

13. Валеева Э. И., Глазунов В. А., Хозяинова Н. В., Чешуина И. А. Флористические находки в Тюменском районе // Ежегодник ТОКМ, 1994. Тюмень, 1997. С. 163–168.
14. Хозяинова Н. В. Папоротники южной части лесной зоны Тюменской области. Ежегодник ТОКМ, 1995. Тюмень, 1998. С. 140–148.
15. Казанцева М. Н. Структура ценопопуляций дремлика зимовникового в черте г. Тюмени // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 3. Тюмень, 2002. С. 52–57.
16. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
17. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
18. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
19. Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

*Борис Степанович ХАРИТОНЦЕВ —
доцент кафедры ботаники
и методики преподавания естествознания
Тобольского государственного педагогического
института им. Д. И. Менделеева*

УДК 582.757.2 + 948.2 (571.1)

ФЛОРОГЕНЕЗ, ФИТОЦЕНОГЕНЕЗ, ФЛОРОЦЕНОГЕНЕЗ ФИТОСТРОМЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ — ОБЩИЕ И РЕГИОНАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

АННОТАЦИЯ. В статье характеризуются элементарные структурные единицы эволюции фитостромы, намечены направления изменения и схема их взаимодействия во времени.

The author characterizes elementary structural units of vegetation evolution, outlines the directions of their change and offers the scheme of their interaction in time.

Фитострома — растительное население определенной территории — может характеризоваться как трехмерное пространство следующими измерениями: видовым набором (флористика), фитоценозом (фитоценология) и флороценокомплексами (экология растений). Соответственно каждое из этих измерений фитостромы имеет кроме пространственной характеристики еще и временную, выражающуюся особенностями ее генезиса (возникновения), движения и развития (эволюции) [1]. Эволюция флоры характеризуется флорогенезом, растительности — фитоценогенезом, фитоэкосистемы (флороценокомплексов) — флороценогенезом.

Флорогенез представляет собой объединения в единый комплекс вступающих на путь сопряженного развития видов растений различной систематической принадлежности, различной экологии, различного возраста и разного географического происхождения [2].

Фитоценогенез — возникновение новых ценозов на основе старых (характерных для предшествующих ценозов) видов. Фитоценогенез следует отличать от филоценогенеза — возникновения новых ценозов, сопровождающегося эволюционным изменением самих растений [3].

Флороценогенез — формирование новых флорокомплексов на основе эволюции экогенетических групп, палеокомплексов и протокомплексов [4].

Если взять временное соотношение этих процессов в истории фитобиоты Земли, то последовательность их оформленности и возникновения следующая: флороценогенез → флорогенез → фитоценогенез. Иначе говоря, изначально возникнув, виды растений экологически ориентированы. Возникнув, они начинают «растекаться» в биосфере, формируя ареалы и коадаптированные группы (флорогенез) и лишь потом вступают на путь фитоценогенеза. Поэтому флорокомплексы будут гораздо «космополитичнее» по сравнению с фитоценозами.

Элементарной структурной единицей флорогенеза мы считаем флорулу. Этот термин был предложен А. И. Толмачевым [2] в смысле «совокупности видов данной флоры, обладающих единым типом распространения». Мы придаем флоруле флорогенетическое содержание — это одновременно сформировавшаяся коадаптированная группа видов, характеризующаяся общим праареалом.

Флорулы могут быть автохтонными и аллохтонными, а также параллелофлорулами (разновременные с гомологичными флорогенетическими корнями), конъюктофлорулами (гомологичные одновременные), симульфлорулами (аналогичные одновременные), энафлорулами (аналогичные разновременные).

Флорула всегда связана с одним флорогенетическим центром. Существует несколько механизмов возникновения флорул. Из них важнейшие: изоляционный и гибридогенный.

В случае изоляционного механизма ряд видов попадает в определенные отличные от прежних физико-географические условия (климатические изменения с определенным доминирующим фактором). Второе условие — существование изолирующих в данный момент механизмов, отделяющих характеризуемую группу видов или популяций вида от ближайших. Третье условие — значительная длительность изоляции. Виды под действием определяющего экологического фактора приобретают сходный комплекс адаптивных признаков — происходит их превращение в коадаптированную группу. Возникшие флорулы могут оставаться на месте генезиса (автохтонные) или же мигрировать на определенную территорию, входя в состав ее флоры.

Ценозы, участвующие в фитоценозе, при сравнении друг с другом оказываются неоднотипными. Присутствуют ценозы, возникшие в разное время — гетерохронные ценозы и возникшие одновременно — гомохронные. Если фитоценогенез протекает гомологично, то такие формирующиеся ценозы интрасимильные, если фитоценогенез проходит аналогично, то данные ценозы экстрасимильные.

Пример гетерохронных ценозов — липняки Салаира и Зауралья (Тюменская, Свердловская, Омская области). Наличие третичных реликтов в липняках Горной Шории [5, 6] свидетельствуют о третичном времени их возникновения, а оформление липняков в Зауралье произошло в голоцене [7]. В то же время липняки Горной Шории в определенной мере интрасимильны ценозам черневой тайги. Зауральские липняки экстрасимильны по отношению к ценозам из *Abies sibirica*.

Флороценокомплексы также разнообразны. При их характеристике для юга Западной Сибири нами выделены следующие типы флороценокомплексов: арктический, бореальный, суббореальный и степной. Придавая типам флороценокомплексов ботанико-географическое содержание, мы подчеркиваем флористический аспект данного понятия. В свою очередь типы флороценокомплексов подразделяются на ряды: гидрофитный, гигрофитный, мезофитный, ксерофитный. Каждый из этих рядов в определенных интервалах совпадает с флорокомплексами водоемов, болот, лесов и лугов (степей).

Ряды состоят из флороценокомплексов. Например, гигрофитный ряд бореального типа включает флороценокомплексы верховых, переходных и низинных болот, болотистого леса и лесного болота [8].

Флороценокомплексы, подобно флорулам и ценозам, также неоднотипны. Они могут быть унисериальными (составляющими один эволюционный ряд) и гетеро-

сериальными (не родственными в эволюционном отношении), максиинтегрированными (интеграция экогенетических групп наивысшая) и миниинтегрированными (экогенетические группы почти не интегрированы — флороценокомплексы водоемов).

Флоры, ценозы, флороценокомплексы проходят эволюцию, которой предшествует генезис.

Для биоценозов В. В. Мазинг [9] рисует следующую схему ступеней генезиса: экоценотическая ступень (биоценозы первичных гипотетических организмов) — микробиоценотическая — подвижно ценотическая — прикрепленно-ценотическая — ярусно не дифференцированная — ярусно дифференцированная. Сформировавшийся ценоз является относительно независимым, эффективно использующим вещества и энергию. Затем в процессе эволюции происходит увеличение альфа-разнообразия и бета-разнообразия [11], обусловленных дифференциацией — плотной упаковкой ниш и специализацией — сужением дисперсий распределения вдоль комплексных градиентов среды.

В любом сформировавшемся сообществе действуют противоположно направленные силы: межвидовая конкуренция и средообразующее влияние эдификаторов. Межвидовая конкуренция, идущая в каждом сообществе, не направлена на сохранение сообщества как такового [1], в то время как средообразующее влияние эдификатора оказывает противоположное действие.

Генезис флороценокомплекса представляется следующим образом: экогенетическая группа → протокомплекс → палеокомплекс → флороценотический комплекс. Экогенетические группы характеризуются архаичностью ценологических стратегий входящих в них видов, а также тесной связью с исходными экотопами [4]. В процессе генезиса флороценокомплексов с одной стороны уменьшается степень привязанности видов к исходным экотопам (чем ближе генезис к завершающему этапу, тем большее число видов флороценокомплекса способно к рецентным смещениям. В то время как в экогенетической группе виды почти не способны рецентно смещаться). Эволюция сформировавшегося флороценокомплекса определяется действием двух противоположно направленных сил: ассоциативностью и тесной связью с исходными экотопами. Причем со временем ассоциативность начинает играть определяющую роль в эволюции флороценокомплексов.

Генезис флоры включает несколько этапов: партифлоры → флоры → конъюнктофлоры → флора ← полифлоры.

Партифлора — часть флоры, сформировавшаяся под действием общего для них экологического фактора. Например, перигляциальные флоры включали партифлоры избыточно увлажненных микротермных местообитаний и лесовых участков, приближающихся по своим экологическим условиям к холодным степям.

Сформировавшиеся партифлоры формируются в флоры. На равнинных участках сила однотипных факторов имеет линейную направленность. Поэтому одновременно, при наличии изоляционных барьеров, может сформироваться несколько гомологичных, например, перигляциальных флор: восточно-среднесибирская лиственничная, западносибирская березовая, волжская березово-сосновая, южнорусская сосновая. Такие флоры объединяются в конъюнктофлору. Полифлора имеет несколько временных наслоений.

Силы, определяющие дальнейшую эволюцию флоры, — борьба между изменяющимися внешними условиями дислокации флоры и совокупностью коадаптированных внутренних признаков флоры.

Благодаря наличию противоположно направленных сил структурные единицы фитостромы постоянно эволюционируют. Эти изменения происходят в пределах одного качественного состояния или же путем резкого перехода (скачка) мо-

жет наступить качественно новый уровень. Эволюция единиц фитосистем имеет не одно направление.

Фитоценогенез протекает тремя путями: а) превращением одной ассоциации в другую на основе видообразовательного процесса (специогенез); б) превращением одной ассоциации в другую путем изменения фитоценотической роли населяющих ее видов (экогенез); в) появление новых ассоциаций путем включения новых для сообществ или исключения из их состава старых видов — инвазия [10].

Соответственно при флороценогенезе экогенетические группы, взаимодействуя друг с другом, эволюционируют. При этом роль данных экогенетических групп в процессе эволюции изменяется, отдельные экогенетические группы видов могут со временем исчезать из флороценокомплекса или заменяться вновь пришедшими экогенетическими группами (появление арктальпийцев на верховых болотах). При флороценогенезе видообразовательный процесс не имеет такого значения, как в филоценогенезе. Это зависит от того, что во флороценогенезе определяющей является роль подсистем — экогенетических групп.

Флорогенез занимает промежуточное положение между фитоценогенезом и флороценогенезом по соотношению системного (партифлоры) и видового уровней. В данную флорулу может проникнуть часть другой флорулы — одна из ее партифлорул. Проникнув, она вызовет изменение генезиса флорулы, через гибридогенные процессы между старыми и вновь прибывшими видами (приближение к механизмам филоценогенеза).

В определении путей фитоценогенеза определяющим является эндофактор — направления фитоценогенеза зависят от набора видов растений в ценозе. Флороценогенез и флорогенез во многом детерминированы экзофакторами и их течение зависит от состояния генезиса подсистем.

В качестве примера можно привести некоторые положения фитоценогенеза лесов Западной Сибири, многообразие которых отмечено Г. В. Крыловым и Н. Г. Саламатовой [12].

Обращает на себя внимание отсутствие у мелколиственных формаций мелколиственных пород (исключая березняки) крайних вариантов ценозов: лишайниковых и сфагновых. Это наводит на мысль о различном генезисе хвойных и мелколиственных формаций.

Если хвойные формации имеют третичные аркто-альпийские корни [13], то мелколиственные формации, хотя также арктотретичны по времени возникновения, но по месту появления — подтаежные (суббореальные), переместившиеся в Западную Сибирь с юга [14].

Вследствие отличительной топографической особенности Западной Сибири, в том числе и юга равнины-выравненности, во флорогенезе определяющее значение приобретают аллохтонные флорулы, направление миграции которых, хотя и с трудом, удастся определить.

Вторая особенность Западно-Сибирской равнины — почти равномерное изменение соотношение аридности \Leftrightarrow гумидности при движении север \Leftrightarrow юг, и континентальности \Leftrightarrow океаничности при перемещении запад \Leftrightarrow восток. Поэтому все флорулы, участвующие во флорогенезе, подразделены на группы: южные — северные; западные — восточные.

Исходя из законов диалектики и прежде всего закона отрицания отрицания траектория любого эволюционного процесса представляет собой спираль. Соответственно для флорогенеза, фитоценогенеза и флорогенеза эти процессы выглядят в виде спирали — парастихи с четырьмя вертикальными ортостихами. Наиболее показательна такая спираль для плейстоцена, где ортостихи соответствуют четырем климатическим эпохам каждого цикла.

При эволюции фитострома юга Западной Сибири развивается непрерывно во времени и пространстве. При этом она постоянно проходит на ортостихах через

четыре определяющие точки (для флорогенеза — южные, северные, западные, восточные флоры, для флороценогенеза — гидро-, гигро-, мезо-, ксерофитные ряды комплексов, для фитоценогенеза (лесных ценозов) — стадии сфагново-моховых, травяных, сухокустарничковых, лишайниковых ценозов), в каждом ритме плейстоцена поднимаясь в соответствующих точках на качественно новую ступень. Это достигается двумя механизмами: притоком новых соответствующих структурных единиц и внутренними (эндогенными) изменениями самой структуры. Мигрировавшие единицы показаны разными стрелками (соответствующие каждому подразделению эволюции фитостромы).

Флороценогенез проходит также на основе закона отрицания отрицания (эволюция в виде спирали). Основа смены флороценокомплексов — смена типов почвообразовательного процесса. В. Р. Вильямс отмечает, что «начальным этапом этой цепи является воздействие пустынного процесса, неизбежно эволюционирующего в подзолообразовательный, который в свою очередь приводит к неизбежному господству дернового и за ним степного, концом неминуемо должен стать опять пустынный процесс»

Подзолообразовательный процесс связан с развитием лесных ценозов. В результате эволюции их сменяют луговые сообщества, характеризующиеся дерновым почвообразовательным процессом. Луг сменяется болотом в последовательности заболоченный луг — осоковое болото — переходное болото — верховое болото. Причины смены флороценокомплексов эндогенные (накопление и разложение отмирающего органического вещества) и климатические, прежде всего наличие перерывов в снабжении растений водой в течение года. Если взять изменения флороценокомплексов в плейстоцене, в течение одной климатической стадии, то схема плейстоценовых циклов не согласуется с эволюцией почв [15, 16].

Исходя из того, что в термоксеротическую эпоху господствовали степи, в термогигротическую — болота, в криогигротическую — луга (лугостепи), то в криоксеротическую должны были господствовать леса (по схеме М. П. Гричук в это время на юге Западной Сибири господствовали степи). На развитие лесов в криоксеротический период указывают Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова [17] «...похолодание климата сопровождалось расширением площади лесов». Смена леса лугом и т.д. [16] предполагает отсутствие в данный момент на определенной территории господствующих лесных ценозов, в то время как ход фитоценоза свидетельствует о непрерывном их существовании. Это кажущееся противоречие объясняется динамичным характером природных процессов в плейстоцене. Перемещение границ, прежде всего перигляциальных пространств, вызывало изменение протекания процессов эволюции флороценокомплексов, ценозов, флорул. Кроме этого, существование контактирующих и дистансглициальных пространств обеспечивало одновременное существование структурных единиц фитостромы на разных этапах эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
2. Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
3. Сукачев В. Н. О некоторых основных вопросах фитоценологии // Вопросы ботаники. М.-Л., 1954. Т. 1. С. 291–309.
4. Кузьмичев А. И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб., 1992. 216 с.
5. Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л., 1946. С. 257–293.
6. Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

7. Нейштадт М. И. Голоценовые процессы в Западной Сибири и возникающие в связи с этим проблемы // Изучение и освоение природной среды. М., 1976. С. 90–99.
8. Глебов Ф. З., Ускова Л. М. Пространственные взаимоотношения леса и болота в таежной зоне Западно-Сибирской равнины // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1634–1645.
9. Мазинг В. В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972. С. 349–356.
10. Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата, 1970. 234 с.
11. Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. М., 2000. 263 с.
12. Крылов Г. В., Салатова Н. Г. Леса Западной Сибири. Новосибирск, 1950. 421 с.
13. Толмачев А. И. К вопросу о происхождении тайги // Совет. бот. 1943. № 4. С. 8–23.
14. Волкова В. С., Кулькова И. А. Количественная оценка некоторых элементов климата позднего олигоцена и неогена Сибири // Палинология в СССР. Новосибирск, 1988. С. 31–35.
15. Гричук М. П. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода // Палеогеография четвертичного периода СССР. М., 1961. С. 190–205.
16. Вильямс В. Р. Происхождение материнских пород и элементы основных типов проявления почвообразовательного процесса // Избранные сочинения в 2-х томах. М., 1949. Т. 1. С. 135–398.
17. Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.

*Анна Алексеевна БЕЛОЗЕРОВА —
старший преподаватель кафедры
ботаники и биотехнологии растений,
кандидат биологических наук;
Нина Анатольевна БОМЕ —
заведующий кафедрой ботаники
и биотехнологии растений,
доктор сельскохозяйственных наук*

УДК 58.084.5 + 631.524.02

ОЦЕНКА АДАПТИВНОСТИ ГЕНОТИПОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ И РЖИ ПО НОРМЕ РЕАКЦИИ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

АННОТАЦИЯ. Приведены результаты оценки засухоустойчивости озимых форм пшеницы и ржи в полевых и лабораторных условиях.

The results of the drought-resistance of winter wheat and ruy evaluation both in the laboratory and field conditions are presented.

Введение

В Тюменской области среди зерновых культур наибольшее распространение получили яровые формы пшеницы, ячменя, овса, как наиболее приспособленные к сложным почвенно-климатическим условиям. В то же время интерес исследователей и практиков привлекают озимые зерновые культуры, такие как пшеница и рожь. Однако лимитирующим фактором для их выращивания является экстремальность почвенно-климатических условий, что требует оценки генотипов на разных эта-