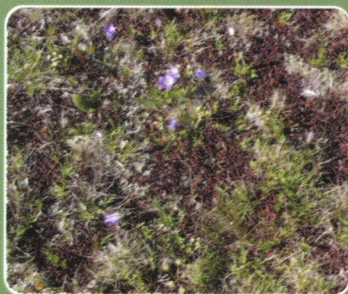
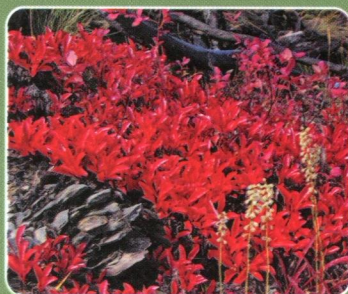
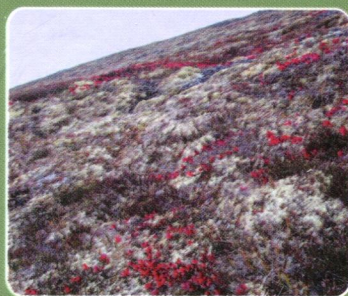
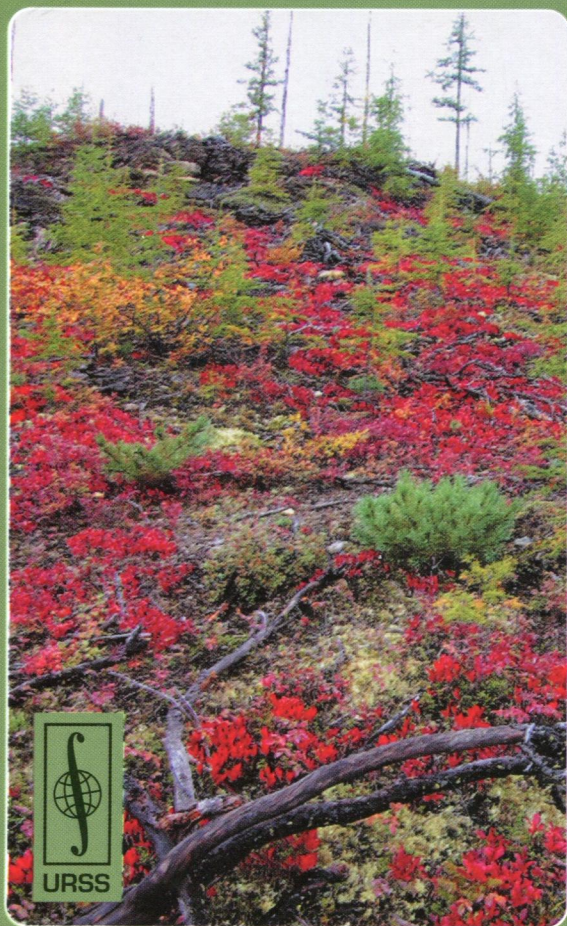


В. Г. Онипченко

# ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

Синэкология растений



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. ЛОМОНОСОВА  
Биологический факультет

---

**В. Г. Онипченко**

# **ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ФИТОЦЕНОЛОГИЯ**

*Синэкология растений*



**URSS**  
**МОСКВА**



*Настоящее издание осуществлено при финансовой поддержке  
Российского фонда фундаментальных исследований  
(проект № 12-04-07126)*

**Онипченко Владимир Герtruдович**

**Функциональная фитоценология: Синэкология растений.**

М.: КРАСАНД, 2013. — 576 с.

В настоящей монографии в обобщенном виде представлено современное состояние науки о растительных сообществах, при этом особое внимание уделяется функциональным аспектам их организации. С позиций результатов исследований конца XX – начала XXI века критически анализируется ряд классических теорий. В книге рассмотрены связи растений с прокариотами, грибами и животными, типы взаимоотношений между растениями, механизмы формирования состава и структуры растительных сообществ, вопросы популяционной биологии растений, продукции растительного покрова. Большой раздел посвящен различным формам динамики растительных сообществ — сезонной, флуктуационной, сукцессионной и эволюционной; изложены факторы исторической динамики растительного покрова.

Книга предназначена для научных работников — ботаников, экологов, сотрудников природоохранных организаций, а также преподавателей и студентов вузов, связанных с профессиональной подготовкой ботаников и экологов.

**Рецензенты:**

проф. кафедры геоботаники биологического факультета  
МГУ имени М. В. Ломоносова, д-р биол. наук, член-корр. РАН *В. Н. Павлов*;  
проф. кафедры общей экологии биологического факультета  
МГУ имени М. В. Ломоносова, д-р биол. наук *А. М. Гиляров*;  
доц. кафедры геоботаники биологического факультета  
МГУ имени М. В. Ломоносова, канд. биол. наук *С. А. Баландин*

**ИЗДАНИЕ РФФИ НЕ ПОДЛЕЖИТ ПРОДАЖЕ**

Издательство «КРАСАНД». 117335, Москва, Нахимовский пр-т, 56.  
Формат 60×90/16. Уч.-изд. л. 40.

ISBN 978-5-396-00479-5

© КРАСАНД, 2013

11777 ID 167497



9 785396 004795

# Содержание

---

Предисловие .....	12
<b>Глава 1. Введение .....</b>	<b>14</b>
1. Основная задача и система наук о растительности .....	15
2. Определения фитоценоза .....	16
3. Концепции дискретности и континуума .....	20
4. Представление о консорциях и консортивных связях .....	21
5. Концепция «ключевых» видов .....	22
<b>Глава 2. Растения и азотфиксирующие прокариоты .....</b>	<b>23</b>
1. Симбиотическая азотфиксация .....	24
1.1. Бобовые и клубеньковые бактерии .....	24
1.2. Актинориза .....	30
1.3. Консортивные связи с цианеями .....	38
1.4. Прочие случаи симбиоза .....	42
2. Ассоциативная азотфиксация .....	42
3. Несимбиотическая азотфиксация .....	44
<b>Глава 3. Растения и грибы .....</b>	<b>45</b>
1. Микосимбиотрофизм .....	48
1.1. Основные типы микориз .....	48
1.1.1. Везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ) .....	48
1.1.2. Эрикоидная, арбутонидная и монотропонидная микоризы .....	52
1.1.3. Чехольчатая эктомикориза .....	55
1.1.4. Микориза орхидных .....	58
1.2. Функциональное значение микориз в целом .....	59
1.3. Возникновение микориз .....	62
1.4. Методы изучения в природе и использование в сельском хозяйстве .....	63

1.5. Зависимость от экологических факторов и распространение микориз в различных природных зонах . . . . .	64
1.6. Немикоризные растения . . . . .	66
1.7. Распространение микоризных грибов и развитие микориз . . . . .	68
1.8. Микоризы и конкурентоспособность растений . . . . .	71
1.9. Микоризные сети в почве . . . . .	72
1.10. Микогетеротрофные растения . . . . .	76
2. Эндифиты . . . . .	81
2.1. Распространение и систематическое положение . . . . .	81
2.2. Функциональное значение для растений . . . . .	84
3. Фитопатогенные грибы . . . . .	88
4. Сапротрофные грибы . . . . .	95
<b>Глава 4. Растения и животные . . . . .</b>	<b>97</b>
1. Хищные растения . . . . .	98
2. Типы воздействия животных на растения . . . . .	101
3. Защитные адаптации растений от поедания . . . . .	103
3.1. Уход от фитофагов в пространстве и времени . . . . .	103
3.2. Механические способы защиты . . . . .	105
3.3. Привлечение животных для защиты от фитофагов . . . . .	109
3.4. Химические средства защиты растений . . . . .	111
3.4.1. <i>Токсины растений</i> . . . . .	111
3.4.2. <i>Пищевые детерrentы</i> . . . . .	117
3.5. Гипотезы, объясняющие распространение защитных приспособлений у растений . . . . .	119
3.6. Реакция растений и сообществ на повреждение фитофагами . . . . .	122
4. Фитофагия и изъятие первичной продукции . . . . .	124
5. Фитофаги и смены растительных сообществ . . . . .	129
6. Фитофагия и флористическое богатство . . . . .	131
7. Роющая деятельность животных . . . . .	134
8. Животные и опыление растений . . . . .	137
9. Распространение плодов и семян животными (зоохория) . . . . .	143
9.1. Беспозвоночные . . . . .	144

9.2. Рыбы и рептилии .....	147
9.3. Птицы .....	147
9.4. Млекопитающие .....	150
10. Выпас .....	151
10.1. Стравливание .....	151
10.2. Вытаптывание .....	154
10.3. Отложение экскрементов .....	155
<b>Глава 5. Типы взаимоотношений растений в фитоценозах</b> ....	<b>157</b>
1. Прямые (контактные) отношения .....	158
1.1. Внутривидовые срастания .....	158
1.2. Паразитные цветковые растения .....	159
1.3. Полупаразиты .....	162
1.4. Эпифиты .....	169
1.5. Лианы .....	173
2. Трансбиотические отношения .....	178
3. Конкуренция .....	178
3.1. Модель Тильмана .....	178
3.2. Конкуренция в одновидовых посевах. Правило и эффект Сукачева .....	186
3.3. Закон $-3/2$ .....	188
3.4. Конкуренция в парных посевах: схема De Wit .....	189
3.5. Влияние условий среды на исход конкуренции. Надземная и подземная конкуренция .....	191
3.6. Адаптации растений бедных и богатых почв .....	195
3.7. Эколого-ценотические стратегии и конкурентоспособность растений .....	198
3.7.1. Взгляды Л. Г. Раменского .....	198
3.7.2. Взгляды Ф. Грайма: типы стратегий растений .....	199
3.7.3. Противоречия Тильман – Грайм. Интенсивность и значимость конкуренции .....	208
3.7.4. Взгляды Ю. Э. Романовского .....	212
3.8. Ауто- и синэкологические ареалы и оптимумы .....	214
3.9. Полевые эксперименты по изучению конкуренции .....	216
3.9.1. Метод фитометров .....	216
3.9.2. Удаление отдельных особей, видов, групп .....	216
3.9.3. Корневая (траншейная) обрубка .....	218

3.10. Представления Р. Keddy о конкурентной иерархии и центрифужной организации растительных сообществ.....	220
3.11. Широкая трактовка конкуренции. Прямая и «кажущаяся» конкуренция.....	221
4. Аллелопатия.....	223
5. Создание фитосреды и положительные взаимоотношения растений.....	233
5.1. Фитогенное поле.....	233
5.2. Изменение температуры воздуха и почвы.....	233
5.3. Водный режим.....	237
5.4. Изменение микрорельефа и закрепление подвижных субстратов.....	244
5.5. Изменение солевого режима, кислотности и окислительно-восстановительного потенциала почв.....	245
5.6. Роль растений в изменении содержания ЭМП и органического вещества в почве.....	248
5.7. Создание препятствий для ветра, фитофагов, привлечение опылителей.....	253
6. Положительные отношения между растениями.....	254
<b>Глава 6. Состав и структура фитоценозов.....</b>	<b>258</b>
1. Состав фитоценозов.....	259
1.1. Свободноживущие цианеи и водоросли в составе наземных экосистем.....	259
1.2. Лишайники.....	264
1.3. Мохообразные.....	272
2. Флористическая насыщенность и флористическая неполночленность фитоценозов.....	275
3. Факторы поддержания флористического состава фитоценозов.....	281
3.1. Исторические факторы.....	282
3.2. Современные факторы.....	284
3.2.1. <i>Расхождение по ресурсам и абиотическая гетерогенность среды</i> .....	285
3.2.2. <i>Влияние нарушений</i> .....	288
3.2.3. <i>Влияние фитофагов</i> .....	289

3.2.4. Положительные взаимодействия между растениями . . . .	290
3.2.5. Сбалансированная конкуренция . . . . .	290
3.2.6. Нейтральная теория S. P. Hubbell . . . . .	292
3.2.7. Отбор на редкость и массовость . . . . .	294
4. Пространственная структура фитоценозов . . . . .	295
4.1. Вертикальная структура (ярусность) . . . . .	295
4.2. Горизонтальная структура сообществ . . . . .	297
4.2.1. Эдафотопическая мозаичность . . . . .	298
4.2.2. Влияние растений на горизонтальную неоднородность почв . . . . .	300
4.2.3. Ценобиотическая мозаичность . . . . .	303
4.2.4. Клональная мозаичность и разделение труда . . . . .	306
4.2.5. Теория «масс-эффекта» и модель «карусели» . . . . .	309
4.2.6. Возрастное состояние и «дар»-парадигма . . . . .	312
4.2.7. Модель Тильмана: пространственная структура и колонизационная способность . . . . .	319
<b>Глава 7. Онтогенез растений в фитоценозах . . . . .</b>	<b>321</b>
1. Основные понятия и термины периодизации онтогенеза . . . . .	322
2. Латентный период (жизнеспособные диаспоры) . . . . .	323
2.1. Размеры семян . . . . .	323
2.2. Происхождение семенных банков в почве . . . . .	324
2.3. Покой семян . . . . .	324
2.4. Пространственная структура семенных банков . . . . .	327
2.5. Длительность сохранения жизнеспособных семян . . . . .	330
2.6. Почвенные банки в различных сообществах и природных зонах . . . . .	333
2.7. Стратегии растений, сукцессии и смены семенных банков . . . . .	334
2.8. Споры мохообразных и папоротников в почвах . . . . .	337
3. Виргинильный период . . . . .	338
3.1. Прорастание семян . . . . .	338
3.2. Приживание всходов . . . . .	341
3.3. Длительность виргинильного периода . . . . .	342
3.4. Изменение свойств растений в онтогенезе . . . . .	344
4. Генеративный период . . . . .	345
4.1. Семенная продуктивность, урожай семян и репродуктивное усилие . . . . .	345



4.2. Перерывы в цветении и вторичный покой растений . . . . .	348
4.3. Типы регенерационных стратегий . . . . .	350
5. Вегетативное размножение растений. Клональные растения . . . . .	351
6. Длительность жизни растений . . . . .	353
<b>Глава 8. Биомасса и продукция фитоценозов . . . . .</b>	<b>356</b>
1. Запасы и структура фитомассы сообществ различных типов. Аллокация . . . . .	357
2. Продукция фитоценозов и факторы, ее лимитирующие . . . . .	359
3. Крупнотравье как система с максимальной продукцией . . . . .	365
4. Энергосодержание фитомассы и энергетическая продукция фитоценозов . . . . .	368
<b>Глава 9. Динамика фитоценозов . . . . .</b>	<b>370</b>
1. Сезонная динамика . . . . .	371
1.1. Температура как фактор сезонной динамики . . . . .	371
1.2. Световой режим и сезонная динамика . . . . .	374
1.3. Водный режим и сезонная динамика . . . . .	375
1.4. Снеговой режим . . . . .	375
1.5. Выделение фенологических периодов . . . . .	377
1.6. Феноритмотипы и проблема вечнозелености . . . . .	379
2. Флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов) . . . . .	381
2.1. Экологические флуктуации . . . . .	382
2.2. Антропогенные (антропогенные) и зоогенные флуктуации . . . . .	387
2.3. Фитоциклические флуктуации . . . . .	387
2.4. Типы флуктуаций по степени их выраженности . . . . .	389
2.5. Сочетание различных механизмов флуктуационной динамики в естественных фитоценозах . . . . .	393
3. Сукцессии . . . . .	395
3.1. Определение сукцессий . . . . .	395
3.2. Взгляды Ф. Клементса . . . . .	396
3.3. Классические примеры первичных сукцессий и современные взгляды на них . . . . .	399
3.4. Взгляды В. Н. Сукачева на классификацию сукцессий . . . . .	408
3.5. Дальнейшее развитие представлений о климаксе в США . . . . .	409

3.6. Взгляды Коннела и Слатиера. Механизмы сукцессий . . . . .	410
3.7. Сукцессионная теория Тильмана . . . . .	415
3.8. Сукцессии и стратегии растений Ф.Грайма . . . . .	426
3.9. Факторы сукцессионной динамики . . . . .	428
3.9.1. Пожары . . . . .	428
3.9.2. Вырубки лесов . . . . .	444
3.9.3. Выпас и сенокошение . . . . .	444
3.9.4. Внесение удобрений . . . . .	450
3.9.5. Кислотные дожди и $SO_2$ . . . . .	454
4. Эволюция сообществ и историческая динамика . . . . .	455
4.1. Эволюция сообществ . . . . .	455
4.2. Историческая динамика в кайнозое . . . . .	467
4.3. Современное изменение климата и его влияние на растительный покров . . . . .	485
4.3.1. <i>Баланс углерода и увеличение содержания <math>CO_2</math>                 в атмосфере</i> . . . . .	485
4.3.2. <i>Увеличение температуры</i> . . . . .	490
4.3.3. <i>Поступление окислов азота и эвтрофикация</i> . . . . .	492
4.3.4. <i>Влияние увеличения поступления УФ-радиации</i> . . . . .	493
4.3.5. <i>Повышение концентрации озона                 в приземных слоях атмосферы</i> . . . . .	494
<b>Список литературы</b> . . . . .	<b>495</b>
<b>Предметный указатель</b> . . . . .	<b>562</b>