, 46, № 6, стр. 824-841.
48. Головкин Б.Н. "Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР", 1964, вып. 55, 35-37.
49. Головкин Б.Н. "Ботан. ж.", 1965, 50, № 11, 1644-1647.
50. Головкин Б.Н. "Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР", 1966, вып. 62, 3-7.
51. Головкина Г.В. "Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР", 1967, вып. 64, 80-82. РЖБиол. 1967, 8В277.
52. Голубев В. Н. "Тр. Центр.-Черноз. заповедника", 1960, вып. 6, 117-156.
53. Голубев В.Н. "Тр. Центр.- Черноз. заповедника", 1962, вып. 7. стр. 1-511.
54. Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи, М. "Наука", 1965, 1-287.
55. Голубев В. Н. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1968, 73, № 4, стр. 63-71, "РЖБиол." 1969, 2В 361.
56. Голубев В. Н. "Научн. докл. высш. школы. Биол. науки", 1968, № 9, 58.

57. Голубев В.Н. "Ботан.ж.", 1968, 53, № 8, 1085-1093; "РЖБиол.", 1969, 1В374.
58. Гордеева Т.К. "Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. III, Геоботаника", 1957, 11, 88-117.
59. Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья, М. "Наука", 1966, 1-273.
60. Горышина Т.К. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1965, 70, № 5, стр. 46-52.
61. Гроссет Г.Э. Кедровый стланик. М. 1959, 1-139.
62. Грудзинская И.А. "Ботан. ж.", 1960, 45, № 7, 968-978.
63. Грудзинская И.А. "Проблемы ботаники", 1962, 6, 219-231.
64. Грудзинская И.А. "Ботан.ж.", 1964, 49, № 3, 321-337.
65. Грудзинская И.А. В сб. "Реф. докл. всесоюзн. межвуз. конфер. по морфол. растений", МГУ, 1968, 84-85, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
66. Гуленкова М.А. В сб. "Морфология высших растений", М. "Наука", 1968, 128-141, "РЖБиол.", 1969, 2В358.
67. Гуленкова М.А. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянист. растений", г. Ставрополь, 1970, 19-20.
68. Гуленкова М.А. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, 11-12.
69. Даева О.В. "Тр. Гл. ботан. сада АН СССР", 1963, т. 9, 110-143.
70. Денисов В.Г. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1968, № 4, 62-69 "РЖБиол.", 1968, 12В291.
71. Дервиз-Соколова Т.Г. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1962, 67, № 3, 124-122.
72. Дервиз-Соколова Т.Г. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1963, 68, № 4, 64-72.
73. Дервиз-Соколова Т.Г. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1966, 71, № 2, стр. 28-38.
74. Дервиз-Соколова Т.Г. В сб. "Реф. докл. на всесоюзн. межвуз. конфер. по морфол. растений", МГУ, 1968, 91-93, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
75. Дорохина Л.Н. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1969, № 10, 65-69, "РЖБиол.", 1970, 5В312.

76. Дорохина Л.Н. "Бюл. Московского о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1969, 74, № 2, 77-89, "РЖБиол.", 1969, 11В342.
77. Дорохина Л.Н. "Научн. докл. Высш. школы Биол. науки", 1970, № 2, 53-58, "РЖБиол.", 1970, 8В261.
78. Дорохина Л.Н. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянист. растений", Ставрополь, 1970, 26-27.
79. Дундин Ю.К. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1965, 70, № 5, 146-147.
80. Ермакова И.М. "Науч. докл. Высш. школы Биол. науки", 1968, № 7, 70-77, "РЖБиол.", 1969, 1В376.
81. Жуйкова И.В. "Ботан. ж.", 1958, 43, 9, 1319-1325.
82. Жуйкова И.В. "Ботан.ж.", 1959, 44, 3, 322-332.
83. Жуйкова И.В. В сб. "Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской обл.", М.-Л. 1962, 50-60.
84. Жуйкова И.В. В сб. "Проблемы Севера", 1964, 8.
85. Жукова Л.А. В сб. "Морфогенез растений", МГУ, 1961, 1, 635-638.
86. Запрягаева В.И. Дикорастущие плодовые Таджикистана, М.-Л. "Наука", 1964, 1-695.
87. Заугольнова Л.Б. В сб. "Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций", М. "Наука", 1968, 81-102, "РЖБиол.", 1969, 9В373.
88. Зозулин Г.М. "Ботан. ж.", 1961, 46, № 1, 3-20.
89. Зозулин Г.М. "Ботан.ж.", 1968, 53, № 2, 223-233, "РЖБиол.", 1968, 11В340.
90. Зосимович В.П. Республ. межведомств. сборник. Цитология и генетика, Киев, 1965, 5-38.
91. Иванова И.В. "Науч. докл. Высш. школы, Биол. науки", 1967, № 10, стр. 51-59, "РЖБиол.", 1968, 7В315.
92. Иванова И.В. "Науч. докл. Высш. школы, Биол. науки", 1968, № 12, 80-83, "РЖБиол.", 1969, 8В367.
93. Иванова И.В. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1968, 73, № 3, 63-77.
94. Игнатьева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1960, 59, 161-170

95. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1961, 46, № 8, 1194-1202.
96. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1961, 46, № 9, 1255-1270.
97. Игнатъева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1961, 72, 109-119.
98. Игнатъева И.П. "Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР", 1961, 44, 62-76.
99. Игнатъева И.П. "Бюл. Гл. ботан сада АН СССР", 1962, 45, стр. 87-97.
100. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1962, 47, № 9, 1258-1272.
101. Игнатъева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1963, 83, 410-415.
102. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1963, 48, № 1, 54-64.
103. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1964, 49, № 3, 358-371.
104. Игнатъева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1965, 108, 359-364.
105. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1965, 50, № 1, 16-28.
106. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1965, 50, № 7, 903-916.
107. Игнатъева И.П. "Изв. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1966, 4, 22-33.
108. Игнатъева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1967, 131, 321-329.
109. Игнатъева И.П. "Ботан. ж.", 1967, 52, № 7, 944-951, "РЖБиол.", 1968, 2В379.
110. Игнатъева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1968, 142, 301-307.
111. Игнатъева И.П. "Докл. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1969, 147, 273-279.
112. Изотова А.Н. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1968, 73, № 6, 82-96, "РЖБиол.", 1969, 6В375.
113. Изотова А.Н. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1970, 75, 1, стр. 60-72, РЖБиол., 1970, 7В 293.
114. Ильина Е.Я. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 33-34.

115. Капинос Г.Е. Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне, Баку, 1963, 1-239.
116. Колищук В.Г. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1965, 70, № 1, 103-110.
117. Колищук В.Г. "Докл. АН СССР", 1966, 167, № 3.
118. Колищук В.Г. "Ботан. ж.", 1967, 52, № 6, 852-859.
119. Колищук В.Г. "Укр. ботан. ж.", 1968, 25, № 3, 59-66, "РЖБиол.", 1969, 1В375.
120. Колищук В.Г. "Ботан. ж.", 1968, 53, № 8, 1028-1042, "РЖБиол.", 1969, 1В328.
121. Колищук В.Г. Стелющиеся древесные растения (эколого-морфологический анализ), 1971, Дисс., Л., 1-367.
122. Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент, изд. АН УзбССР, 1961, т. 1, 1962, т. 2; 1-999.
123. Корчагин А.А. В сб. "Полевая геоботаника", М.-Л. Изд. АН СССР, 1960, 2, 209-240.
124. Корчагин А.А. В сб. "Полевая геоботаника", М.-Л. Изд. АН СССР, 1960, 2, 241-248.
125. Корчагин А.А. В сб. "Полевая геоботаника", М.-Л. Изд. АН СССР, 1960, 2, 279-314.
126. Корчагин А.А. В сб. "Полевая геоботаника", М.-Л. Изд. АН СССР, 1960, 2, 315-332.
127. Корчагина Н.И. "Ботан. ж.", 1964, 49, № 7, 1067-1070.
128. Красильников П.К. В сб. "Полевая геоботаника", М.-Л. Изд. АН СССР, 1960, 2, 448-489.
129. Красильников П.К. "Проблемы ботаники", М.-Л. Изд. АН СССР, 1962, 6, 277-282.
130. Красильников П.К. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Междунар. симпоз.), Л. "Наука", 1968, 107-116.
131. Крылова И.Л. "Ботан. ж.", 1964, 49, № 9, 1237-1247.
132. Кудряшев Л.В., Барыкина Р.П. "Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол.", 1966, 71, № 2, 39-53.

133. Кудряшев Л.В., Барыкина Р.П. В сб. "Реф. докл. на всесоюзн. симпоз. по изуч. морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 39-42.
134. Кузнецова Г.В., Гладкова З.И. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, 19-22.
135. Культиасов И.М., "Ботан. ж.", 1961, 46, №12, 1740-1755
136. Культиасов И.М. "Ботан.ж." 1962, 47, № 5, 645-657.
137. Культиасов И.М. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1967, 72, № 4, 97-103.
138. Культиасов И.М. "Вестник МГУ. Биол., почвовед.", 1969, № 2, 64-69.
139. Культиасов И.М. "Ботан. ж.", 1969, 54, № 7, 1083-1091, "РЖБиол.", 1970, 2В453.
140. Культиасов М.В. В сб. "Люцерна тьяньшаньская и опыт ее интродукции". М. "Наука", 1967, 7-139.
141. Курченко Е.И. В сб. "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений," М. "Наука", 1967, 52-69.
142. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. "Журн. общей биол.", 1965, 26, № 3, 261-275.
143. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. В сб. "Основные проблемы геоботаники", 1968, 10-15, "РЖБиол.", 1969, 7В421.
144. Лучник З.И. Обрезка кустарников. М. Сельхозгиз, 1960, 1-96.
145. Любарский Е.Л. "Ботан. журн.", 1961, 46, № 7, 959-968.
146. Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений, Казань, Изд. КГУ, 1967; 1-181.
147. Ляшенко Н.И. Биология спящих почек. Л. "Наука", 1964, 1-87.
148. Ляшенко Н.И. Ботан. ж. , 1968, 53, № 9, 1198-1208, "РЖБиол.", 1969, 4В312.
149. Михайлова Т.Д. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1970, 75, № 5, 74-81.
150. Михайлова Т.Д. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 57-58.

151. Михайлова Т.Д. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений", МГУ, 1971, 2, стр. 22-26.
152. Михайловская И.С. "Науч. докл. Высш. школы, Биол. науки", 1968, 6, 72-78, "РЖБиол.", 1968, 12В296.
153. Михайловская И.С. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпози. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 58-61.
154. Морфогенез растений, часть 2, с приложением: Альбом рисунков "Морфогенез побегов многолетних травянистых растений". Тр. Ставропольск. н.-и. ин-та сельск. хоз-ва, 1970, 10, 1-223.
155. Муклклиджанян Я.И. "Проблемы современной ботаники", М.-Л., "Наука" 1965, 2, 88-90.
156. Нехлюдова А.С. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпози. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 63-65.
157. Нечаев А.П., Гапека З.И. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 8, 1127-1137.
158. Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Г. "Ботан.ж.", 1969, 54, № 11, 1689-1704, "РЖБиол.", 1970, 4В372.
159. Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Г. "Проблемы освоения пустынь", 1970, 4, 19-27, "РЖБиол.", 1971, 2В376.
160. Нечаева Н.Т., Ищенко Г.Е. "Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол.", 1966, 1.
161. Нечаева Н.Т., Приходько С.Я. Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии, 1966, 1-226.
162. Нечаева Н.Т., Приходько С.Я. Биология и культура ферул и дорем в Туркменистане, 1963, 1-52.
163. Никитин В.В. "Ботан. ж.", 1965, 50, № 1, 44-50.
163. Никитин В.В., Полковниченко А.Я. "Тр. Туркм. с.-х. ин-та", 1962, 11, 69-76.
165. Никитин С.А. Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР, М. "Наука", 1966, 1-254.
166. Нухимовский Е.Л. "Вестник МГУ. Биол., почвовед.", 1968, 5, 36-43, "РЖБиол.", 1969, 5В296.

167. Нухимовский Е.Л. "Вестник МГУ. Биол., почвовед.", 1969, № 1, 55-62.
168. Нухимовский Е.Л. "Вестник МГУ. Биол., почвовед.", 1969, № 2, 71-78.
169. Нухимовский Е.Л. "Изв. Моск. с.-х. ак. им. К.А. Тимирязева", 1971, № 1, 54-65.
170. Осипян Л.Л. "Микология и фитопатология", 1970, 4, № 2, 169-173, "РЖБиол.", 1970, 8В113.
171. Пайзиева С.А. "Ботан. ж.", 1972, 47, № 10, 1517-1522.
172. Петров А. "Изв. Ботан. ин-та Болгар. АН," 1967, 17, 169-178. "РЖБиол.", 1968, 3В340.
173. Пленник Р.Я., Кузнецова Г.В. "Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук", 10, № 2, 10-13.
174. Покровская Т.М. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", 1960, № 2, 110-115.
175. Покровская Т.М. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, стр. 30-33.
176. Полозова Т.Г. В сб. "Приспособления растений Арктики к условиям среды", М.-Л., "Наука", 1966, 166-225, "РЖБиол.", 1967, 6В650.
177. Полозова Т.Г. "Ботан. ж.", 1970, 55, № 3, 431-442, "РЖБиол.", 1970, 8В347.
178. Попов М.Г. Основы флорогенетики. М. "Наука", 1963, 1-135.
179. Попова Т.А. "Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника", 1965, 17, 7-63.
180. Потульницкий П.М. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, 34-38.
181. Пошкурлат А.П. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1969, 74, № 5, 118-128.
182. Правдин Ф.Н. "Докл. Моск. о-ва испыт. природы за 1967 и 1968 г. Зоол. и ботаника", 1971, 17-20.
183. Проханов Я.И. В сб. "Проблемы филогении растений" (Тр. Моск. о-ва испыт. природы, 13), 1965, 71-110.
184. Проханов Я.И. В сб. "Проблемы филогении растений" (Тр. Моск. о-ва испыт. природы. т. 13), 1965, стр. 111-123.
185. Проханов Я.И. В сб. "Проблемы филогении расте-

- ний" (Тр. Моск. о-ва испыт. природы, т. 13), 1965, стр. 124-154.
186. Работнов Т.А. "Полевая геоботаника", М.-Л., изд. АН СССР, 1960, 2, стр. 249-262.
187. Работнов Т.А. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1969, 74, № 1, 141-149.
188. Райкова И.А. "Пробл. соврем. ботаники". М.-Л. "Наука", 1965, 2, 97-105.
189. Райкова И.А. и Бородин Е.С. "Тр. Памирск. биол. ст.", 1963, 1, 249-258.
190. Рачковская Е.И. "Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. III, Геоботаника", 1957, 11, 5-87.
191. Рева М.Л. Вегетативне размноження деревних та кущових рослин в природних умовах, Киев, "Наукова думка", 1965, 1-216.
192. Решиков М.А. "Изв. Иркутск. с.-х. ин-та", 1958, 9.
193. Решиков М.А. Степи Западного Забайкалья, М., Изд. АН СССР, 1961, 1-174.
194. Ричардс П.У. Тропический дождевой лес, М., Изд. иностр. лит., 1961, 1-448.
195. Родионенко Г.И. Род Ирис.- *Iris L.* (Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики), М.-Л. Изд. АН СССР, 1961, 1-216.
196. Родионенко Г.И. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений". Ставрополь, 1970, 77-78.
197. Ротов Р.А. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1960, 65, 2, 91-94.
198. Ротов Р.А. "Бюл. Гл. ботан. сада" АН СССР, 1964, вып. 52, 87-97.
199. Ротов Р.А. "Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений". М., "Наука", 1969, 1-100.
200. Седова Е.А. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морфол. основ онтогенеза высш. травянистых растений". Ставрополь, 1970, 87-88.
201. Сенянинова-Корчагина М.В. "Уч. зап. ЛГУ," 1967, № 327, сер. геогр. вып. 19, 7-96, "РЖБиол.", 1968, 4В2.
202. Серебряков И.Г. "Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. Потемкина," 1959, 100, каф. ботаники, 5,3-37.

203. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений, М., "Высшая школа", 1962, 1-378
204. Серебряков И.Г. "Полевая геобота - ника". М.:Л. "Наука" 1964, 3, 164-205
205. Серебряков И.Г. "Проблемы современной ботаники". М.:Л. "Наука" 1965, 2, 17-22.
206. Серебряков И.Г. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конференц. по морфол. растений". МГУ, 1968, 14-16, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
207. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1965, 70, № 2, 67-81.
208. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. "Ботан. ж.", 1967, 52, № 10, 1449-1471.
209. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. "Ботан. ж.", 1969, 54, № 9, 1321-1326, "РЖБиол.", 1970, 1В3.
210. Серебрякова Т.И. "Ботан.ж.", 1964, 49, № 1, 39-49.
211. Серебрякова Т.И. "Ботан. ж." 1965, 50, № 11, 1536-1555.
212. Серебрякова Т.И. "Науч. докл. Высш. школы, Биол. науки", 1967, № 2, 61-73, "РЖБиол.", 1967, 11В440.
213. Серебрякова Т.И. В сб. "Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций", М., "Наука" 1968, 7-51, "РЖБиол.", 1969, 5В327.
214. Серебрякова Т.И. "Ботан. ж.", 1969, 54, № 6, 858-871, "РЖБиол.", 1969, 12В315.
215. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., "Наука", 1971, 1-359, "РЖБиол.", 1971, 8В413.
216. Серебрякова Т.И. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1971, 76, № 1, 105-119, "РЖБиол.", 1971, 7В399.
217. Серебрякова Т.И. В сб. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, 39-43.
218. Скрипчинский В.В. "Тр. Ставропольск. н.-и. ин-та сельск. хоз-ва", 1970, 10, № 1, 5-65, "РЖБиол.", 1971, 3В2.
219. Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл.В. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1965, 70, № 1, 85-102.

220. Смирнов А.В. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфологии растений," МГУ, 1968, 265-266, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
221. Смирнова Е.С. "Журн. общ.биол.", 1968, 29, № 6, 678-688.
222. Смирнова Е.С. "Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР", 1969, 73, 33-40, "РЖБиол.", 1970, 2В457.
223. Смирнова Е.С. "Журн. общ. биол.", 1970, 31, № 5, 578-588.
224. Смирнова Е.С. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. биол.", 1971, 76, № 2, 89-97, "РЖБиол." 1971, 9В317.
225. Смирнова О.В. "Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки", № 9, 76-84.
226. Смирнова О.В. В сб. "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений", М., "Наука" 1967, 100-113, "РЖБиол.", 1967, 7В332.
227. Смирнова О.В. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфол. растений", МГУ, 1968, 267-268, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
228. Сняговская М.С. "Уч. зап. МГПИ им. Ленина". 1965, № 212, Химия, ботаника, зоология и гистология, 46-57.
229. Соколов С.Я., Связева О.А. География древесных растений СССР, М.-Л., "Наука", 1965, 1-265.
230. Соколова-Доманская Н.П. В сб. "2-е Моск. совещ. по филогении растений (тезисы докладов)", Изд. Моск. о-ва испыт. природы, 1964, 73-75.
231. Соколова Н.П. В сб. "4-е Моск. совещ. по филогении растений (тезисы)", 2, МГУ, 43-47.
232. Солоневич Н.Г., Жуйкова И.В., Вихирева-Василькова В.В. В сб. "Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры," Л., "Наука", 1970, 139-252, "РЖБиол.", 1971, 5В405.
233. Степанов Б.П. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 73, № 5, 98-113.
234. Степанов Б.П. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфол. растений". МГУ, 1968, 274-276, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
235. Степанов Б.П. "4-е Московск. совещ. по филогении растений (тезисы)", МГУ, 1971, 2, 48-49.

236. Стешенко А.П. "Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР", 1952, № 1, 41-49.
237. Стешенко А.П. "Тр. АН Тадж. ССР", 1956, 50, 1-160.
238. Стешенко А.П. "Полевая геоботаника", М.-Л., Изд. АН СССР, 1960, 2, 263-278.
239. Стешенко А.П. В сб. "2-е совещ. по вопросам изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий, (тезисы докл)", Л., Изд. АН СССР 1961, 96-98.
240. Стешенко А.П. "Тр. Ботан. ин-та АН Тадж.ССР", 1962, 18, 172-201. "Проблемы ботаники", М.-Л., "Наука", 1965, 7, 42-60.
241. Стешенко А.П. "Тр. Памирск. биол. ст.", 1963, 1, 204-242.
242. Стешенко А.П. "Проблемы ботаники", М.-Л., "Наука", 1965, 7, 42-60.
243. Стешенко А.П. "Проблемы ботаники", М.-Л., "Наука", 1969, 11, 284-300. "РЖБиол.", 1970, 1В464.
244. Стешенко А.П. Иконников С.С. "Проблемы ботаники", М.-Л., "Наука", 1968, 10, 32-45.
245. Стешенко А.П., Рейнус Р.М., Ладыгина Г.М., Измайлова Н.Н., Литвинова Н.П. "Проблемы освоения пустынь", 1969, 1, 32-42.
246. Стешенко А.П. "Ботан.ж.", 1971, 56, № 5, 608 - 618, "РЖ Биол.", 1971, 10В429.
247. Тарасов А.О. К вопросу о генезисе флоры и зональной растительности Южного Заволжья, Саратов, Изд. Саратовск. ун-та, 1971, 1-66.
248. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, М.-Л., "Наука", 1964, 1-236.
249. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений, М.-Л., "Наука", 1966, 1-611, "РЖБиол.", 1967, 9В364.
250. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений, Л., "Наука", 1970, 1-146, "РЖБиол.", 1970, 6В1.
251. Терехин Э.С. "Ботан.ж.", 1965, 50, № 1, 60-69.
252. Терехин Э.С. В сб. "Морфология высших растений", М., "Наука", 1968, 37-48, "РЖБиол.", 1969, 3В323.

253. Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики, 1963, М.-Л., Изд. АН СССР, 1-154.
254. Тропические и субтропические растения (Фонды Гл. ботанического сада АН СССР), М., "Наука", 1969, 1-152, "РЖБиол.", 1970, 3В26.
255. Трулевич Н.В. "Уч. записки ф-та естествозн. МПИ им. Ленина", 1960, 4 107-129.
256. Уранов А.А. В сб. "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений", М., "Наука", 1967, 3-8, "РЖБиол.", 1967, 7В325.
257. Федоров Ал.А., Кирличников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень, 1962, 1-352.
258. Хохряков А.П. "Ботан. ж.", 1961, 46, № 3, 361-364.
259. Хохряков А.П. "Ботан. ж.", 1963, 48, № 9, 1310-1320.
260. Хохряков А.П. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1969, 74, № 4, стр. 37-49, "РЖБиол.", 1970, 2А32.
261. Хохряков А.П. Вопросы интродукции растений (Сб. работ молодых ученых Глав. ботан. сада АН СССР), 1970, 57-71.
262. Хохряков А.П. "Ботан. ж.", 1971, 56, № 7, 932-938, "РЖБиол." 1971, 11В349.
263. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. "Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР", 70, 64-69, "РЖБиол.", 1969, 7В356.
264. Хржановский В.Г. "Изв. Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева", 1964, № 6, 37-50.
265. Хржановский В.Г. "Изв. Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева", 1968, № 5, 3-14. "РЖБиол." 1969, 3А54.
266. Хржановский В.Г. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфол. растений", МГУ, 307-309, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
267. Хржановский В.Г., Богданова Т.Л. "Докл. Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева", 1965, 102.
268. Хржановский В.Г., Нухимовский Е.Л. В сб. "Реф. докл. Всес. межвуз. конфер. по морфол. растений", МГУ, 1968, 309-311, "РЖБиол.", 1969, 3В317.

269. Цвелев Н.Н. "Ботан. ж.", 1969, 54, 3, 361-373, "РЖБиол.", 11В1.
270. Цвелев Н.Н. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1970, 75, № 2, 76-86, "РЖБиол." 1970, 10В1.
271. Шалыт М.С. В сб. "Тр. 1-й научн. конфер. препода. биол., с.-х. и хим. дисциплин пед. ин-тов УССР", 1960, 49-94.
272. Шалыт М.С. "Полевая геоботаника". 1960, 2, 163-208.
273. Шалыт М.С. "Полевая геоботаника". 1960, 2, 369-447.
274. Шалыт М.С. "Проблемы современной ботаники", М.-Л., "Наука", 1965, 2, 117-122.
275. Шафранова Л.М. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1964, 69; № 4, 101-110.
276. Шафранова Л.М. В сб. "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений", 1967, 35-51, "РЖБиол.", 1967, 11В441.
277. Шафранова Л.М. "Науч. докл. Высш. школы, Биол. науки", 1967, № 7, 70-76, "РЖБиол.", 1968, 3В326.
278. Шафранова Л.М. "Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1968, 73, № 1, 140-154, "РЖБиол.", 1968, 8В273.
279. Шафранова Л.М. В сб. "Реф. докл. всесоюзн. межвуз. конфер. по морфологии растений", МГУ, 1968, 327-329, "РЖБиол.", 1969, 3В317.
280. Шилова Н.В. "Ботан. ж.", 1960, 45, № 6, 910-917.
281. Шилова Н.В. Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера, 1967, 1-63.
282. Шмидт В.М. "Вестник ЛГУ", 1968, 3 (Биол. 1).
283. Шмитхюзен И. Общая география растительности, 1966, 1-310.
284. Шорина Н.И. В сб. "Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений," М., "Наука", 1967, 70-99, "РЖ Биол.", 1967, 7В333.
285. Шорина Н.И. В сб. "Реф. докл. на Всес. симпоз. по изучению морф. основ онтогенеза высш. травянистых растений", Ставрополь, 1970, 111-112.
286. Шулькина Т.В. "Проблемы современной ботаники", М.-Л., "Наука", 1965, 2, 126-129.

287. Aubreville A. "Adansonia," 1963, 3, № 2, 221-226.
288. Axelrod D.J. "Evolution," 1966, 20, № 2, 1-15.
289. Berg R.Y. "Nytt Mag. Botanikk", 1969, 16, № 2, "РЖБиол.", 1970, 1В7.
290. Birse E.M. "J. Ecology", 1958, 46, № 1.
291. Braun-Blanquet "J. Pflanzensoziologie", 1964, 3. Aufl.
292. Carlquist S. "Phytomorphology", 1962, 12, № 1, 30-45.
293. Carr S.G.M. "Proceed. Roy. Soc. Victoria," 1962, 75, № 2, "РЖ Биол.", 1963, 19.
294. Clauzade G., Rondon Y. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mem., 61-71, "РЖБиол.", 1968, 8В200.
295. Colloque de morphologie (Les types biologiques), "Bull. Soc. Bot. France.", 1966, 113, Mem., 1-234
296. Corner E.J.H. "Garden's Bull. Singapore", 1962, 19, № 2, 187-252.
297. Corner E.J.H. "Natural history of palms", 1966, 1-393, "РЖБиол.", 1968, 3В459.
298. Croizat L. "Adansonia", 1971, 11, № 1, 47-76, "РЖБиол.", 1971, 1В1.
299. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants, 1968, 1-396, "РЖ Биол.", 1969, 9В421.
300. Emberger L. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mem., 147-156, "РЖБиол.", 1968, 8В559.
301. Feldmann J. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mem., 45-60.
302. Froebe H.A. "Bot. Jahrb. (Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.)", 1971, 91, № 1, 1-38, "РЖБиол.", 1971, 11В348.
303. Gill A. M., Tomlinson P.B. "Biotropica", 1, № 1, 1-9, "РЖБиол.", 1971, 8В358.
304. Gluch W. "Feddes Repert.", 1967, 76, № 3, 221-265, "РЖБиол.", 1968, 11.55.411, 12В289.
305. Grassl C.O. "Taxon", 1967, 16, № 5, 353-368.
306. Hallé F. Etude biologique et morphologique de la tribu des Gardeniées (Rubiaceés), 1967 (Mém. ORSTOM, 22).
307. Hallé F., Martin R. "Adansonia", 1968, 8, № 4, pp. 475-503.
308. Hansen H.M. Life-forms as age indicators, 1956.
309. Holttum R.E. "Phytomorphology," 1955, 5, № 4, 399-413.
310. Jacques-Felix H. Les graminées d'Afrique tropicale, Paris, 1962, 1-345.

311. Keraudren M. "Bull. Soc. Bot. France.", 1966, 113,
Mém., pp. 157-163, "РЖ Биол.", 1968, 6В544.
312. Koechlin J. "Adansonia", 1969, ser. 2, 9, № 3, 403-420.
313. Koriba K. "Garden's Bullet. Singapore", 1958. 17, № 1,
3-79.
314. Lebrun J. "Bull. Soc. Bot. France.", 1966, 113, Mém.,
164-175. "РЖ Биол.", 1968, 6В 542.
315. Lebrun J., Gilbert G. Une classification écologique
des forêts du Congo, Bruxelles, 1954, 1-90.
316. Legris P. "Travaux de labor. forestier de Toulouse",
1963, 5, № 2.
317. Lemoigne Y. "C.r. 94-e Congr. nat. Soc. savantes, Pau,
1969, Sec. Sci.", 3, 1971, 207-217, "РЖ Биол.", 1971, 9В4.
318. Lems K. "Ecology", 1960, 41, № 1, 1-17.
319. Lems K. "Ecology", 1962, 43, № 3.
320. Lorougnon G. "Ann. Sci. natr. Bot. et biol. végétale",
1970 (1971), 11, № 3, 179-231, "РЖ Биол.", 1971, 9В319.
321. Lnkasiewicz A. Morfologiczno-rozwojowe typy bylin,
Poznan, 1962, 1-399.
322. Mangenot G. "Candollea", 1969, 24, № 2, 279-294,
"РЖ Биол.", 1970, 6В 320.
323. McClure F.A. The bamboos: a fresh perspective.
Cambridge-Massachusetts, 1966, 1-347.
324. Meeuse A.D.J. "Acta botanica neerland.", 1967, 16,
№ 2, 33-41, "РЖ Биол.", 1968, 3В 1.
325. Meusel H. "Feddes Repert.", 1951, 54, № 2-3, 137-172.
326. Mensel H. "Wissensch. Ztschr.", Martin-Luther-Univ.,
Halle-Wittenberg, 1955, 4, № 3, 643-650.
327. Meusel H. "Flora", 1960, 150, № 2-3, 441-453
328. Meusel H. "Feddes Repert.", 1970, 81, № 1-5, 41-59.
329. Mouton J.A. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mém.,
30-36.
330. Mühlberg H. "Feddes Repert.", 1965, 71, 188-217.
331. Mühlberg H. "Hercynia", 1967, 4, № 1, 11-50.
332. Mühlberg H. "Feddes Repert.", 1970, 81, № 1-5, 119-130,
"РЖ Биол.", 1970, 12В. 339.
333. Negre R. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mém.,
92-108. "РЖ Биол.", 1968, 8В 367.
334. Orshan G. "Water relation plants", London, 1963,
206-222.
335. Pfiersch E. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mém.,
37-44, "РЖ Биол." 1968, 7Г 182.

336. Quezel P. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Mem., 109-120, "РЖБиол.", 1968, 7В317.
337. Rauh W. "Sitzungsberichte d. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-Nat. Klasse," 1961, 7, 182-300.
338. Rawal K.M. "Trans. Ill. State Acad. Sci.", 1971, 64, № 2, 110-118.
339. Ruffier-Lanche R. "Plantes de montagne", 1964, 4, № 49.
340. Ryberg M. "Acta Horti Bergiani", 1959, 19, № 3.
341. Ryberg M. "Acta Horti Bergiani," 1960, 19, № 4,
342. Sauvage Ch. "Bull. Soc. Bot. France." 1966, 113, Mem., 3-12.
343. Schaffner W. "Bot. Jahrb. (System., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.)", 1968, 88, № 4, 469-514, "РЖБиол.", 1969, 7В354.
344. Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen, Wien, 1953, 1-546.
345. Schlittler J. "Vierteljahrschrift d. Naturforsch. Gesellsch," Zürich, 1957, 102, № 1.
346. Schmid E. "Bericht Geobot. Forschungsinstitut Rübel. Zürich, für 1955", 1956.
347. Schmid E. "Berichte d. Schweiz Bot. Gesellsch.", 1963, 73, 276-324.
348. Schmidt P. "Hercynia", 1968, 5, 385-419.
349. Spomer G.G. "Physiol. plantarum." 1964, 17, № 3,
350. Stebbins G.L. "Ann. Missouri Bot. Gard.", 1965, 52, № 3, 457-468.
351. Stehle H. "Bull. Soc. Bot. France." 1966, 113, Mem., pp.176-186. "РЖ. Биол.", 1968, 8В368.
352. Steinhübel G. Einführung in die ökologische Physiologie der Sempervirenz, Bratislawa 1967, 1-251.
353. Theodore G. "Bull. Soc. Bot. France", 1969, 116, № 1-2, 39-47, "РЖБиол.", 1970, 7В359.
354. Tomlinson P.B. "Evolution", 1962, 16, № 2, 192-213.
355. Tomlinson P.B., Fisher J.B. "J. Arnold Arboretum", 1971, 52, № 3, 459-478.
356. Tomlinson P.B., Zimmermann M.H. "J. Arnold Arboretum", 1966, 47, № 3, 249-261.
357. Tomlinson P.B., Zimmermann M.H. "J. Arnold Arboretum", 1966, 47, № 4, 301-312, "РЖБиол.", 1967, 10В250.

358. Tomlinson P.B., Zimmermann M.H. "J. Arnold Arboretum", 1969, 50, № 2, 159–179, "РЖБиол.", 1970, 1В377.
359. Trochain J.-L. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Мém., 187–196, "РЖБиол.", 1968, 8В304.
360. Troll W. Die Infloreszenzen, Bd. 1, T. I, 1964, 1–615.
361. Vareschi V. "Bol. Soc. venezol. cienc. natur.", 1966, 26, 110, 504–518, "РЖБиол.", 1967, 5В353.
362. Vidal J.E. "Bull. Soc. Bot. France", 1966, 113, Мém., 197–203, "РЖБиол.", 1968, 8В608.
363. Walter H. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. B.1. Die tropischen und subtropischen Zonen. Wien, 1962, 1–538.
364. Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. B.2, Die gemässigten und arktischen Zonen, Wien, 1968, 1–935.
365. Wardle P. "N.Z.J. Bot.", 1963, 1, № 1.
366. Weber H. "Akad. Wiss., Lit. Mainz, Abh. Math-Nat. Klasse," 1956, № 9, 1957, 567–618.
367. Werner K. "Bot. Jahrb.", 1966, 85, 88–149.
368. Zimmermann M.H., Tomlinson P.B. "J. Arnold Arboretum.", 1969, 50, № 3, 370–383, "РЖБиол.", 1970, 4В310.
369. Zimmermann M.H., Tomlinson P.B. "J. Arnold Arboretum." 1970, 51, № 4, 478–491, "РЖБиол.", 1971, 5В304.

СОДЕРЖАНИЕ

- В.И.Василевич.* Количественные методы изучения структуры растительности 7
- Т.И.Беребрякова.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе 84

Технический редактор *М.А.Алексакина*

Т-11402 от 9/VI-1972 г. Формат бумаги 60×90/16

Печ.л. 10,75 Уч.-изд.л.8,58 Цена 1р.10к. Заказ 4275

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский проспект, 403

Опечатки к Итогам науки вып. «Ботаника». Том 1

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
13	14, 16, 17, 18	Φ	G
21	сверху	bert	Hurlbert
21	2 снизу	при <i>ab</i>	при <i>ad</i>
21	6 снизу	С. Кульбака	К. С. Кульбака
23	1 снизу		
26	9 снизу	$dy = m \frac{xy}{pq} dx + \dots$	$dy = m \frac{xy}{pq} + \dots$
44	17 сверху	<i>j</i>	<i>i</i>
53	2 снизу	<i>t</i>	<i>b</i>
57	1 сверху	X_t	x_t
57	1 сверху	Y_t	y_t
57	20 снизу	$x \log x$	$X \log X$
65	5 снизу	Σ_x^2	ΣX^2
66	, 7, 13	Σ_x^2	ΣX^2
70	6 снизу	$\dots a_{in^vi},$	$\dots a_{iN^vi},$
71	4 снизу	$\dots^{1/2} \left[\frac{\Sigma A(x, C_j)}{n(C_l)} + \dots \right]$	$\dots^{1/2} \left[\frac{\Sigma(x, C_j)}{n(C_l)} + \dots \right]$
78	23 снизу	Terrest	Ferrest
83	11, 12	J. G. Тра-С	J. G. Трасеу,
93	сверху		
99	11 снизу	линейных	лилейных
99	13 сверху	в	и
104	4, 5 снизу	с многоглавными	с многоглавыми
109	22 сверху	кустарничком	кустарничком, полукустарничком
109	16, 17 снизу	матемеров	метамеров
135	17 сверху	первично-аксиальными	первично-аксилными
137	11 снизу	кругной]	кругной
150	19 сверху	Богатырова М. Ш.	Батырова М. Ш.
158	13 сверху	Муклнджания Я. И.	Мулкнджания Я. И.

УДК 581.55.087.1

В.И. Василевич Количественные методы изучения структуры растительности, Ботаника (Итоги науки и техники) 1972 г., 1, библ. 219.

Критически рассмотрены количественные методы изучения основных характеристик растительности (межвидовая сопряженность, видовое разнообразие, пространственная однородность и т.д.), а также методы выделения групп объектов и методы ординации. Материалы преимущественно 1969-1972 гг.

УДК 581.412

Т.И. Серебрякова Учение о жизненных формах растений на современном этапе. Ботаника . (Итоги науки и техники) 1972 г, 1, библ. 370.

Рассмотрены основные подходы к выделению и изучению жизненных форм современное состояние классификации жизненных форм и вопросы их эволюции. Материалы преимущественно 1968-1972 гг.