

О. В. Дымова, Л. В. Тетерюк

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
НЕМОРАЛЬНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ
РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРЕ**



RUSSIAN ACADEMY SCIENCES • URAL DIVISION
KOMI SCIENCE CENTRE • INSTITUTE OF BIOLOGY

O. V. DYMOVA, L. V. TETERYUK

PHYSIOLOGICAL
AND POPULATIONAL ECOLOGY
OF NEMORAL HERBS
IN THE NORTH

EKATERINBURG • 2000

УДК 581.1:574.3:581.522.4 : [582.949.22 + 582.65]

Дымова О. В., Тетерюк Л. В. **Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере**. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. ISBN 5—7691—1049—Х.

Обобщены итоги комплексных исследований *Ajuga reptans* L. и *Asarum europaeum* L. — видов неморального флористического комплекса на северной границе ареала. Выявлены их адаптивные свойства на организменном, популяционном и ценотическом уровнях. Рассмотрены реакции CO_2 -газообмена и сопряженных процессов на изменение температуры и световых условий, определены оптимальные для роста диапазоны этих факторов. Приводятся данные об особенностях онтогенеза и современном состоянии ценопопуляций модельных видов. Обсуждены механизмы адаптации неморальных видов к крайним условиям обитания на северной границе ареала. Дан прогноз о перспективах сохранения в природе и культивирования изученных видов на Севере в условиях ожидаемых глобальных изменений климата.

Книга предназначена для фитофизиологов, экологов, ботаников, фитоценологов, научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов.

Ил. 30. Табл. 36. Библиогр. 228 назв.

Dymova O. V., Teteryuk L. V. **Physiological and Populational Ecology of Nemoral Herbs in the North**. Ekaterinburg: Ural Division RAS, 2000. ISBN 5—7691—1049—Х.

Results of complex investigations of *Ajuga reptans* L. and *Asarum europaeum* L., nemoral species in the northern boundary of its distributions are generalized. Its adaptive traits on the functional, populational and coenotic levels are identified. CO_2 -exchange reactions and accompanying processes to temperature and light fluctuations are considered. Optimal plant growth conditions are determined. Data on ontogenesis and modern state of model species coenopopulations are presented. Adaptive reactions of nemoral species to extreme growth conditions in the northern boundary of its distribution are discussed. The forecast about perspectives of preservation in nature habitats and cultivation of nemoral species in the North at the expected climate changes are demonstrated.

The book can be of interest for plant physiologists, ecologists, botanists, scientists, students.

Fig. 30. Tabl. 36. Bibl.228.

Ответственный редактор
доктор биологических наук Т. К. Головко

Рецензенты

доктор биологических наук профессор В. И. Пьянков
доктор биологических наук В. А. Мартыненко

ISBN 5—7691—1049—Х

д. ПРП-2000-64(00)-220 ПВ-2000
8П6(03)1998

© Институт биологии
Коми НЦ УрО РАН,
2000 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. Неморальные виды как объекты комплексных исследований на Севере	8
1.1 Виды неморального флористического комплекса на европейском Северо-Востоке	8
1.2. Фитоценология модельных видов в разных частях ареала	11
1.3. Биологические особенности, сезонные ритмы роста и развития	13
Глава 2. Природно-климатические условия района исследований, описания сообществ и методы	19
2.1. Характеристика района исследований	19
2.2. Описания сообществ и условия проведения опытов	24
2.3. Методы изучения ценопопуляций	32
2.4. Эколого-физиологические методы	34
Глава 3. CO ₂ -газообмен и рост растений <i>Ajuga reptans</i> и <i>Asarum europaeum</i> в природных местообитаниях	38
3.1. Рост, накопление биомассы и ее химический состав	38
3.2. Фотосинтетическая адаптация растений к световым условиям произрастания	48
3.3. Влияние температуры на скорость видимого поглощения CO ₂ и дыхания листьев растений	54
Глава 4. Эколого-физиологические особенности растений <i>Ajuga reptans</i> при выращивании в культуре	64
4.1. Особенности структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата листьев	64
4.2. Баланс углерода, накопление биомассы и рост растений	75
Глава 5. Онтогенетическое развитие модельных видов	80
5.1. Онтогенез <i>Ajuga reptans</i>	81
5.2. Онтогенез <i>Asarum europaeum</i>	85
5.3. Особенности развития модельных видов	89
Глава 6. Характеристика ценопопуляций модельных видов	94
6.1. Ценопопуляции <i>Ajuga reptans</i> L.	94
6.2. Ценопопуляции <i>Asarum europaeum</i>	111
Заключение. Адаптация модельных видов к условиям произрастания на северной границе ареала	119
Список литературы	129

CONTENTS

Introduction	5
Chapter 1. Nemoral Species as Objects of Complex Investigations in the North	8
1.1. Nemoral Species in the European North-East	8
1.2. Phytocenology of Model Species in Different Parts of Distribution	11
1.3. Biological Characteristics, Season Rhythms of Growth and Development	13
Chapter 2. Natural and Climatic Conditions Investigation's Area, Objects and Methods	19
2.1. The Study Area Characteristic	19
2.2. Objects and Experimental Conditions	24
2.3. Study of Coenopopulations	32
2.4. Ecophysiological Study	34
Chapter 3. CO₂-Exchange and Growth of <i>Ajuga reptans</i> and <i>Asarum europaeum</i> Plants Under the Natural Conditions	38
3.1. The Growth, Biomass Accumulation and its Chemical Content	38
3.2. The Photosynthetic Adaptation of Plants to Light Conditions	48
3.3. The Effect of Temperature on the Photosynthesis and Respiration	54
Chapter 4. Ecological and Physiological Characteristics of <i>Ajuga reptans</i> plant in the Culture	64
4.1. Structural and Functional Organization of Photosynthetic Apparatus	64
4.2. Carbon balance, biomass accumulation and plant growth	75
Chapter 5. Ontogenetic Development of Model Species	80
5.1. Ontogenesis of <i>Ajuga reptans</i>	81
5.2. Ontogenesis of <i>Asarum europaeum</i>	85
5.3. Development of Model Species	89
Chapter 6. Characteristic of Coenoepopulations of Model Species	94
6.1. The Coenoepopulation of <i>Ajuga reptans</i>	94
6.2. The Coenoepopulation of <i>Asarum europaeum</i>	111
Conclusion. Adaptation of Model Species to Growth Conditions in the Northern Boundary of Its Distribution	119
References	129

Заключение

АДАПТАЦИЯ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ К УСЛОВИЯМ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

Адаптация организмов к изменяющимся условиям существования достигается путем перестройки комплекса признаков на всех уровнях биологической организации. В пределах генотипа понятие "адаптация" включает способность организма к фенотипической пластичности, т.е. возможности образовывать более чем одну альтернативную форму морфологического, физиологического состояния и (или) поведения в ответной реакции на условия среды (West-Eberhard, 1989; Williams et al., 1995; Getty, 1996). Совокупность моррофизиологических, популяционных, поведенческих и других особенностей вида обеспечивает возможность жизни в определенных условиях внешней среды.

Одним из способов выявления адаптивных реакций растений и оценки их пластичности служит сравнение моррофизиологических, биохимических и других показателей вида из различных частей его ареала.

На организменном уровне были выделены функциональные адаптации — физиологические процессы, поддерживающие гомеостаз внутренней среды организма и способствующие его нормальному функционированию в экстремальных условиях обитания; биоморфологические адаптации — структурные особенности, отражающие метаболические и функциональные изменения в ответ на воздействие среды; онтогенетические приспособления — как результат морфологических и физиологических адаптаций особи в ходе ее развития.

Функциональные адаптации. Сравнительный анализ, проведенный для растений *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* (табл. 36), показал, что на северной границе распространения в условиях среднетаежной подзоны неморальные виды характеризуются пониженной интенсивностью фотосинтеза. По скорости погло-

Таблица 36

Морфофизиологические параметры растений и популяционные характеристики модельных видов в разных частях ареала

Параметр	<i>Ajuga reptans</i>		<i>Asarum europaeum</i>	
	Зона широколистенных лесов	Подзона средней тайги	Зона широколистенных лесов	Подзона средней тайги
Физиологические характеристики				
Скорость фотосинтеза, мг $\text{CO}_2/(\text{dm}^2 \cdot \text{ч})$	6,0—9,5**	2,5—4,5	6,0—24,5****	$4,2 \pm 0,1$
Содержание хлорофилла, г/дм ²	$4,40 \pm 0,10^{***}$	$2,15 \pm 0,05$	$3,60 \pm 0,10$	$2,70 \pm 0,04$
Содержание растворимых углеводов, мг/г сырой массы	75—85**	20—30	—	5—20
Популяционные характеристики				
Элемент цепопопуляции				
Биомасса, г	3,0—3,5*	0,9—1,2	2,0—4,0*	$0,9 \pm 0,1$
Высота листьев розетки, мм	150—200*	50—160	80—120*	65—80
Площадь ассимилирующей поверхности, дм ² /годичный побег			1,5—2,0*	$1,2 \pm 0,2$
Длина корней, мм	40—80*	110—180	60—120*	60—80
Скорость вегетативного разрастания, см/год	30—50*	8—35	20—30 (50)*, (75)*****	20—27 (50)
Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков, шт/элемент в год	3—7*	0—4	1—2 (4)*, *****	0—2
Потенциальная продуктивность семенных зачатков, шт/элемент в год	100—250*	150—300	50—100*	—
Длительность онтогенеза парциального побега, лет	2—3*	До 6 и более	40—50*	Меньше
Длительность удержания территории, лет	3—4*	2—6 и более	6—10*	
Темпы развития	Нормальные*	Замедленные	Нормальные*	Нормальные
Цепопопуляция				
Возрастной спектр (доминирующая группа)	Генеративное*	Имматурное	Средневозрастные генеративные*	Ювенильные и субсенильные
Запас дниспор в почве	Высокий*	Низкий	Высокий*	Низкий
Тип самоподдержания	Семенной и вегетативный*	Ведущий — вегетативный	Семенной и вегетативный*	Ведущий — семенной
Биомасса, г/м ²	—	$3,5 \pm 1,1$	15—16,8*	$1,5 \pm 0,3$
Биомасса в скоплениях (экологическая), г/м ²	20—40*	6,3—23,2	120—180*	—

Примечание. Для зоны широколистенных лесов характеристики вида приведены по данным: * О. В. Смирновой (1987), ** М. Bachmann с соавторами (1994), *** Е. Масаровикова (1997), **** Т. К. Горыниной (1971), ***** Б. С. Сидорчука (1974). Пункт означает отсутствие данных.

щения СО₂ изученные виды гораздо ближе к растениям бореального флористического комплекса (Старостина, 1983), чем к видам широколиственных лесов (Митина, 1981).

Невысокая скорость фотосинтеза коррелировала с пониженным содержанием зеленых пигментов в листьях (см. табл. 36). Выявленная закономерность согласуется с общепринятыми представлениями об уменьшении содержания хлорофилла у тепнелюбивых растений при продвижении от экватора к полюсам, что связано со спектральным составом света. По-видимому, следует учитывать также другие факторы: дефицит необходимого для синтеза хлорофилла азота, обусловленный бедностью почв и медленным разложением опада при пониженных температурах. При низкой скорости ассимиляции СО₂ растения *Ajuga reptans*, произрастающие под пологом леса в подзоне средней тайги, накапливали вдвое меньше неструктурных углеводов, чем растения из зоны широколиственных лесов (см. табл. 36).

Световые кривые фотосинтеза (большая величина угла наклона, малые величины интенсивности радиации приспособления и светового компенсационного пункта) и соотношение хлорофиллов $a/b < 3$ в пигментном комплексе характеризуют исследованные неморальные виды как теневыносливые растения. Свойство теневыносливости закреплено в генотипе. В пользу этого свидетельствует выращивание растений *Ajuga reptans* в условиях культуры, где они адаптируются к высокой освещенности, сохраняя признаки теневыносливого вида (Дымова, Головко, 1998 б). Выявили, что в крайних условиях обитания на северной границе ареала изученный неморальный вид не способен поглощать СО₂ с высокой скоростью в освещенном лесу весной. В течение вегетации мы наблюдали сравнительно равномерный и устойчивый сезонный ход фотосинтеза листьев. Это свидетельствует о приспособленности растений к эколого-ценотическим условиям среднетаежных сообществ. Следует отметить, что в зоне широколиственных лесов неморальные виды способны развивать признаки светолюбия и фотосинтезировать с высокой интенсивностью в ранневесенний период, когда листва на деревьях еще полностью не сформировалась (Митина, 1981).

Фотосинтетический аппарат неморальных видов растений *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* хорошо адаптирован к умеренным температурам среднетаежной подзоны и способен акклиматизироваться к изменению термических условий вегетационного периода. В типичные по погодным условиям годы диапазон оп-

тимальных для фотосинтеза температур находился в пределах 8—16 °С. При насыщающей освещенности около 50 Вт/м² и оптимальной температуре листья изученных видов фотосинтезировали с максимальной скоростью 6—8 мг СО₂/(дм²·ч). При температуре 6—7 °С растения были способны ассимилировать СО₂ со скоростью 60—80 % от максимальной. При температурах выше 25 °С их фотосинтез сильно подавлялся. Показана способность к смещению температурного оптимума на 2—6 °С в соответствии с изменениями термальных условий среды. Это свидетельствует о функциональной пластичности и запасе прочности фотосинтетического аппарата.

Как и в зоне широколиственных лесов, на северной границе ареала у изученных неморальных видов сохранялось явление перезимовки с зелеными листьями. Листья были способны к фотосинтезу поздней осенью после заморозков и ранней весной после перезимовки. Старые перезимовавшие листья мало отличались от вновь сформировавшихся молодых по скорости и температурной зависимости фотосинтеза. Сохранение ассимиляционным аппаратом функциональной активности при пониженных температурах способствовало раннему началу ассимиляционной деятельности у перезимовавших листьев. Эта адаптивная стратегия обеспечивала рост растений в весенне-летний период (конец мая — начало июня).

На примере *Ajuga reptans* показано, что достижению хладоустойчивости и сохранности фотосинтетического аппарата в осенний период способствовало накопление растворимых углеводов (до 35 мг/г сырой массы) и свободных аминокислот (до 2 мг/г сырой массы). При этом ассимиляционный аппарат подвергался некоторым структурно-функциональным перестройкам, выраженным в снижении числа гран в тилакоидах (меньше 10), уменьшении размеров хлоропластов, гидролизе крахмала, частичном разрушении хлорофиллов и каротиноидов (на 25—30 %). Большое значение для выживания зимующих листьев *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* имеет тот факт, что эти неморальные травы растут в приземном слое, где они защищены снеговым покровом и лесным опадом. Адаптированность видов к отрицательным температурам позволяет им хорошо переносить осенние заморозки и зимние температуры.

Несмотря на малые скорости фотосинтеза (4—8 мг СО₂/(дм²·ч)), ассимилирующие органы исследованных видов в течение вегетации характеризовались сравнительно высоким уровнем дыхания

(1—3 мг СО₂/(г·ч)). Такие величины свойственны многим возделываемым на Севере культурным растениям (Головко, 1999). Повышенная дыхательная способность обеспечивала энергетические потребности роста растений в холодном климате.

Таким образом, выявленные на функциональном уровне физиологическая пластичность, устойчивость к неблагоприятным условиям среды и высокая степень теневыносливости обеспечивали сохранение и произрастание неморальных видов *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* в подзоне средней тайги.

Биоморфологические адаптации. По сравнению с южными северные растения *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* имели меньшие длину листьев, биомассу, площадь листовой поверхности, число столонов на парциальный побег (см. табл. 36). Известно, что распределение ресурсов у живых организмов направлено на повышение их приспособленности. Наблюданное нами уменьшение размеров растений, сокращение числа вегетирующих структур можно рассматривать как адаптивную реакцию в экотопически неблагоприятных условиях, способствующую выживанию и сохранению неморальных видов на европейском Севере.

Онтогенетические адаптации. По классификации О. В. Смирновой (1987), для *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* характерны разные темпы накопления биомассы и показатели вегетативной активности. Эти особенности развития видов обусловили разный механизм их онтогенетической реакции в неблагоприятных условиях существования на границе ареала. Снижение процессов жизнедеятельности северных растений в сочетании с неблагоприятными эдафическими условиями в естественных местообитаниях не могло обеспечить достаточно высокие интенсивность накопления биомассы и вегетативную активность *Ajuga reptans*. Это привело к замедленному полициклическому развитию большинства растений, их длительному пребыванию в имматурном возрастном состоянии. *Asarum europaeum*, вид с медленными темпами накопления биомассы и низкой вегетативной активностью, сохранял такую же скорость развития особей, как в зоне широколиственных лесов.

Изучение онтогенеза видов показало разнообразие путей развития особей, парциальных побегов и частицул *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum*. У обоих модельных видов наблюдались пропуски возрастных состояний, отмирание на разных этапах онтогенеза. Считается, что поливариантность онтогенеза повышает адаптивные возможности видов. Наши исследования показали,

что *Ajuga reptans* обладает более ярко выраженной онтогенетической адаптацией, чем *Asarum europaeum*.

Адаптации на популяционном уровне. Возрастные спектры исследованных ценопопуляций модельных видов были факультативно неполночленными, что, по-видимому, характерно для границ ареала.

Особенности онтогенетического развития *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* в районе исследований отразились на популяционном уровне в базовых возрастных спектрах. Исследования показали четко выраженное омоложение популяции *Ajuga reptans* на северной границе ареала по сравнению с зоной широколиственных лесов. В подзоне средней тайги вид имел левосторонний спектр, который отличался от его характерного спектра с доминированием генеративной возрастной группы. Преобладание многолетних имматурных рамет в весенних спектрах ценопопуляций было вызвано их полициклическим развитием. Это указывает на неблагоприятные условия для развития вида в мелколиственных и смешанных хвойно-мелколиственных сообществах подзоны средней тайги.

Базовый возрастной спектр *Asarum europaeum* в подзоне средней тайги также отличался от характерного для этого вида спектра. В нем доминировали ювенильные особи и стареющие партикулы, тогда как в более южных районах — средневозрастные генеративные растения.

Возрастная структура ценопопуляций модельных видов, низкая вегетативная активность их генет и рамет, снижение скорости смены поколений *Ajuga reptans* оказывали отрицательное влияние на поддержание численности видов и обусловили уменьшение их репродуктивного давления на границе ареала. Вместе с тем в районе исследований выявлено изменение значимости разных типов размножения модельных видов. У *Asarum europaeum* ведущая роль в самоподдержании его ценопопуляций переходит к семенному, у *Ajuga reptans* — к вегетативному размножению, которое требует меньше энергозатрат и способствует более высокой выживаемости потомства.

Адаптации на биоценотическом уровне. Одна из сторон адаптации вида к условиям существования — его поведение, или жизненная стратегия. Существует несколько классификаций типов поведения растений (Раменский, 1971; Grime, 1979; Миркин, 1983; Смирнова, 1987). Основой служат три основных типа стратегии — конкурентоспособность, толерантность и реактивность.

В зоне широколиственных лесов с экотопически благоприятными условиями для модельных видов определены частные и общие, фитоценотически значимые, свойства их поведения (Смирнова, 1987). *Ajuga reptans* относится к видам с реактивной жизненной стратегией, для которых характерны минимальная скорость удержания территории, активное размножение и большая скорость захвата новых местообитаний. *Asarum europaeum* — вид с толерантным типом поведения, для него характерно медленное разрастание и длительное существование на одном месте. Выявление изменений частных свойств поведения модельных видов с разной жизненной стратегией на северной границе ареала позволило нам определить адаптации на ценотическом уровне.

В подзоне средней тайги наблюдали уменьшение биомассы и высоты ассимилирующей поверхности элементов ценопопуляций *Ajuga reptans*, замедление темпов их развития, увеличение сроков удержания раметами территории до 2—6 лет и более (см. табл. 3б). Захват новых площадей осуществлялся не со столь активной скоростью, как в зоне широколиственных лесов. Это свидетельствует о снижении реактивных свойств жизненной стратегии *Ajuga reptans* и увеличении толерантности в поведении вида на северной границе его ареала под влиянием неблагоприятных эколого-фитоценотических условий. Признаки толерантности вида в наибольшей степени выражены в спелых осинниках, березняках, смешанных хвойно-мелколиственных сообществах, в наименьшей — в нарушенных сообществах (сенокосные луга, придорожные насыпи, вырубки).

Другой модельный вид — *Asarum europaeum* — оказался менее зависимым от условий произрастания в подзоне средней тайги. Несмотря на выявленные структурно-функциональные перестройки ассимиляционного аппарата и физиологическую пластичность, показатели частных свойств поведения *Asarum europaeum* незначительно отличались от таковых в зоне широколиственных лесов. Толерантный вид в неблагоприятных условиях на границе ареала при наложении экологической патиентности (толерантности) сохранил свою жизненную стратегию.

Исследования показали значительное уменьшение ценотической роли модельных видов на северной границе их распространения. Вследствие низкого уровня метаболической активности, замедленного развития, биомасса популяций *Ajuga reptans* и *Asarum europaeum* в фитоценозах подзоны средней тайги оказалась значительно ниже, чем в зоне широколиственных лесов.

Таким образом, впервые на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях выявлены адаптивные признаки, обеспечивающие сохранение в природных местообитаниях и выживание неморальных травянистых растений в подзоне средней тайги. Виды приспособились к условиям Севера благодаря физиологической пластичности, адаптации фотосинтетического аппарата к световым и температурным особенностям хвойно-мелколиственных лесов, устойчивости к действию пониженных температур. Способность к поливариантности развития и длительному пребыванию впрегенеративном состоянии (*Ajuga reptans*) позволяет им поддерживать свою численность в условиях, где процессы жизнедеятельности не могли обеспечить высокие темпы накопления биомассы и приводили к уменьшению размеров растений, числа вегетирующих структур, низкой активности семенного и вегетативного размножения.

Среди неблагоприятных факторов, ограничивающих распространение неморальных видов на севере и северо-востоке, ранее были отмечены недостаток тепла в период вегетации, промерзание почв и неспособность неморальных видов переносить суровые зимы (Горчаковский, 1968), подзолистые и бедные почвы (Морозов, 1928), конкуренция за элементы почвенного питания (Карпов, 1969), изменения климата (Мартыненко, 1976) и другие причины. Наши исследования позволили выделить функционально важные факторы для развития *Ajuga reptans*. Выращивание растений в культуре показало, что в подзоне средней тайги вид способен к ускоренному развитию в условиях высокой освещенности и при отсутствии конкуренции за факторы среды (Дымова, Головко, 1998 б). Это свидетельствует о том, что сравнительно низкие температуры и короткий вегетационный период не являются основными ограничивающими факторами для роста, развития и дальнейшего распространения вида. Вероятно, особенности развития *Ajuga reptans* в местах естественного произрастания обусловлены сочетанием неблагоприятных эдафических условий (бедность подзолистых почв) и конкуренцией с другими видами за элементы питания. Это согласуется с экспериментальными данными В. Г. Карпова (1969) о факторах, ограничивающих распространение неморальных видов в подзонах южной и средней тайги. Как основной фактор он выделял корневую конкуренцию за элементы питания.

Анализ взаимосвязи растение—среда позволяет дать прогноз относительно поведения исследованных видов в условиях ожидаемых глобальных изменений климата. Основываясь на структурно-функциональных характеристиках и физиологической пластичности, можно полагать, что ожидаемое потепление климата, которое в северных широтах может составить 3—7 °С, и удвоение концентрации CO₂ в атмосфере будут благоприятны для фотосинтетической функции, а следовательно, роста и развития растений. Наряду с этим изменение эколого-ценотических условий в сторону улучшения плодородия почв или антропогенные нарушения растительности, снимающие фактор конкуренции, будут способствовать увеличению численности модельных видов в подзоне средней тайги.

В целом комплексное изучение процессов жизнедеятельности растений позволило выявить адаптации неморальных видов на разных уровнях организации и дать прогноз поведения видов при изменениях климата и возрастающей антропогенной нагрузке на природные сообщества.