

ФЛОРА КАК ПРИРОДНАЯ СИСТЕМА

Б. А. Юрцев

FLORA AS A NATURAL SYSTEM

B. A. Yurtsev

Традиционным для отечественной ботанико-географической школы, в частности таких ее видных представителей, как С. И. Коржинский, А. Н. Краснов, Н. И. Кузнецов, М. Г. Попов, А. И. Толмачев и другие исследователи, издавна был интегральный подход к растительному покрову (растительному миру). Этот подход нашел яркое воплощение во многих исследованиях по фитогеографии и истории флоры различных природных областей; однако в теории ботанической географии, и особенно науки о флоре — флористике, он до сих пор не получил должного отражения.

Занимаясь с 1955 г. изучением географии и истории растительного покрова северных территорий, автор постоянно интересовался принципами и методами ботанико-географического синтеза флористической и фитоценологической информации о растительном покрове¹ — синтеза, который иногда понимают лишь как суммирование флористических и геоботанических данных. В настоящем сообщении мы попытались подытожить некоторые результаты многолетних изысканий в названной области. Задача работы — проанализировать одно из фундаментальных понятий ботанической географии (центральное понятие флористики) — «флора» — в его связи с родственными понятиями, а также высказать некоторые соображения о дальнейших путях развития флористики.

Три обстоятельства заставляют уделить специальное внимание анализу содержания понятия «флора».

1. Быстрое развитие сравнительной флористики в нашей стране за последние десятилетия, связанное в значительной степени с утверждением высказанной А. И. Толмачевым еще в 1931 г. концепции «конкретной, или элементарной, флоры», привело к появлению новых понятий («естественная флора», «парциальная флора», «локальная флора», «ядро флористической ситуации» и др.), для которых понятие «флора» стало как бы базовым. Поэтому от трактовки этого понятия во многом зависит наше понимание и всех остальных — производных — понятий флористики.

2. Угроза глобального экологического кризиса поставила перед современным естествознанием, в том числе перед флористикой и ботанической географией, новые задачи в области охраны природы, сохранения экологического равновесия; это заставляет ставить вопрос о некотором расширении содержания понятия «флора» с тем, чтобы расширить сферу его приложения к решению ряда теоретических и прикладных проблем ботаники и общей экологии.

¹ Комплексный ботанико-географический подход к растительному покрову не исключает других подходов (например, строго флористического или фитоценологического), но показывает их взаимосвязь и обеспечивает их взаимодействие при изучении растительного мира.

3. Прогресс многих смежных дисциплин, таких, например, как систематика и «биосистематика», популяционная генетика и генэкология, общая экология и геоботаника, также должен найти отражение в теоретических концепциях флористики.

Флора: таксономический спектр и (или) растительное население?

Вполне очевидна тесная взаимосвязь таких основных понятий ботанической географии, как «флора» и «растительность», в сущности относящихся к одному и тому же «природному телу»: фитостроме, покрову растений (plant cover), или растительному покрову, смешанной популяции растений. Растительный покров можно определить как полную совокупность растений, населяющих данную территорию безотносительно к их таксономической принадлежности, биоморфе и другим признакам, иными словами, как множество особей в топографическом контуре².

Для того чтобы дать научное описание растительного покрова той или иной территории, недостаточно перечислить или описать подряд все особи растений; исследователь прежде всего классифицирует их, т. е. группирует в классы по тем или иным признакам (например, по их биоморфе или таксономической принадлежности, отражающей родство), затем дает перечень этих классов и характеризует их соотношение на данной территории.

Множество классов эквивалентности, в которые группируются элементы исходного множества, в теории множеств именуется фактор-множеством исходного множества. Я воспользуюсь этим термином для того, чтобы показать логические отношения производности между определенными понятиями флористики и ботанической географии.

Множество видов растений в топографическом контуре традиционно принято называть флорой данной территории (Juchacz-Nagy, 1966); множество особей одного вида в том же контуре образует популяцию этого вида на данной территории. Сразу оговорюсь, что вслед за многими авторами (например, Одум, 1975) я буду употреблять термин «популяция» только в географическом (топографическом и демографическом) смысле — как эквивалент слова «население»; генетические, фенетические или иные аспекты классификации популяций можно передать с помощью соответствующих эпитетов-определений (например, «аммиктическая популяция», «апомиктическая популяция», «элементарная популяция», «локальная популяция») или с помощью демовой терминологии (Gilmour, Gregog, 1939).

Не случайно разделение множества особей, населяющих территорию, на виды (точнее, популяции разных видов) считается первым условным ботанического описания территории. Виды объединяют особи, эквивалентные по комплексу морфофизиологических признаков, нормам экологических реакций, занимаемой экологической нише («месту в экономике природы»). Но особенно существенно, что виды и их местные популяции имеют эффективные механизмы генетической интеграции (посредством панмиксии и обмена диаспорами в пределах ареала популяции), образуя единый генофонд, или генный бассейн. Их генетическое единство проявляется в преемственной череде поколений, в которой, как правило, невозможно выделить индивидуальную линию

² В таком понимании флора — фактор-множество по отношению к растительному покрову как множеству особей.

той или иной особи; благодаря панмиксии осуществляется постоянная перекомпоновка индивидуальных генотипов; в результате их апробации через фенотипы в ходе естественного отбора происходит преимущественная штамповка «удачных» генотипов и тем самым автокорректировка, или адаптация, популяций.

При переходе от множества особей к множеству видов открываются две возможности.

1. Рассматривать и изучать флору как такое множество видов, в котором все виды считаются равноценными, безотносительно к объему их местной популяции, т. е. имеют равный «вес» во флористическом множестве; различаются только две градации «веса»: 0 — для любого отсутствующего, 1 — для любого присутствующего вида. При таком подходе флора — кадастр разнообразия видов растений, таксономический качественный спектр растительного покрова на уровне вида.

2. Рассматривать флору (альтернативная возможность) как весовое, или дескриптивное (Семкин, 1973), множество видов, в котором «вес» (в смысле значимость или количество) каждого вида — та или иная функция от объема его местной популяции. При таком подходе информация о численности и других параметрах местной популяции каждого вида не отбрасывается, а используется, в том числе и при сравнении флор. Флора, таким образом, выступает как множество популяций разных видов в данном топографическом контуре, т. е. как растительное население территории.

Сравнивая три модели растительного покрова — как множества особей, множества видов без учета параметров их местных популяций и множества местных популяций разных видов, — можно прийти к заключению, что третья модель наиболее полна, точна и универсальна: из нее можно вывести первые две модели. Из других же, взятых по отдельности, остальные модели принципиально выводимы.

Добавлю, что рассмотрение флор в качестве математических множеств (классических или «весовых») позволяет применить при измерении степени сходства, производности и промежуточности флор хорошо разработанный формальный аппарат теории множеств (Юрцев, Семкин, 1980).

Чаще всего под флорой понимают только видовой состав растительного покрова, т. е. список видов, встреченных на той или иной территории; учет количественных характеристик популяций считается атрибутом геоботанического (фитоценологического) подхода к растительному покрову. Однако геоботаники, как правило, изучают количественные отношения видовых популяций лишь в контурах фитоценозов или на еще меньших учетных площадках; в программу геоботанического изучения территории не входит синтетическая оценка состояния популяций разных видов на обширных территориях, таких как геоботанический район и более крупные выделы районирования. Лишь в виде исключения такая задача ставится применительно к наиболее важным эдификаторам зональных сообществ, особенно если они хозяйственно ценные виды.

Настала пора включить в программу-минимум флористических исследований получение тех или иных характеристик местных популяций видов, входящих в состав данной флоры. В сущности, изучение особенностей местных популяций некоторых видов уже давно вошло в практику флористических и фитогеографических работ, например при изучении реликтовых популяций или локальных эндемиков; в настоящее время такие исследования проводятся все чаще в связи с проблемой

охраны редких и исчезающих видов — в международном, государственном или местном масштабах, а также в связи с задачами ботанического ресурсоведения, генетики и селекции, проблемами фитогеографического районирования (с учетом не только различий в наборе видов, но и демографических особенностей их популяций на сравнимых территориях), экологического прогноза изменений растительного покрова в связи с крупными изменениями среды и т. д. Возникла даже особая дисциплина — демография растений.

Учет особенностей местных популяций видов при изучении флоры не означает вторжения флористов в «сферу геоботаники». Вспомним, что в систематике уже давно оставлена типологическая (додарвиновская) концепция вида. Современный взгляд на вид представляет синтез морфолого-эколого-географической и популяционно-генетической концепций: каждый вид — популяция со своеобразным рисунком распределения по фитоцориям, а в их пределах — по экотопам, что определяет и степень генетической интегрированности тотальной популяции.

Подставляя современную концепцию вида в традиционное определение флоры, приходим к уточненной концепции флоры как множества местных популяций, т. е. как растительного населения; ведь, за исключением эндемиков, генеральная популяция любого вида представлена на территории флоры не полностью, а именно местной географической популяцией (иногда местной расой или расами).

Вспомним также, что уже с давних пор во многих «флорах» и определителях растений морфологический диагноз каждого вида сопровождается характеристикой его географического распределения в пределах территории флоры (с указанием на обычность или редкость), а также приуроченности к определенным экотопам или сообществам. Такая характеристика нередко дополняется картой распространения таксона в пределах флоры, а иногда и за ее пределами; осуществляются специальные проекты картирования распространения видов. Тем самым исследование географической структуры местных популяций всех представителей изучаемых флор поставлено на достаточно фундаментальную основу. Однако в сравнительной флористике информация о географической структуре популяции практически не используется, в ней странным образом удержался взгляд на вид как на таксономико-номенклатурную субстанцию, лишённую популяционных характеристик. Теоретические концепции флористики начинают отставать от современной практики изучения флоры, что со временем может помешать обобщению накопленной флористами ценной информации (например, о географической или экотопологической структуре местных видовых популяций), использованию ее в интересах углубления наших знаний о природе, происхождении и тенденциях развития изучаемых флор.

Бесспорно, что видовой состав — важнейшая характеристика флоры, однако далеко не единственная и не исчерпывающая; выявление его — первая стадия в изучении флоры, хотя для решения определенных задач можно ограничиться простой регистрацией присутствия или отсутствия каждого вида. В других случаях, например при выявлении динамических тенденций развития флоры, при прогнозе ее перестройки в связи с естественными и антропогенными изменениями климата и всей физико-географической оболочки, при реконструкции истории флоры, очень важно учитывать те или иные популяционные параметры видов. В их число целесообразно включить следующие: 1) географическую структуру популяций (распределение по подчиненным фитоцориям — выделам ботанического районирования

разного ранга или стандартным учетным площадям, достаточно крупным для того, чтобы служить пробами флоры); 2) экотопологическую структуру (распределение по экотопам и классам экотопов, а также различным выделам классификации фитоценозов в пределах конкретных фитоцорий)³; 3) широту экологической амплитуды в различных фитоцориях; ее можно измерить либо в физической шкале (амплитудой значений лимитирующих экологических факторов, при которых встречается вид), либо в биоэкологической (числом освоенных видов крупных классов экотопов); 4) активность вида на территории флоры (как выражение его «веса»), измеряемую интенсивностью освоения (степенью насыщения) видом данной территории (например, отношением суммарной площади, занятой особями того или иного вида, к общей площади территории флоры). «Вес» вида во флоре можно выразить и через число его особей на данной территории; однако для представителей разных биоморф соответствующие показатели оказались бы несравнимыми. Поэтому сначала желательно определить «вес» особей каждого вида (например, через такие параметры, как объем, фитомасса, площадь горизонтальной проекции, площадь активной поверхности или интенсивность поглощения) и затем суммировать или объединить (Юрцев, Семкин, 1980) веса особей одного и того же вида. Наиболее просто учитываемый (сразу для всей популяции) показатель — проективное покрытие.

Можно различать географическую активность вида (характеризуя ее, например, встречаемостью вида в совокупности фитоцорий определенного ранга или примыкающих квадратов регулярной сетки, употребляемой при картировании ареалов (Малышев, 1973), или в совокупности выборочно заложенных участков для выявления конкретных флор) и экотопологическую (внутриландшафтную) активность в пределах конкретных квадратов (например, площадью 10×10 км) или на территории конкретной флоры. Для измерения внутриландшафтной активности мной была разработана 5-балльная шкала (шкала порядков), где активность оценивалась по соотношению широты экологической амплитуды вида, равномерности распределения его по территории, характерному уровню численности (Юрцев, 1968). При таком подходе активность разных видов приходится сравнивать по соотношению частот высших и низших баллов.

Экотопологическую активность вида можно свести к двум составляющим, измеряемым в шкале отношений: встречаемости на представительной совокупности пробных площадок и проективному покрытию на этих площадках (Катенин, 1974); в итоге определяется относительное проективное покрытие вида в пределах данного ландшафта или территории конкретной флоры.

Если определены среднее проективное покрытие каждого вида на различных типах экотопов и доля каждого типа экотопов от площади ландшафта, относительное покрытие вида в ландшафте легко найти, суммируя произведения покрытия этого вида в каждом типе экотопов на долю данного типа от всей площади. При заложении представительной серии пробных площадок суммируются произведения каждого из найденных значений покрытия вида на относительную (долевою) встречаемость площадок с таким покрытием. Среднее покрытие вида

³ Я сознательно не говорю здесь о геногеографической и геноэкологической структурах популяций, изучение которых представляет значительно большие трудности и предполагает предварительное познание географической и экотопологической структур тех же популяций, а также их феногеографической и феноэкологической структур.

на данном экотопе может служить одним из выражений парциальной активности этого вида на рассматриваемом типе экотопов. Пятибалльную шкалу для оценки парциальной активности видов на различных типах экотопов (по соотношению характерного обилия и константности) недавно предложил А. В. Галанин (1980). Общая характеристика активности, данная мной ранее (Юрцев, 1965, 1968 и др.), относилась к ландшафту в целом.

Данные о географической и экотопологической активности вида в принципе можно объединить, если учитывать не только присутствие вида на том или ином квадрате 10×10 км, но и его экотопологическую активность на каждом квадрате или хотя бы на каждом типе квадратов.

Сравнение флор по составу видов в принципе не может заменить сравнение их по соотношению весов тех же видов (когда редкие виды будут «забываться» обычными и повсеместными), так как эти подходы отражают разные аспекты и взаимодополняют друг друга. В определенных случаях бывает достаточно воспользоваться одним из подходов.

Учет популяционных характеристик видов при изучении истории формирования и тенденций развития флоры столь же важен, как и учет таксономического разнообразия биоты при экологических исследованиях. Между тем в зоологической литературе нередко делаются попытки противопоставить фауну как объект фауногенетического анализа животному населению как предмету экологического изучения. В действительности же перед нами разные аспекты единого природного объекта.

Итак, содержание термина «флора» корректнее и точнее именовать видовым составом флоры.

Флора: набор или система видов (популяций)?

Изучение флоры охватывает два уровня организации живой материи: популяционно-видовой и многовидовой (фитостроматический, по Е. М. Лавренко, 1964). Выявление таксономического состава флоры, по существу, относится к первому из них и представляет совокупность систематических обработок всех таксонов, представленных в данной флоре: это область пересечения систематики и флористики. Итогом этого этапа обычно является написание «флор», «конспектов флоры», определителей растений и т. д., представляющих в своей основе аннотированные списки видов изученной флоры. Для систематиков *sensu stricto* изучение флоры на этом заканчивается; однако то, что для них конечный продукт, для флористов-фитогеографов, стремящихся к изучению флоры как самобытного явления природы, лишь исходный объект для сравнительного анализа. Так, М. В. Клоков различает «флорографию» и «флорологию», А. И. Толмачев образно противопоставляет «флоропись» науке о флоре.

Если для систематиков, авторов «флор», вполне достаточно определения флоры как совокупности (набора или даже перечня названий) видов, то флорист-фитогеограф стремится познать флору каждой естественной фитоценозы как некое закономерное целое, т. е. как систему видов и вышестоящих таксонов, представляющих различные филумы. «Система» здесь понимается в самом общем смысле, как любое упорядоченное хотя бы в одном существенном (системообразующем) отношении множество элементов. Для абстрактных систем это могут быть отношения сходства, производности, чередования и т. д., для мате-

риальных систем — отношения взаимодействия. Обзор некоторых существующих подразделений систем, полезный для целей этого исследования, можно найти в работе А. Л. Тахтаджяна (1972), а более краткий обзор применительно к биологическим объектам многовидового уровня — в статье В. И. Василевича (1977). Элементами абстрактных систем могут быть не только логические конструкции (например, понятия или термины), но и материальные объекты — реальные прототипы понятий. Системы, образованные материальными объектами, полезно подразделять на автономные (организованные «изнутри», т. е. взаимодействием элементов, материальные системы *s. str.*), аллономные (организованные «извне», т. е. средой) и автоаллономные (организованные взаимодействием элементов и средой).

Работы А. И. Толмачева (1941, 1970, 1974), Л. И. Малышева (1969, 1972), В. М. Шмидта (1980 и др.) показали, что видовое богатство конкретных флор, их таксономическая структура (соотношение надвидовых таксонов), как и их географическая структура (соотношение географических элементов), закономерно изменяются в пространстве и могут быть использованы при характеристике крупных фитоценозов. Так, исследователь с большим опытом изучения и анализа северных конкретных флор может с известным приближением прогнозировать общее видовое богатство, набор и соотношение ведущих семейств и родов, соотношение основных широтных и долготных групп для окрестностей произвольно выбранного пункта в определенном секторе той или иной подзоны. Из этого следует, что каждая флора не случайный набор, а система видов, в данном случае система абстрактная. Это подтверждается строго лимитированным разнообразием таксонов разного ранга, а также достаточно определенными количественными соотношениями во флорах различных типологических классов видов (например, по доле видов, принадлежащих тому или иному географическому элементу).

Переходя от абстрактной модели флоры как множества видов к той или иной ее модели как множества типологических классов видов (например, множества надвидовых таксонов того или иного ранга, отражающих родство видов, или же множества элементов флоры — географических, генетических, экологических, биоморфологических или иных), мы получаем различные категории фактор-множеств, для которых исходным множеством (базовым понятием) является флора как множество видов. Каждая из этих моделей служит решению определенных задач. Так, изучая флору как множество флорогенетических элементов, мы решаем проблемы генезиса данной флоры; изучая ее же как множество широтных географических элементов, мы обсуждаем зональное положение флоры и, косвенно, ее генезис и т. д. При этом мы можем выявить не только набор, но и количественное соотношение таксонов или элементов, подходя к флоре как к весовому множеству и системе таксонов или элементов. Число элементов исходного множества (в данном случае видов), вошедших в тот или иной класс эквивалентности, может служить самым простым выражением веса данного класса во флоре (через долю этого класса в общем разнообразии видов). Если же мы предварительно определили вес каждого вида через те или иные показатели объема его местной популяции, мы сможем более точно определить соотношение классов во флоре, суммировав или объединив веса видов каждого класса. В результате можно получить различные количественные абстрактные (типологические) модели той или иной структуры флоры — таксономической, географической, географо-генетической, экологической и т. д.

Любой из этих типов моделей может быть подразделен на подтипы в зависимости от задачи исследования и принципов классификации видов. Так, географические элементы можно подразделить на широтные (зональные), долготные, высотные (поясные) и комбинированные; они могут устанавливаться по общим особенностям ареала вида или же по его распространению в пределах изученной флоры и т. д.; наконец, даже по одной группе критериев можно выделять элементы, соответствующие разным ступеням генерализации (например, группировать виды в роды, семейства или классы).

Для сравнения флор по процентным спектрам таксонов или элементов разработан очень простой аппарат алгебры дескриптивных множеств (Семкин, 1973; и др.).

Выявленные А. И. Толмачевым и его последователями географические закономерности изменения во флорах количественных соотношений крупных таксонов и элементов, характеризующие флоры как абстрактные системы, сами нуждаются в объяснении, и объяснить их можно, лишь изучая флору как материальную систему местных географических популяций видов с учетом эколого-географической обстановки на данной территории, а также истории этого участка суши и обитающих на нем флористических комплексов.

В самом деле, для устойчивого существования любой популяции необходим определенный минимум жизненного пространства и жизненных ресурсов; кроме того, практически любой вид (кроме находящегося в данном пункте у своего предела толерантности) обладает способностью к неограниченному размножению в геометрической прогрессии. Обусловленное этим давление жизни — важный фактор сопряженной динамики и эволюции видов. Поскольку в любом топографическом контуре и пространстве, и жизненные ресурсы лимитированы, обитающие здесь виды неизбежно образуют материальные системы. Содержание отношений их местных популяций составляет распределение пространства и материально-энергетических ресурсов, которое может принимать либо форму замещения в пространстве и (или) во времени, либо же форму отношений экологической очереди; последнее предполагает значительное пересечение или полное включение полей воздействия особой взаимодействующих видов и как следствие последовательное участие этих видов в круговороте вещества и потоке энергии.

В этом смысле любая флора представляет региональное растительное сообщество и автотрофную подсистему соответствующего естественного, или биотического, сообщества той же территории. Так, Ю. Одум (1975) считает, что «термин «биотическое сообщество» следует понимать широко и использовать для обозначения естественных группировок любого размера — от биоты древесного ствола до биоты бескрайнего леса или океана».

В свою очередь, различные типологические характеристики видов, которые мы получаем при изучении таксономической, географической, эколого-ценотической, биоморфологической и иных структур флоры, помогают понять функционирование флоры как материальной системы видовых популяций, место и роль конкретных видов в этих системах.

Так, не случайно в типично арктических флорах получают перевес криофильные виды с арктическим и аркто-альпийским ареалами, арктическим или высокогорным происхождением, а микротермные бореальные виды находятся в меньшинстве и ютятся на неплакорных, наиболее теплых местоположениях. В Арктике с юга на север закономерно

изменяются состав и соотношение различных типов биоморф, особенно среди высокоактивных видов растений (Полозова, 1979). Подход к флоре как к материальной системе предполагает группировку видов по таким их свойствам, от которых зависят их место и роль в данной системе.

Невозможно изучать или моделировать флору как материальную систему, не уточнив предварительно, какой популяцией представлен каждый вид на данной территории, поэтому необходимо введение видовых популяций в определение флоры.

Флора как материальная кибернетическая система популяций попадает в следующие классы систем: 1) дискретные (Малиновский, 1970) стохастические, состоящие из большого числа однотипных, в принципе заменимых элементов с вероятностными (не жестко детерминированными) слабыми связями, низкой степенью целостности, низкой организацией, что облегчает перекомбинацию элементов, сопряженную перестройку структуры популяций (географическое и экотопологическое маневрирование популяций), и поэтому увеличивает устойчивость системы и ее буферность к крупным изменениям среды, способность переносить длительные флуктуации среды; 2) периодические (Тахтаджян, 1972) — с многократно повторяющимся в пространстве чередованием элементов (такая система может рассматриваться как потенциально бесконечная); 3) открытые (так как большинство местных популяций — часть более крупных географических популяций); 4) гетерогенные (как вследствие существующих типологических отличий сообитающих видов, так и благодаря территориальной дифференциации); 5) автоаллономные (поскольку соотношение популяций разных видов на данной территории определено не только их взаимодействием, но и не меньшей, а часто и большей степени внешней средой, контролирующей все стороны взаимодействия популяций).

Изучение взаимодействия популяций разных видов принято считать отличительной особенностью геоботанического (фитоценологического) подхода к растительному покрову, хотя некоторые современные фитоценологи склонны рассматривать фитоценоз не как систему ценопопуляций, а как непрерывное множество систем взаимодействующих особей, заполняющих экологически однородный контур (этот вопрос обсужден Василевичем, 1977), или же как систему синузид (Ипатов, Кирикова, 1980; Норин, 1980). На мой взгляд, рассмотрение фитоценоза как системы ценопопуляций не исключает, а скорее предполагает анализ многообразных многовидовых систем особей, слагающих данные ценопопуляции, поскольку взаимодействие популяций — всегда интегральный итог взаимодействия особей, а отношения конкретных особей растений сами по себе вряд ли могут нас интересовать.

Действительно, геоботаники намного раньше флористов стали учитывать популяционные характеристики видов и изучать взаимоотношения ценопопуляций. Однако фитоценологов интересует соотношение и взаимодействие популяций в фитоценозах, т. е. небольших экологически гомогенных контурах, а не в контурах фитохорий в целом. Между тем давно назрела необходимость в изучении взаимодействия региональных популяций разных видов, представляющего интегральный итог их взаимоотношений во всей совокупности фитоценозов. Это, в частности, необходимо для прогнозирования перестройки растительного покрова в связи с крупными изменениями среды, для реконструкции былых состояний растительного покрова, равно как и для познания закономерностей сопряженной эволюции видов в природном

растительном покрове, ареной которой являются территории значительно более крупные, чем участок фитоценоза.

В пределах одного ландшафта на разных экотопах (в разных фитоценозах) взаимодействие одних и тех же видов может существенно различаться или даже иметь «противоположный знак». Задачу изучения взаимодействия видов на всех экотопах нельзя свести к параллельному изучению их взаимодействия в каждом фитоценозе по отдельности, так как любая ценопопуляция — часть региональной популяции и судьба вида даже на одном экотопе зависит и от исхода его взаимодействий с другими видами на остальных экотопах того же ландшафта. Так, если при флуктуационном изменении климата в неблагоприятную для какого-либо высокоактивного вида сторону последний окажется вытесненным со всех типов экотопов на обширной территории, при последующем возвратном изменении климата растительное население всех этих экотопов не сможет вернуться к исходному состоянию; если же этот вид сумел удержаться лишь в одном (экологически крайнем) типе экотопов, восстановление ландшафтных позиций и генофонда местной популяции при возврате к исходному климату будет неполным.

Если при изучении внутриценозного взаимодействия ценопопуляций разных видов, как правило, рассматриваются взаимодействия особей данных видов и образуемые ими системы, то при изучении взаимоотношений местных географических популяций в пределах тех или иных фитоценозов целесообразнее обратить особое внимание на распределение между видами всего разнообразия местоположений и экотопов данной территории и на распределение видов по эконишам. Необходимо разделение видов на группы по спектру освоенных экотопов (и фитоценозов)⁴, по их активности (насыщению данной территории), широте эколого-ценотической амплитуды, по их тяготению к модалным (преобладающим по площади) или редким, плакорным или неплакорным экотопам, автономным или геохимически подчиненным местоположениям, по их жизненной стратегии (с разделением на виолентов, эксплерентов и пациентов, по Л. Г. Раменскому, 1935). Некоторые современные фитоценологи ограничивают ценотические отношения конкуренцией и взаимоблагоприятствованием организмов (особей) одного трофического уровня. При изучении же взаимодействия популяций (ценотических или более крупных) обязательно должны быть приняты во внимание генетико-информационные аспекты организации растительного покрова, т. е. все факторы и процессы, от которых зависят генетическая интеграция, динамика численности и сопряженная эволюция популяций, а следовательно, устойчивость, флуктуационная и направленная изменчивость растительного покрова, а также так называемый филоценогенез.

Иерархия флористических систем

Основными объектами флористики как науки о флорах являются естественные флоры (ЕФ) — флоры территорий, отграниченных от соседних по флористическим признакам (составу и соотношению

⁴ По сходству спектра освоенных тем или иным видом экотопов выделяются эколого-ценотические комплексы видов; по наибольшему тяготению видов к тому или иному экологически своеобразному классу сообществ — флористические комплексы (последние включают виды с верностью от 3 до 5 по пятибалльной шкале). Поскольку распределение вида по экотопам в разных фитоценозах может быть неодинаковым, следует обязательно привязывать выявленные комплексы к конкретным выделам районирования.

таксонов и элементов флоры) и не пересекаемых флористическими границами того же или более высокого ранга. Естественными флорами могут быть также флоры выделов комплексного ботанико-географического, биогеографического или физико-географического районирования или внутриландшафтных единиц, если комплексные границы при этом имеют и флористическое обоснование.

Иерархия фитоценозов, выявляемая при флористическом и ботанико-географическом районировании, свидетельствует об иерархической структуре большинства флор регионального и всех — планетарного уровней. Иерархии флор соответствует иерархическая географическая структура слагающих флору видовых популяций, т. е. специфический для каждого вида узор распределения по подчиненным фитоценозам разного ранга. Иерархия флор определяется наложением узоров географического распределения местных популяций всех видов. Для любой региональной флоры как системы видовых популяций флоры всех подчиненных ей (включенных) фитоценозов разного ранга представляют иерархию подсистем, каждая из которых принципиально однотипна с данной флорой, т. е. так же, как и она, является системой видовых популяций, но системой более низкого иерархического ранга.

Взаимодействие между соседними флорами осуществляется на генетико-информационном уровне посредством обмена диаспорами, а также посредством панмиксии между местными популяциями видов, общих для соседних флор. Можно ожидать, что при постоянных или длительно сохраняющихся климатических условиях соседние флористические системы в конце концов приходят к взаимно-равновесному (климаксальному) состоянию. Однако любое значительное изменение климата (флуктуационное или направленное) нарушает равновесие и приводит к интенсификации обмена между соседними флорами. Этим обусловлена сопряженная перестройка географической структуры популяций разных видов: трансгрессия (экспансия) популяций тех видов, для которых данная перемена ландшафтно-климатических условий благоприятна, и регрессия — тех, для которых она неблагоприятна.

Элементарной естественной флорой (по крайней мере для равнин и низкогорий) в сравнительно-флористической литературе последних двух десятилетий принято считать конкретную, или элементарную, флору (КФ) в смысле А. И. Толмачева (1931, 1941, 1970, 1974), определяемую как флору всего непрерывного пространства, где на однотипных экотопах набор видов практически одинаков (за вычетом случайных различий), т. е. где флористические различия однотипных экотопов носят случайный характер (Юрцев, 1975). По мнению Толмачева, это предполагает тождество общегеографических условий в пределах КФ (в том числе однородность макроклимата) и единство природной истории. Однако и на территориях с однородным макроклиматом могут встречаться или даже закономерно чередоваться ландшафты и местности, резко отличающиеся набором типов экотопов и свойственных им флористических комплексов, а следовательно и общим набором и соотношением видов; примером могут служить соседние ландшафты: карбонатные и некарбонатные, гористые и равнинные, холмисто-возвышенные и низинные. Флоры именно таких территориальных единиц с ограниченным разнообразием многократно повторяющихся экотопов выявляются предложенным Толмачевым методом постепенного расширения площади, на которой обследуется набор видов всех экотопов до тех пор, пока прирост видов практически не прекратится. Поэтому на дискуссии о методе КФ в 1971 г. Юрцев (1975) предложил считать авторское определение КФ определением элементарной

тарного флористического района (ЭФР), конкретной же флорой в более узком понимании называть флору крупного (I порядка) подразделения ЭФР, отличающегося от любых соседних подразделений того же ЭФР набором повторяющихся типов экотопов и их флористических комплексов; вследствие этого флористические отличия выдержаны на всем протяжении КФ. Приближенно КФ соответствует флоре ландшафта (при условии, если через него не проходит граница ЭФР или фитохорий более высокого ранга).

КФ определяется как объединение флористических комплексов всех экотопов, существующих в данном ландшафте или даже (согласно определению Толмачева, 1974) на всей территории с однородным макроклиматом. Если провести флористическое сравнение разных типов экотопов в пределах КФ или ЭФР, выяснится, что многие типы экотопов по всем флористическим признакам (включая состав и соотношение родов и семейств, т. е. таксономическую структуру флоры, состав и соотношение географических элементов и т. д.) различаются между собой более резко, чем соседние КФ или ЭФР. Множества популяций разных видов, обитающих на том или ином экотопе, отвечают всем приведенным выше общим определениям флоры, а также определению естественной флоры. Из этого следуют два вывода: 1) любая КФ — гетерогенная система, состоящая из резко различающихся по комплексу флористических признаков флор разных экотопов; если она и может считаться элементарной ЕФ, то только среди флор регионального уровня; 2) на внутриландшафтном (топологическом, по В. Б. Соцаве, 1978) уровне иерархия ЕФ должна быть продолжена несколькими ступенями последовательно включенных парциальных флор (ПФ), под которыми имеются в виду ЕФ любых экологических своеобразных подразделений ландшафта. Термин ПФ подчеркивает, что это часть элементарной флоры в традиционном понимании. Можно было бы использовать термин «флорула», но он уже применялся в других смыслах.

Между ПФ различных (не только соседних!) подразделений ландшафта широко осуществляются обмен диаспорами и панмиксия, поэтому их флористические различия почти всецело обусловлены экологическими различиями участков, усиленным конкурентным сопротивлением их аборигенного растительного населения внедрению экологически чуждых элементов; на очень малых по площади экотопах возрастает роль случайных факторов в их заселении.

Любые подразделения ландшафта — местности, урочища, фации — в той или иной мере экологически своеобразны и экологически однородны. Все они могут рассматриваться как экотопы различного иерархического уровня — макроэкотопы, мезоэкотопы, микроэкотопы; элементы мозаики среды протяженностью около 1 м и менее — как наноэкотопы; ландшафты в целом — как мегаэкотопы (Юрцев, Семкин, 1980). Вследствие значительной повторяемости состава их ПФ последние правомерно именовать по соответствующим макро-, мезо- или макроэкотопам (подобно тому как региональным флорам обычно присваиваются географические названия). Для первоначального распознавания их в природе целесообразно учитывать своеобразие местоположений, а также использовать физиономические признаки растительности, например смену доминантных видов или бноморф доминантов; последующее сравнительное изучение ПФ позволит внести необходимые коррективы в их разграничение.

Как уже было сказано, любые ПФ отвечают всем общим определениям флоры и ЕФ; их отличия от флор регионального уровня (более четкая экологическая обусловленность флористического своеобразия;

слабая индивидуальность состава) характеризуют их как флоры внутриландшафтного уровня и не могут быть достаточным основанием для того, чтобы не считать их флорами⁵; иначе мы были бы вынуждены потратить немало усилий на то, чтобы определить, с чем мы имеем дело — с флорой или только с частью флоры. Вопрос этот во многом схоластический: так, различия соседних флор регионального уровня также в значительной степени обусловлены экологически; роль исторического фактора на внутриландшафтном уровне не снимается — история растительного населения контрастных экотопов одного ландшафта во многом различна и нередко более тесно связана с таковой однотипных им экотопов соседних территорий. Соотношения повторяемости и неповторяемости в составе и структуре флор внутриландшафтного и регионального уровней в иерархическом ряду флор изменяются очень постепенно; так, КФ, флоры районов, округов и даже провинций (например, равнинных и горных) также поддаются типизации по флористическим признакам — тем в большей степени, чем ниже ранг фитохории. В свою очередь, ПФ некоторых конкретных урочищ и местностей (мезо- и макроэкотопов) достаточно индивидуальны: они отличаются от экологически однотипных им ПФ той же КФ набором не только редких, но и активных видов, обычных и массовых в одном из контуров, но отсутствующих в остальных, экологически подобных данному контурах.

Фитоценозу как системе ценопопуляций принадлежит место на одной из нижних ступеней иерархической лестницы ПФ; приближенно он соответствует ПФ микроэкотопа и «фитохоре» в понимании Б. Н. Норина (1979). Ценопопуляция амфимиктического вида, населяющая экологически своеобразный участок, представляет относительно обособленную ячейку местной популяции; от ценопопуляции того же вида с соседних контрастных экотопов она отличается не только демографическими параметрами (численностью, плотностью и т. д.), но и вектором естественного отбора. Поэтому проникновение в ее генофонд (посредством заноса пыльцы и диаспор) генетических факторов, ответственных за приспособление к другим (контрастным) условиям, снижает жизнеспособность и семенную продуктивность выросших из занесенных диаспор или «инфектированных» заносной пылью особей; напротив, панмиксия в пределах данного экотопа или типа экотопов способствует адаптивной микроэволюции ценопопуляции и, следовательно, наиболее эффективна. Панмиксия между популяциями контрастных экотопов обогащает генофонд ценопопуляций, но замедляет темп их дивергентной адаптивной микроэволюции; способность части видов к самоопылению, вегетативному размножению и т. д. ограничивает нивелирующий эффект панмиксии. Из-за различий в наборе и эффективности агентов переноса пыльцы и диаспор в разных фитоценозах в них неодинакова и проводимость среды для диффузии генетических факторов. Не случайно Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1969, 1973) считает именно ценопопуляции (точнее, популяции конкретных биогеоценозов) собственно популяциями в генетическом смысле термина, элементарными ячейками эволюции вида.

В иерархии флористических систем фитоценоз как ПФ микроэкотопа характеризуется наиболее сильными и однозначными связями между ценопопуляциями разных видов (что оправдывает сопряженный анализ многовидовых систем особей того же фитоценоза), в то же время

⁵ Есть полный параллелизм между соотношением флор внутриландшафтного и регионального уровней и соотношением геосистем внутриландшафтных и региональных.

по сравнению с более сложными флорами он наименее устойчив к изменениям среды, так как представляет минимальные возможности для «маневрирования» популяций и сохранения их в пессимальные периоды.

ПФ мезоэкотопов (включающих разные типы микроэкотопов, однако целиком или преимущественно принадлежащих одному классу микроэкотопов) характеризуются более сложными, менее однозначными отношениями между местными видовыми популяциями и в то же время большей устойчивостью к изменениям среды, поскольку виды, вытесняемые с одних экотопов, могут сохраниться на других и пережить на них данный цикл климатических флуктуаций. Макро- и мега-экотопы включают микроэкотопы, принадлежащие разным экологическим классам, и поэтому их флоры соединяют экологически несовместимые элементы; они намного более гетерогенны, представляют значительно большие возможности для перестройки экотопологической структуры местных видовых популяций и для переживания ими крупных климатических перемен.

Во флорах регионального уровня эти качества флористических систем значительно усиливаются: к возросшему разнообразию местоположений добавляется разнообразие макроклиматов. Местные географические популяции приобретают возможность перестройки не только экотопологической структуры, но и географической (посредством миграций в пределах фитоценоза). Итак, по мере укрупнения флористических систем ослабляется взаимозависимость местных популяций разных видов, а также интегрированность каждой географической популяции, увеличивается экологическая и географическая гетерогенность флоры, а с ней ее устойчивость и буферность к длительным изменениям климата. Под устойчивостью флоры к флуктуациям климата имеется в виду ее способность сохранять видовой состав и необходимый минимум генетического разнообразия местных популяций на фоне длительных изменений климата и возвращаться по завершении данного цикла флуктуаций к состоянию, близкому к исходному. Под буферностью имеется в виду способность флоры как системы популяций перестраиваться в направлении достижения соответствия изменившимся условиям так, чтобы свести к минимуму неблагоприятный эффект изменения среды; при этом флористическая система переходит (в соответствии с принципом Ле-Шателье) в новое равновесное (климаксное) состояние. Это достигается за счет сопряженной перестройки географической и экотопологической структур местных популяций разных видов, тем самым интенсифицируется обмен между слагающими данную флору подчиненными флорами разного иерархического уровня (регионального и внутриландшафтного).

Выявление и сравнительное изучение парциальных флор экотопов разного уровня (в рамках КФ и других ЕФ) весьма важно для дальнейшего развития флористики, ботанической географии, геоботаники и общей экологии⁶.

1. Оно позволяет при сравнении фитоценозов с резко неодинаковой ландшафтной структурой (например, горных и равнинных) опираться

⁶ Некоторый материал для сравнения ПФ собирался при составлении геоботанических описаний фитоценозов, особенно при изучении флороценозов (Овчинников, 1940, 1971; Камелин, 1973, 1979). Сравнение флористических комплексов разных экотопов и классов экотопов проводилось Ю. П. Кожеевниковым (1974, 1976, 1978) и А. В. Галайным (1973, 1974, 1977, 1979, 1980); в группе растительности Крайнего Севера Ботанического института АН СССР также исследования ведутся с 1970 г.

на парциальные флоры тех классов экотопов, что представлены на обеих территориях, уменьшая риск смешения фациальных отличий с региональными.

2. История ПФ экологически контрастных классов местообитаний до известной степени автономна, поэтому изучение ПФ необходимо для понимания путей расселения видов и способов переживания различными флористическими комплексами критических для них эпох (проблема рефугиумов) и для разрешения других проблем исторической фитогеографии.

3. Дифференциальное выявление ПФ разных классов экотопов позволит глубже понять экологическую подоплеку флористических различий фитоценозов, вклад разных ПФ в структуру региональных флор.

4. При изучении флор как материальных систем популяций ПФ могут быть использованы в качестве более простых природных моделей флористических систем регионального уровня.

5. Характеристика ПФ существенно дополняет понимание особенностей внутриландшафтной структуры растительного покрова, представляющее одну из актуальных задач современной геоботаники (Грибова, Исаченко, 1972).

6. Иерархия ПФ отражает иерархию экосистем внутриландшафтного уровня (о чем подробнее говорится в следующем разделе).

Изучение парциальных флор должно составить основу экотопологического направления в сравнительной флористике, функции которого сходны с функцией ландшафтоведения в системе подразделений физической географии.

Подводя итоги, дополним базовое определение флоры: флора — иерархически дифференцированная система популяций всех видов растений, населяющих данную территорию. Принятие данного определения флоры отнюдь не означает отказа от приведенных выше: каждое из них отражает тот или иной аспект изучения флоры как сложного, но единого явления природы. Эти подходы, как и соответствующие модели флоры, дополняют и отчасти расшифровывают друг друга.

Флоры и экосистемы

Как уже говорилось, флоры — автоаллономные системы видовых популяций, организованные не только взаимодействием популяций, но и внешней средой; последняя определяет количественные соотношения таксонов даже в крайних условиях, где отсутствуют ценогические отношения между растениями. Среда задает внешнюю структуру флористической системы, определяет ее границы и внутреннюю пространственную дифференциацию, жестко ограничивает набор видов, способных существовать на данной территории, контролирует состояние местных популяций и их взаимодействия; направленные и флуктуационные изменения климата представляют основной внешний импульс эволюции видов и флор. Виды растений обладают активной избирательной способностью к среде обитания, способностью заполнять свои потенциальные экологические ареалы, границы которых определены толерантностью видов и распределением лимитирующих факторов. Поэтому флористические множества и системы — хорошие экологические индикаторы (поскольку область пересечения экологических амплитуд всех сообитающих видов с контрастной экологией может быть очень узка). В то же время имеет место и воздействие растительного покрова на его среду обитания, причем тем большее, чем более крупные участки покрова мы рассматриваем и чем полнее растительное население ис-

пользует жизненное пространство в данном контуре. Растительная оболочка контролирует и регулирует взаимодействие эндогенных и экзогенных факторов рельефообразования одного порядка мощности и тем самым определяет развитие рельефа.

Растительное население любых экологически своеобразных контуров — внутриландшафтного, регионального или планетарного уровней — вместе с животным и микробным населением и внешней средой (в пределах зоны эффективного обратного влияния биоты на среду) образует биокосную систему, которая полностью отвечает общему определению экосистем, данному А. Г. Тэнсли (1935), Ю. Одумом (1975) и др. Нередко выдвигаемое возражение о том, что экосистему невозможно ограничить тем или иным контуром (Тимофеев-Ресовский, 1969), нетрудно парировать: ведь в число компонентов сухопутных экосистем входят организованные комплексы прикрепленных к субстрату организмов — автотрофных растений, а также многие беспозвоночные животные и микроорганизмы с ограниченной подвижностью и, кроме того, почва как неотъемлемая часть территории; по пространственному распределению этих «оседлых» компонентов экосистемы можно установить ее основной контур, рассматривая подвижные компоненты экосистем в качестве агентов внешней связи ее с другими экосистемами. Экосистема, как справедливо отметил В. Б. Сочава (1978), — биоцентрическое понятие (в отличие от геосистемы); она выделяется по отношению к конкретному биотическому комплексу, нередко именуемому естественным, или биотическим, сообществом. Флора как система популяций автотрофов представляет автотрофный биотический блок экосистемы, выполняющий в ней фундаментальные функции ввода энергии и первичного синтеза органического вещества; с автотрофных организмов начинаются любые цепи питания, именно они канализуют потоки энергии. Поэтому иерархия естественных флор отражает иерархию экосистем внутриландшафтного, регионального и планетарного уровней и благодаря физиономичности растительного покрова может служить наглядным индикатором их распределения и разнообразия. Поскольку состав и структура растительного населения территории зависит не только от современной экологической обстановки на ней, но и от истории биоты, даже при одинаковом комплексе условий могут существовать несходные флоры (например, в удаленных природных областях). Поэтому изучение взаимоотношения флор и их среды обитания может включать две задачи: 1) определение комплекса условий, необходимых и достаточных для существования данного растительного населения; 2) установление спектра биот, могущих существовать в данных условиях. В современной трактовке экосистем доминирует материально-энергетический подход; изучение структуры растительного, а также животного и микробного населения в контурах естественных флор и его экологических связей дополнит материально-энергетический подход информационно-генетическим, позволит расшифровать экологические и биологические механизмы разнообразия и интеграции, устойчивости и эволюции экосистем, а также управления ими, что представляет одну из стержневых проблем в научной организации охраны биоты и ее генофонда.

Континуум флористических систем

«Размытость», «нечеткость» флористических множеств объясняется экологической индивидуальностью видов (несовпадением оптимумов и амплитуд толерантности), их неодинаковой способностью к расселению

и конкуренции с другими видами, невысокой специализацией большинства видов автотрофов к совместному существованию — возможностью подстановки и взаимозамещения элементов флористических систем, наконец, несовпадением положения, а также и ранга географических рубежей для разных экологических классов парциальных флор. Как уже отмечалось, элементарные ЕФ регионального уровня (в том числе КФ) внутренне гетерогенны, т. е. состоят из взаимно-контрастных парциальных флор, взаимодействие которых осуществляется через обмен диаспорами и панмиксию и интенсифицируется в периоды крупных изменений климата. Такое же взаимодействие имеет место и в полосе контакта разных флор регионального уровня, в основном приуроченных к климатически, орографически и литологически различным территориям. В силу взаимной диффузии видов и целых флористических комплексов в полосе контакта осуществляется конъюнкция флористических систем, т. е. обмен элементами (видами и их комплексами), а в ряде случаев (особенно на пограничной территории, освободившейся из-под моря или континентального льда) гибридизация систем (Техтаджян, 1972), т. е. образование новых систем из элементов соседних. Флоры переходной полосы обнаруживают повышенную гетерогенность и буферность, в них активизируются процессы гибридизации между видами и расами — представителями контактирующих флор, экотипическая дифференциация, периферические расо- и видообразование. Итак, каждая флора связана флористическим обменом и панмиксией с любой соседней флорой, образуя с ней флористическую систему более высокого порядка.

В целом же флора любой компактной территории (в том числе и околутуренной произвольно) представляет нормальную флористическую систему, подсистемы которой связаны посредством панмиксии и обмена диаспорами (эффективность этих процессов ослабляется в логарифмической зависимости от расстояния между краевыми точками). Чем компактнее и в то же время экологически гетерогеннее (и емче) территория, тем большее число экологически различных флористических комплексов можно наблюдать на ней при одинаковом макроклимате. Поэтому заслуживают внимания как объекты флористических исследований локальные флоры — флоры компактных территорий площадью порядка 10×10 км, представляющие основное разнообразие парциальных флор в окрестностях того или иного географического пункта и поэтому могущие служить пробой флористической ситуации в данном пункте. Представляет интерес получение серии проб для участков возрастающего радиуса с общим центром и площадями 10 (малая проба), 100 и 1000 км² (большая проба; Юрцев, 1975). Локальные флоры в принципе могут иметь пересекающиеся границы и включать участки двух-трех смежных КФ. Примером локальных флор могут служить флоры примыкающих квадратов регулярной сети, устанавливаемой во многих современных проектах «картирования флоры», или флоры выборочных площадей, закладываемых при исследованиях методом КФ. Мегаберингия (Юрцев, 1974, 1976) и подобные ей факультативные единицы фито- и биогеографического районирования могут служить примером динамических гетерогенных флористических систем планетарного уровня.

Заключение

Развиваемая ботанико-географическая концепция флоры представляет наиболее общую теоретическую модель (метамодель) растительного покрова (растительного населения), из которой без труда могут

быть выведены традиционные флористическая (флора как множество таксонов) и фитоценологическая (растительность как множество фитоценозов, или фитоценозов и агрегаций).

С принятием данной концепции противопоставление флоры и растительности утрачивает свой традиционный смысл, а собственно флоры (регионального уровня) и фитоценозы находят место в разных ярусах иерархии многовидовых систем популяций; с разработкой иерархической системы парциальных флор ликвидируется разрыв между КФ и фитоценозом. Однако специфика флористического и фитоценологического подходов к изучению растительного покрова сохраняется, что оправдывает существование флористики и фитоценологии как самостоятельных научных дисциплин. Так, различия в ранге элементарных единиц сопровождаются неодинаковой детальностью отображения пространственной дифференциации растительного покрова. Основные объекты изучения флориста — флоры регионального уровня (т. е. собственно флоры). Изучение парциальных флор («флорул»), как и различных категорий элементов флоры, или флористических комплексов, для флориста лишь один из методов познания региональных флор, их анализа, сравнения, выяснения их истории и тенденций развития. Фитоценолог изучает те же парциальные флоры, стремясь дополнить характеристику различных ландшафтных комбинаций фитоценозов, или фитоценозов. Кроме того, только флористический подход может выявить состояние, соотношение и взаимодействие местных географических популяций разных видов в целом; в свою очередь, одна из специфических задач фитоценологии — выяснение, как складываются отношения ценопопуляций на базе взаимодействия особей разных видов.

До сих пор представление о растительном покрове неразрывно связывалось с той или иной фитоценологической его моделью (дискретной, т. е. классической, или континуальной), очевидно, потому, что «флора» в ее традиционном понимании (как набор видов) не давала адекватного отражения растительного покрова: меняя количественные соотношения видовых популяций, из одного и того же набора видов можно получить резко неодинаковую растительность. С введением характеристик региональной популяции каждого вида на территории флоры мы получаем принципиально иную, но вполне адекватную модель растительного покрова той же территории, отражающую относительные позиции, взаимодействие и сопряженную эволюцию на ней региональных видовых популяций. Если же учесть многоступенчатую пространственную дифференциацию местных популяций и флоры в целом вплоть до уровня фитоценозов, мы приходим к наиболее полной модели растительного покрова, совмещающей на разных этапах иерархии флористические и фитоценологические его модели и показывающей через посредство нескольких ступеней парциальных флор их взаимоотношения.

Предлагаемая общая модель может служить основой ботанико-географического синтеза флористической и фитоценологической информации. Она позволяет давать обзор растительного покрова на любом иерархическом уровне его расчленения и организации, с учетом состояния местных географических популяций всех видов в выделяемых единицах, отношений между этими популяциями. Если на уровне фитоценозов изучаются также место и роль видов в многовидовых системах особей, что составляет основной предмет фитоценологии, то на вышестоящих уровнях иерархии ЕФ внимание концентрируется на распределении жизненного пространства между местными популяциями разных видов. Это познается сравнением их географических и экотопологических структур и классификацией видов по различным свойствам их

местных и тотальных популяций. Познав флору как материальную систему видовых популяций, мы получим возможность точнее оценить соотношение и взаимодействие различных филумов и элементов флоры, представляемых популяциями соответствующих видов в динамическом (временном) аспекте.

По мнению автора, данная концепция флоры (растительного покрова) должна рассматриваться как одно из оснований ботанической географии — метадисциплины по отношению и к флористике в традиционном ее понимании, и к геоботанике, или фитоценологии. Ботаническая география в таком понимании (Юрцев, 1976) совмещает идеологию и методологию ботаники (как раздела биологии), с одной стороны, и географии — с другой. Сочетание идей, подходов и методов биологии и географии определяет экологизм ботанической географии и тем самым ее теснейшую связь с наукой об экосистемах. Существование и эффективное развитие такой метадисциплины на стыке флористики и фитоценологии, ботаники и географии сейчас особенно необходимы как тенденция, противостоящая неизбежному и уже очень далеко зашедшему дроблению и специализации различных подразделений ботаники, в том числе экологических и географических. Усиливаются тревожные симптомы утраты понимания, взаимного интереса и общего языка не только между флористами и геоботаниками, но и между представителями разных разделов каждой из этих дисциплин. Между тем интересы охраны природы и предотвращения экологического кризиса биосферы сейчас, как никогда, требуют сплочения и согласованных действий со стороны ученых, работающих в разных областях естествознания.

Для утверждения данной концепции флоры в настоящее время имеются серьезные теоретические и методические предпосылки. Идеальным полигоном для подобных комплексных исследований флоры — растительного покрова — являются заповедники и комплексные стационары.

Автор убежден, что предлагаемое расширение понятия «флора» не только давно назрело, но и будет способствовать более активному сотрудничеству флористов и фитогеографов с представителями многих бурно развивающихся смежных дисциплин в комплексном разрешении целого ряда неотложных экологических проблем нашего времени.

Флора (фауна, биота) как множество видов и как система взаимодействующих и сопряженно эволюционирующих их местных популяций — одно из фундаментальных понятий биологии, область приложения которого все расширяется.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В. И. 1977. Фитоценологические объекты как системы. — В кн.: Пробл. экологии, геоботаники, бот. географии и флористики. Л. Галанин А. В. 1973. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ). — Бот. журн., т. 58, № 11. Галанин А. В. 1974. Эколого-ценотические элементы флоры. Автореф. канд. дис. Л. Галанин А. В. 1977. Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере района равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа Западной Чукотки). — Бот. журн., т. 62, № 8. Галанин А. В. 1979. Эколого-географическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). — Бот. журн., т. 64, № 10. Галанин А. В. 1980. Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара (Западная Чукотка). — Бот. журн., т. 65, № 9. Грибова С. А., Исаченко Т. И. 1972. Картирование растительности в стемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника, т. 4. Л. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. 1980. Функциональный подход к синусии. — Бот. журн., т. 65, № 4. Камелин Р. В. 1973. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. Камелин Р. В. 1979. Курхистанский округ горной Средней Азии. Л. Катенян А. Е.

1974. Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения реки Амгузмы.—*Бот. журн.*, т. 59, № 11. Кожевников Ю. П. 1974. Флора и экологические условия района Телекайской чозенневой рощи (Центральная Чукотка).—*Бот. журн.*, т. 59, № 4. Кожевников Ю. П. 1976. Флора и экология ландшафта в истоках реки Канчалан.— В кн.: Биология и продуктивность растит. покрова Северо-Востока СССР. Владивосток. Кожевников Ю. П. 1978. Некоторые закономерности распределения растений в чукотских ландшафтах.—*Бот. журн.*, т. 63, № 3. Лавренко Е. М. 1964. Об уровнях изучения органического мира.—*Изв. АН СССР Сер. биол.*, № 1. Малиновский А. А. 1970. Общие вопросы строения систем и их значение для биологии.— В кн.: Пробл. методологии систем. исследования. М. Малышев Л. И. 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов.—*Бот. журн.*, т. 54, № 8. Малышев Л. И. 1972. Флористические спектры Советского Союза.— В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л. Малышев Л. И. 1973. Флористическое районирование на основе количественных признаков.—*Бот. журн.*, т. 58, № 11. Норин Б. Н. 1979. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л. Норин Б. Н. 1980. Растительное сообщество как система.—*Бот. журн.*, т. 65, № 4. Овчинников П. Н. 1940. К истории растительности юга Средней Азии.—*Сов. бот.*, № 3. Овчинников П. Н. 1971. Ущелье Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья.— В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л. Одум Ю. 1975. Основы экологии. М. Полозова Т. Г. 1979. Широкие изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре.— В кн.: Арктич. тундры и полярн. пустыни Таймыра. Л. Раменский Л. Г. 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии.—*Сов. бот.*, № 4. Семкин Б. И. 1973. Дескриптивные множества и их приложения.— В кн.: Исследование систем. I. Анализ сложн. систем. Владивосток. Сочава В. Б. 1978. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск. Тахтаджян А. Л. 1972. Тектология: история и проблемы.— В кн.: Системн. исследования. М. Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М. Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. 1973. Очерк учения о популяции. М. Толмачев А. И. 1931. К методике сравнительно-флористического исследования. Понятие о флоре в сравнительной флористике.—*Журн. Рус. бот. о-ва*, т. 16, № 1. Толмачев А. И. 1941. О количественной характеристике флор и флористических областей.—*Тр. Сев. базы АН СССР*, вып. 8. М.—Л. Толмачев А. И. 1970. Богатство флор как объект сравнительного изучения.—*Вестн. Ленингр. ун-та*, № 9. Толмачев А. И. 1974. Введение в географию растений. Л. Шмидт В. М. 1980. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. Юрцев Б. А. 1965. Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна). Автореф. докт. дис. Л. Юрцев Б. А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Л. Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. Юрцев Б. А. 1975. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор.—*Бот. журн.*, т. 60, № 1. Юрцев Б. А. 1976. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток. Юрцев Б. А., Семкин Б. И. 1980. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов.—*Бот. журн.*, т. 65, № 12. Gilmoir J. S. L., Gregor J. W. 1939. Demes: a suggested new terminology. *Nature* (London), vol. 144. Juchacz-Nagy P. 1966. Some theoretical problems of synbotany. Part 2. Preliminaries an axiomatic model-building.—*Acta biol. Dembricina*, N 4. Tansley A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms.—*Ecology*, vol. 16.

Поступила в редакцию
30.11.80