

**В.П. Мартыненко,
Л.Б. Дмитрук**

**ОСНОВЫ
ФИТОЦЕНОЛОГИИ**

Учебно-методический комплекс

2009

УДК 581.2(075.8)
ББК 28.581.8я73
М29

Авторы: доцент кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **В.П. Мартыненко**; старший преподаватель кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **Л.Б. Дмитрук**

Рецензент:
заведующий кафедрой ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук,
доцент *Л.М. Мерзвинский*

Учебно-методический комплекс «Основы фитоценологии» содержит курс лекций, программу, контрольные тесты и вопросы к зачету.

Предназначен для студентов биологического факультета.

УДК 581.2(075.8)
ББК 28.581.8я73

© Мартыненко В.П., Дмитрук Л.Б., 2009
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Программа курса «Основы фитоценологии»	6
Лекционный курс	9
Введение в фитоценологию	9
I. Взаимоотношения между растениями и их консортами	12
1. Взаимоотношения между растениями и грибами	12
1.1. <i>Взаимоотношения растений с грибами-паразитами</i>	13
1.2. <i>Симбиотические взаимоотношения растений с грибами (микосимбиотрофия)</i>	13
1.3. <i>Взаимоотношения растений с сапротрофными грибами</i>	16
2. Взаимоотношения растений с прокариотами	16
2.1. <i>Взаимоотношения растений с бактериями</i>	16
2.2. <i>Симбиоз растений с азотфиксирующими актиномицетами</i> ..	18
2.3. <i>Консортивные связи растений с цианобактериями (цианеями, сине-зелеными водорослями)</i>	18
3. Консортивные связи сосудистых растений с другими сосудистыми растениями	19
3.1. <i>Консортивные связи автотрофных растений с паразитными цветковыми растениями</i>	19
3.2. <i>Консортивные связи растений с эпифитами</i>	20
3.3. <i>Консортивные связи растений с лианами</i>	21
4. Взаимоотношения между растениями и животными	22
4.1. <i>Влияние фитофагов, поедающих вегетативные органы растений</i>	23
4.2. <i>Влияние фитофагов, поедающих генеративные органы растений</i>	23
4.3. <i>Влияние опылителей</i>	24
4.4. <i>Распространение зачатков растений (диаспор) животными (зоохория)</i>	24
4.5. <i>Механическое воздействие животных на растения</i>	25
5. Трансбиотические взаимоотношения	27
6. Значение воздействия животных на растения для организации фитоценозов	28
II. Взаимоотношения между растениями в фитоценозе	29
1. Контактные взаимоотношения	29
2. Трансбиотические взаимоотношения	30
2.1. <i>Конкуренция между растениями за необходимые для них ресурсы</i>	30
2.2. <i>Аллелопатия как фактор трансбиотического воздействия одного растения на другое</i>	32
3. Совокупное воздействие растений, входящих в фитоценоз, на экотоп	34
III. Организация фитоценозов	37
1. Состав фитоценозов	37
1.1. <i>Флористический состав фитоценозов</i>	37
1.2. <i>Экобиоморфный состав фитоценозов</i>	38
1.3. <i>Различия в ценотической значимости видов</i>	39

2.	Внутриценозные структурные образования	40
2.1.	<i>Фитоценотические популяции</i>	40
2.2.	<i>Синузии</i>	42
2.3.	<i>Мозаичность</i>	43
3.	Структура фитоценозов	44
3.1.	<i>Вертикальное распределение массы органов растений в фитоценозе</i>	44
3.2.	<i>Ярусность</i>	45
3.3.	<i>Фитоценотические горизонты</i>	45
4.	Изменчивость фитоценозов	46
4.1.	<i>Суточная изменчивость</i>	46
4.2.	<i>Сезонная изменчивость</i>	47
4.3.	<i>Флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов)</i>	48
IV.	Смены фитоценозов во времени (сукцессии)	50
1.	Первичные сукцессии	50
1.1.	<i>Изменение условий произрастания растений при первичных сукцессиях</i>	52
2.	Вторичные сукцессии	53
3.	Типы сукцессий	54
3.1.	<i>Сингенез</i>	54
3.2.	<i>Эндозоогенетические (автогенные) сукцессии</i>	55
3.3.	<i>Экзогенные (аллогенные) смены</i>	56
3.4.	<i>Антропогенные (антропогенные) смены</i>	57
V.	Классификация растительности	63
1.	Ассоциация – основная единица растительности	64
2.	Основные подходы к классификации растительности	66
2.1.	<i>Экологические классификации</i>	66
2.2.	<i>Физиономически-экологические классификации</i>	66
2.3.	<i>Филоценогенетические (историко-генетические) классификации</i>	67
2.4.	<i>Флористические классификации</i>	68
VI.	Методы изучения растительности	69
1.	Изучение растительности по профилю	69
2.	Изучение растительности с помощью картографии	69
3.	Геоботаническое описание фитоценоза	69
	Литература	73
	Контрольные тесты	75
	Тест 1. Введение	75
	Тест 2. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах	78
	Тест 3. Состав фитоценозов	84
	Тест 4. Структура фитоценозов	88
	Тест 5. Динамика фитоценозов	95
	Тест 6. Классификация растительности	101
	Ответы на тестовые задания	
	Вопросы к зачету	106

ВВЕДЕНИЕ

Учебно-методический комплекс «Основы фитоценологии» содержит курс лекций, программу, контрольные тесты.

Данное издание состоит из введения и шести разделов.

Во «Введении» рассматриваются такие понятия, как «фитоценоз», «биоценоз», «биогеоценоз», «консорция».

В первом разделе «Взаимоотношения между растениями и их консортами» приводятся сведения о взаимоотношениях растений с грибами, бактериями, водорослями и животными.

Второй раздел освещает взаимоотношения между растениями в фитоценозах при их совместном произрастании.

В третьем разделе «Организация фитоценозов» рассматриваются состав фитоценозов, ценотическая значимость видов в нем, структура и изменения фитоценозов.

В четвертом разделе «Смены фитоценозов во времени» приведены сведения о первичных и вторичных сукцессиях, а также о роли антропогенных факторов в смене растительного покрова.

Пятый раздел «Классификация растительности» посвящен рассмотрению основных подходов к классификации растительного покрова.

В заключительном шестом разделе «Методы изучения растительности» дана информация об основных методических приемах изучения растительного покрова.

ПРОГРАММА КУРСА «ОСНОВЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ»

Введение в фитоценологию

Фитоценология как наука. Понятия «фитоценоз», «биоценоз», «биогеоценоз», «экосистема». Взаимосвязь компонентов биогеоценоза. Консорций – структурная единица фитоценоза.

Взаимоотношения между растениями и их консортами: взаимоотношения между растениями и грибами-паразитами.

Симбиоз растений с грибами (симбиотрофия). Типы микориз. Значение симбиотрофии.

Связь растений с сапротрофными грибами. Взаимоотношения растений с прокариотами. Симбиоз растений с бактериями. Консортивные связи растений со свободноживущими бактериями. Симбиоз растений с азотфиксирующими актиномицетами. Симбиоз бактерий с не бобовыми растениями. Консортивные связи растений с цианобактериями.

Консортивные связи автотрофных растений с сосудистыми растениями. Связь растений с паразитными цветковыми растениями. Связь растений с эпифитами, лианами.

Взаимоотношения между растениями и животными. Непосредственные воздействия животных на растения. Растения хищники. Фитофаги, а также паразиты, обитающие внутри растений. Влияния на растения фитофагов. Поедание фитофагами вегетативных и генеративных органов растений. Влияние на растения опылителей.

Распространение животными зачатков растений: эпизоохория, синзоохория, эндозоохория.

Механическое воздействие животных на растение. Вытаптывание. Влияние на растения деятельности землероев. Влияние животных на растения в результате отложения экскрементов.

Роль почвенных беспозвоночных в разложении и минерализации отмерших растений.

Трансабиотические отношения между растениями и животными.

Значение воздействия животных на растения для организации фитоценоза. Влияние фитофагов и опосредованное воздействие хищников на растительный покров. Причины массового размножения фитофагов. Влияние чужеродных консортов на растения. Отсутствие консортов – фитофагов как фактор размножения некоторых заносных растений. Приспособления у растений, способствующие их выживанию в борьбе с животными консортами.

Взаимоотношения между растениями в фитоценозах

Контактные взаимоотношения между растениями. Трансабиотические взаимодействия между растениями.

Конкуренция. Внутривидовая и межвидовая конкуренция. Произрастание некоторых охраняемых растений на границах ареалов. Корневая конкуренция между растениями. Аллелопатия как фактор воздействия одних растений на другие в фитоценозах. Благоприятное воздействие одних видов растений на поглощение другими видами элементов минерального питания.

Совокупное воздействие растений, формирующих фитоценоз, на экотоп – образование фитосреды. Влияние растений в фитоценозе на свет, тепло, водный режим, почву, ветер.

Организация фитоценозов

Флористический состав фитоценозов. Флористическая полноценность и неполноценность фитоценоза.

Различия в ценотической значимости видов в фитоценозах: доминанты, эдификаторы, ассектаторы. Подход Л.Г. Раменского к выделению фитоцено типов.

Ценотические популяции. Группа особей, находящихся в состоянии первичного покоя, виргинильные, генеративные и сенильные особи. Значение разнообразия состава ценопопуляций. Типы и состояние ценотических популяций.

Структура фитоценозов. Вертикальное распределение органов растений в пространстве. Ярусы, слои, горизонты. Синузии – структурные части фитоценозов. Мозаичность и микрогруппировки. Причины мозаичности растительного покрова.

Изменчивость фитоценозов. Сезонная изменчивость структуры и динамики фитоценозов. Разногодичная изменчивость (флуктуации). Причины флуктуаций. Экологические, фитоциклические, зоогенные, фитопаразитные и антропогенные флуктуации. Значение изучения флуктуаций. Возрастное изменение фитоценозов.

Смены фитоценозов во времени

Первичные сукцессии. Миграция, приживание растений. Изменение условий произрастания растений при первичных сукцессиях.

Вторичные сукцессии.

Сукцессии. Понятие о сукцессиях. Классификация сукцессий. Смены фитоценозов по развитию во времени – вековые, длительные, быстрые. Смены растительности по динамическим потенциям – сменяемые эндодинамические, экзодинамические и смешанные. Сингенез, эндоэкогенез и экзоэкогенез как типы сукцессий по В.Н. Сукачеву.

Экогенные смены. Антропогенные смены. Воздействие огня на лесные и луговые фитоценозы. Осушение, орошение, выпас скота, рекреационные, техногенные сукцессии, зоогенно-климатогенные, эдафогенные сукцессии.

Классификация растительности. Значение классификации растительных сообществ. Различные подходы к классификации. Способы наименований ассоциаций. Экологические и физиономически-экологические классификации. Динамически-генетические классификации. Филоценогенетические классификации. Флористические классификации.

Методы изучения растительного покрова. Методы изучения лесных фитоценозов. Установление формулы древостоя. Учет проективного покрытия и обилия для травяного яруса.

Особенности изучения растительности лугов и водной макрофитной растительности. Продуктивность и продукция фитоценоза.

ЛЕКЦИОННЫЙ КУРС

ВВЕДЕНИЕ В ФИТОЦЕНОЛОГИЮ

По Б.А. Быкову фитоценология есть наука о растительных сообществах или фитоценозах, об их строении и внутренних взаимосвязях, а также их взаимодействии с внешней средой. Фитоценология является частью геоботаники – учения о растительном покрове земного шара, включающей в себя также и ботаническую географию.

Существуют многочисленные определения фитоценоза. Одним из лучших следует считать определение, данное В.Н. Сукачевым (1954): «фитоценозом, или растительным сообществом надо называть всякую совокупность... растений, обитающих на данном однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями, как между собой, так и условиями местообитания и поэтому создающими свою особую среду, фитосреду».

Фитоценоз является частью биогеоценоза. В.Н. Сукачев дает следующее определение биогеоценоза: «Биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии».

По В.Н. Сукачеву биогеоценоз – биокосная система, состоящая из косной среды – экотопа и организмов, образующих биоценоз. Экотоп состоит из климатопа (атмосферы) и эдафотоп (почвенно-грунтовых условий). В состав биоценоза входят: растительность (фитоценоз), животные (зооценоз) и микроорганизмы (микробоценоз). Взаимодействие организмов в биоценозе происходит не на уровне ценозов, а на уровне особей или видовых популяций. Поэтому необходимо подчеркнуть, что биоценоз состоит из двух функционально различимых трофических групп – автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофы в биоценозе представлены преимущественно фототрофами – главным образом растениями. Значение хемотрофов как продуцентов органического вещества в наземных биоценозах ничтожно. Достаточно часто хемотрофы получают энергию в результате окисления соединений, созданных автотрофами.

Гетеротрофы – животные, бактерии, грибы, актиномицеты, паразитные и сапротрофные растения используют энергию органических веществ, созданных автотрофами. Различают следующие группы гетеротрофов, связанных с растениями энергетически:

а) биотрофы (фитофаги, фитопаразиты, симбиотрофы), использующие в качестве энергии живые органы растений;

б) эккрисотрофы, потребляющие прижизненные органические выделения растений;

в) сапротрофы, для которых источником энергии являются отмершие органы растений.

Гетеротрофы не в состоянии существовать без автотрофов, а автотрофы – без гетеротрофов, которые в процессе жизнедеятельности осуществляют минерализацию отмерших органов растений, а некоторые из них – фиксацию атмосферного азота.

Границы биогеоценозов в горизонтальном направлении очерчены границами фитоценозов. Вертикальная граница определяется высотой надземных органов растений и глубиной проникновения их подземных органов. В лесном биогеоценозе вертикальная граница не подвержена сезонным изменениям. В травяных биогеоценозах происходят сезонные изменения объема надземной массы в результате скашивания или выпаса скота.

В зарубежной литературе вместо термина «биогеоценоз» часто используется термин «экосистема». Однако экосистема – понятие более широкое, чем биогеоценоз, так как границы биогеоценоза очерчены границами фитоценоза. Гниющий в лесу пень, пруд, озеро, лес – экосистемы. Совокупность биогеоценозов входит в состав биосферы и, как считает Т.А. Работнов, образует особую геосферу – фототрофосферу, так как споры и пыльца грибов и растений распространены за ее пределами.

На взаимоотношения между растениями в фитоценозах влияют гетеротрофы – бессменные участники биогеоценозов (прокариоты, грибы, животные). В связи с этим необходимо иметь представления о консорциях – тех структурных единицах биоценозов, в которых автотрофы объединены с другими организмами. Представление о консорциях в их современном понимании было введено В.Н. Беклемишевым (1951) и Л.Г. Раменским (1952).

Консорция, по В.Н. Беклемишеву и Л.Г. Раменскому, состоит из центрального ядра (детерминанта консорции), образованного фитоценотической популяцией автотрофного неэпифитного вида растений, и связанных с ним трофическими или топическими связями организмов. Ядро консорции представлено ценотической популяцией в пределах конкретного фитоценоза. Организмы, топически или трофически связанные с ядром консорции, образуют ряд концентров. Первый концентр формируют консорты, непосредственно связанные с автотрофом или только трофически (фитофаги), или и трофически и топически (паразиты, эндобионты, симбионты), или только топически (эпифиты, лианы, животные, гнездящиеся на детерминантах). Эндобион-

ты, фитопаразиты и симбионты получают от растений вещества и энергию, а выделяют в их ткани свои метаболиты.

Трофически связанные с автотрофным детерминантом консорты первого концентра получают от живых и мертвых растений либо энергию и вещества (фитофаги, фитопаразиты, сапротрофы), либо только энергию (микоризообразующие грибы), либо только вещество (полупаразиты), а также их прижизненные выделения.

В состав консортов первого концентра входят биотрофы, сапротрофы и эккрисотрофы.

Биотрофы не только потребляют органическое вещество живых органов автотрофов, но и частично минерализуют его, что проявляется в выделении CO_2 , воды, других газов и некоторых минеральных солей. Следовательно, биотрофы частично проявляют себя как редуценты. Группу биотрофных консортов первого концентра формируют животные – фитофаги, фитопаразиты (грибы, бактерии, актиномицеты, вирусы, цветковые растения), симбионты.

Сапротрофы в процессе своей жизнедеятельности осуществляют минерализацию органического вещества отмерших органов растений и создают гумус.

Сапротрофные консорты первого концентра представлены в основном почвенными животными-сапрофагами (дождевые черви), грибами, бактериями, актиномицетами. Они осуществляют минерализацию отмерших органов автотрофов, обеспечивая растения доступными формами минерального питания, а также выделяют в почву продукты жизнедеятельности, оказывающие на растения положительное или отрицательное воздействие. Такие сапротрофы, как черви, способствуют улучшению аэрации почвы, создают прочную комковатую структуру и благоприятные условия для минерализации органических веществ микроорганизмами.

Эккрисотрофные консорты – бактерии, грибы, актиномицеты участвуют в детоксикации корневых выделений, а также метаболитов почвенных сапротрофов.

Второй концентр формируют зоофаги, зоопаразиты, микофаги, бактериофаги, сапротрофы второго порядка. Для консортов второго концентра источником энергии и вещества являются организмы первого концентра (фитофаги, фитопаразиты, сапротрофы) как живые, так и отмершие. Консорты второго и последующих концентров, хотя и не связаны непосредственно с автотрофными детерминантами, но оказывают на них косвенное влияние, регулируя численность фитофагов и фитопаразитов. В данном случае примечателен пример, приведенный Ч. Дарвином в работе «Происхождение видов», о зависимости произрастания клевера от кошек: клевер расселяется семенами, семена образуются в результате опыления его цветков шмелями, мыши поедают соты и разрушают гнезда шмелей, кошки поедают мышей.

Взаимоотношения между организмами в биоценозах сложны. Например, хищники (медведь, куница) одновременно входят в состав первого и второго концентров, так как поедают плоды и корневища растений. В процессе естественного отбора в состав биоценозов вошли виды, способные существовать совместно в определенных условиях среды. Сформировались разнообразные взаимоотношения между компонентами биоценозов. С появлением человека произошла значительная перестройка взаимоотношений между организмами в биогеоценозах.

I. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ И ИХ КОНСОРТАМИ

Растения представляют собой весьма гетерогенную систему, поэтому в консорции автотрофных растений может входить большое число консортов. Подсчитано, что в состав консорции березы повислой и пушистой входит 91 вид паразитных и 36 – микоризообразующих грибов, 46 видов эпифитных лишайников, 7 видов эпифитных печеночников, 16 видов листовых мхов, 8 видов птиц, 9 видов млекопитающих – всего 803 вида. В состав любой консорции помимо ее детерминанта – автотрофного самостоятельно существующего организма – входит различное число видов – консортов. Между растениями и непосредственно связанными с ними консортами возникают три типа взаимоотношений:

- а) оказывающие отрицательное воздействие на растения, но выгодные для консортов (фитофаги, фитопаразиты);
- б) взаимовыгодные (мутуалистические) как для растений, так и для их консортов (симбиоз);
- в) выгодные для консортов, но не оказывающие сколь-либо значительного воздействия на растения (комменсализм).

1. Взаимоотношения между растениями и грибами

Грибы широко распространены в наземных биоценозах, входя, вероятно, в состав всех биоценозов. Они представлены паразитами, симбиотрофами, эккрисотрофами и сапротрофами. Грибы встречаются на почвах различной реакции, от кислой до нейтральной. Большое значение для них имеет влажность почвы и воздуха. В районах с теплым влажным климатом число видов грибов в биогеоценозе обычно значительно выше.

1.1. Взаимоотношения растений с грибами-паразитами

Грибы паразитируют как на надземных органах растений, так и на подземных частях (стебли, генеративные органы, корневая система). Паразитами растений являются грибы всех классов и отделов.

Степень поражения растений зависит от вида растения, возраста, типа леса. Наиболее устойчивы к грибам-паразитам средневозрастные растения. В группу устойчивых к поражению грибами относятся папоротники, плауны, хвощи, кислица, черника, седмичник европейский и др.

Для борьбы с грибами-паразитами растения выработали три «линии защиты»:

1) выделение растениями фунгицидных и бактерицидных веществ. Эфирноносные растения (сем. Яснотковые) достаточно устойчивы к грибам-паразитам;

2) особенности наружных покровов вегетативных органов растений (кутикула, опушение, глубоко расположенные устьица), затрудняющие проникновение инфекции внутрь растений;

3) химический состав и особенности метаболизма клеток, обуславливающие гибель инфекции при проникновении ее в ткани растений. Некоторые виды растений при поражении их грибными паразитами выделяют особые защитные вещества – фитоалексины. Они выявлены у бобовых, пасленовых, маревых, мальвовых, зонтичных, астровых и др., но не обнаружены у злаков.

Различия в поражении растений паразитическими грибами зависят от времени года, влажности воздуха и почвы, температуры, освещения, реакции почвы, аэрации, обеспеченности растения элементами минерального питания. Ржавчинные грибы массово размножаются в условиях повышенной влажности. Мучнисторосяные грибы (фитофтора) – при сокращении фотопериода.

Растения, обитающие в воде (гигрофиты), по-видимому, не имеют или почти не имеют в числе своих консортов грибных паразитов, поскольку вода не является для них благоприятной средой обитания.

В результате сопряженной эволюции местные растения поражаются грибами меньше, чем интродуцированные. Заносные грибы могут приносить вред, который приводит к выпадению из растительного покрова некоторых видов. Так, североамериканский вид каштана (*Castanea dentata*) в течение 20 лет погиб в результате поражения занесенным из восточной Азии грибом *Endothia parasitica*. На родине этот гриб не приносит существенного вреда местным видам каштана. В результате дубово-каштановые и дубово-гикориево-каштановые леса превратились в дубовые и дубово-гикориевые.

1.2. Симбиотические взаимоотношения растений с грибами (микосимбиотрофия)

Микосимбиотрофия – наиболее широко распространенная форма симбиотических связей растений с гетеротрофами. Результаты исследований свидетельствуют о том, что симбиоз растений с грибами распространен во всех основных природных зонах. В России микориза отмечена у всех голосеменных растений и у 77,5% покрытосемен-

ных. Установлена тенденция увеличения микоризных растений от приполярных районов к умеренному поясу, что связано с лучшим обеспечением теплом и влагой. Число микоризных видов велико в степях (80–90%), но заметно уменьшается в песчаной пустыне (13%). Микосимбиотрофия широко распространена среди растений тропиков.

Микориза выявлена у растений, относящихся ко всем жизненным формам. Она выявлена у мохообразных. Свойственна всем сапротрофным растениям. Симбиоз растений с грибами широко распространен у растений мезофитов. Микоризные растения отмечены на почвах с pH от 2,9 до 8,0.

Микориза отсутствует или слабо выражена у крестоцветных (капустных), маковых, маревых, амарантовых, осоковых, ситниковых, рдестовых, рогозовых. Микоризы нет у насекомоядных и паразитных растений.

Различают четыре типа микориз: везикулярно-арбускулярную эндомикоризу; чехольчатую эктомикоризу; эрикоидно-арбутоидную и микоризу орхидных.

Везикулярно-арбускулярная микориза – наиболее широко распространенный тип микосимбиотрофизма. Около 80% микоризных видов растений относятся к везикулярно-арбускулярному типу.

При везикулярно-арбускулярной микоризе гифы гриба проникают внутрь клеток корня, где образуют везикулы (вздутия) и арбускулы (древовидные разветвления). Грибы, образующие подобного типа микоризу, относятся к порядку эндогеновые из класса зигомицеты.

Растений с чехольчатой эктомикоризой значительно меньше, всего около 5000 видов. Чехольчатая микориза встречается примерно у 11,4% видов микоризных растений и свойственна многим видам деревьев бореального и умеренного климата, произрастающим на территории бывшего СССР. Чехольчатая микориза образуется на молодых не опробковевших корнях растений. Чехол из гиф гриба покрывает поверхность корня. Гифы проникают в межклетники, разветвляясь в них и образуя так называемую сеть Гартига. В почве гифы образуют мицелий, на котором могут формироваться плодовые тела грибов. Чехол из грибницы является эффективным органом, поглощающим воду и минеральные соли. Иногда его масса может достигать до 40% от массы корня (у бука). Для сосны обыкновенной и ели обыкновенной известно более 100 видов грибов симбионтов. Грибы симбионты получают от растений углеводы, витамины (тиамин). Гриб обеспечивает растение элементами минерального питания (азотом, фосфором). Он не увеличивает содержание фосфора и азота в почве, а обеспечивает более эффективное их использование. Грибы снабжают растения некоторыми микроэлементами, витаминами, никотиновой и пантотеновой кислотой. Они могут поглощать воду из почти сухой почвы.

Эрикоидно-арбутоидная микориза обнаружена примерно у 2000 видов растений, она характерна для растений сем. Брусничные (*Vacciniaceae*) и рода вереск из сем. Вересковые (*Ericaceae*). Грибной симбионт относится к аскомицетам.

Орхидные имеют микоризу особого типа, функционально резко отличающуюся от микориз других типов. Гифы гриба проникают внутрь клеток корня, где образуют клубни и лизируются. Грибной симбионт обеспечивает растение углеводами в течение пребывания растения в сапротрофном состоянии. Семена орхидных в природных условиях прорастают благодаря воздействию грибного симбионта. Длительность симбиоза у ятрышника обожженного достигает 10–15 лет.

Косвенным доказательством значения микосимбиотрофии можно признать установленную И.А. Селивановым для многих фитоценозов лучшую выраженность микоризы у преобладающих видов растений, чем у недоминантов. В процессе сопряженной эволюции возник тройственный симбиоз растения, микоризообразующего гриба и азотфиксатора (бактерии, актиномицеты), в котором все компоненты получают выгоду: растение – в результате лучшего обеспечения фосфором и азотом; азотфиксатор – из-за улучшения обеспечения фосфором, а гриб – азотом.

Исходя из положения о том, что основное значение грибного симбионта заключается в улучшении обеспечения растений фосфором, можно высказать предположение о причинах отсутствия микоризы примерно у 20% сосудистых растений. Очевидно, что микосимбиотрофия могла возникнуть лишь в условиях произрастания растений на почвах, бедных растворимыми фосфатами, и только там, где были грибы, способные вступить в симбиоз с растениями. Можно предположить, что в результате сформировались следующие группы безмикоризных растений:

1) возникшие в условиях обильного обеспечения доступными фосфатами, произрастающие на богатых почвах (крапива двудомная);

2) возникшие в водной среде (гидрофиты) или в условиях насыщенных водой субаквальных почв (гелофиты), где фосфаты находятся в растворе, а не в твердой фазе и потому отсутствует стимул для симбиоза с грибом;

3) развившие способность без помощи гриба использовать труднорастворимые фосфаты, что, возможно, произошло из-за отсутствия необходимых грибных симбионтов или соответствующих условий (люпин, горчица, гречиха); в процессе сопряженной эволюции с фитофагами и паразитными организмами для защиты против них развившие способность синтезировать и накапливать в своих тканях вещества, отрицательно воздействующие на грибной компонент;

5) сформировавшиеся в условиях внешней среды, неблагоприятной для микоризообразующих грибов (низкие температуры, недостаток воды, высокое содержание солей в почве);

б) паразитные и насекомоядные растения, получающие элементы минерального питания от растений-хозяев или от членистоногих.

1.3. Взаимоотношения растений с сапротрофными грибами

Сапротрофные грибы входят в состав всех типов наземных биоценозов. Функцию разложения и минерализации отмерших органических остатков они осуществляют совместно с бактериями и животными. Особенно велика роль грибов сапротрофов в разложении отмерших растительных остатков опада лесных фитоценозов. Грибы разлагают клетчатку и лигнин. В разрушении целлюлозы участвуют аскомицеты и дейтеромицеты, а лигнина – базидиомицеты.

Грибы совместно с бактериями осуществляют аммонификацию, а на очень кислых почвах они могут быть единственными организмами, участвующими в процессе нитрификации.

Было неоднократно отмечено улучшение роста луговых трав в пределах «ведьминых колец», образованных плодовыми телами базидиомицетов, что, вероятно, связано с увеличением содержания нитратов в почве.

Грибы, обитающие в почве, улучшают структуру почвы, интенсивно разлагают и минерализуют органическое вещество почвы, выделяют антибиотики и токсические для растений вещества.

2. Взаимоотношения растений с прокариотами

Среди бактерий, актиномицетов, цианобактерий (сине-зеленых водорослей) имеются виды, способные связывать атмосферный азот (диазотрофы). В этом проявляется специфическое и очень большое значение прокариотов как компонентов биоценозов.

2.1. Взаимоотношения растений с бактериями

Бактерии в биоценозах представлены симбионтами, эккрисотрофами, сапротрофами и паразитами. Бактерии имеют большое значение как азотфиксаторы и как организмы, обеспечивающие разложение и минерализацию отмерших органов растений, трупов, экзuviaев и экскрементов животных. Известны следующие симбиотические связи растений с бактериями: бобовых с клубеньковыми бактериями *Rhizobium*, небобовых растений с бактериями, образующими на корнях клубеньки; растений с бактериями, образующими на листьях желвачки.

Симбиоз бобовых растений с клубеньковыми бактериями. При обобщении результатов исследований у 1285 видов растений порядка бобовых было обнаружено, что клубеньки на корнях отсутствуют у 77,4% видов цезальпиниевых, у 13% видов мимозовых и у 7% бобовых.

Отсутствие клубеньковых бактерий на корнях происходит по ряду причин: неблагоприятные условия для образования клубеньков, отсутствие в почве рас бактерий, способных вступать в симбиоз с данным видом бобовых.

Установлено, что многочисленные мелкие белые клубеньки на боковых корнях травянистых бобовых растений образованы малоэффективной расой клубеньковых бактерий. Крупные, окрашенные в розовый цвет клубеньки на главном корне обычно формируются активной расой клубеньковых бактерий, энергично усваивающих азот.

В процессе сопряженной эволюции и естественного отбора возникло много рас клубеньковых бактерий, способных вступать в симбиоз с определенными видами бобовых.

Различные расы бактерий отличаются различной эффективностью усвоения азота. Это зависит от условий среды (высокая кислотность почвенного раствора, плохая аэрация, высокое содержание растворимого алюминия, низкая температура, обеспеченность почвы фосфором, калием, кальцием, молибденом, серой, водой и т.д.). Фиксация атмосферного азота клубеньковыми бактериями снижается по мере увеличения содержания в почве минеральных форм азота (NO_3 , NH_4). Количество азота, фиксируемого клубеньковыми бактериями, зависит от структуры фитоценоза и от особенностей погодных условий данного вегетационного периода.

В Новой Зеландии, Ирландии на юге Англии количество азота, фиксируемого клубеньковыми бактериями, колеблется от 150 до 300 кг/га. В условиях средней полосы России эта величина равна 30–50 кг/га, но на посевах бобовых иногда достигает 200 кг/га. Злаки высевают совместно с бобовыми растениями по той причине, что последние при жизни выделяют в почву значительное количество азотсодержащих соединений.

Консортивные связи растений со свободноживущими азотфиксирующими бактериями. Свободноживущими бактериями почвы являются азотобактер, клостридий, клебсиелла и бейеринкия. Азотфиксаторы поселяются в почве, в ризосфере растений. Энергию для жизни и фиксации атмосферного азота они черпают из корневых выделений растений и органического вещества почвы. Свободноживущие азотфиксаторы затрачивают значительно большее количество энергии на фиксацию азота, чем симбиотические. Например, азотобактер потребляет 50–100 г углеводов на 1 г фиксируемого азота.

За вегетационный период свободноживущие азотфиксирующие бактерии в условиях умеренного климата фиксируют в среднем 10–50 кг/га азота в год. В тропическом климате азотобактер может фиксировать за год до 90 кг/га азота.

Некоторые свободноживущие бактерии поселяются в филлоплане (на поверхности листьев растений). Обычно такие бактерии обнару-

живаются в филлоплане тропических злаков, а также деревьев умеренного климата: дугласии (0,6–1,9 кг/га в год) и бука (4,7 кг/га в год).

Азот, фиксируемый свободноживущими бактериями, в значительном количестве (80%) выделяется во внешнюю среду и становится доступным для растений. Остальная часть поступает в почву после отмирания клеток азотфиксаторов.

Симбиотические связи небобовых растений с клубеньковыми бактериями. Клубеньки на корнях некоторых злаков (разных видов лисохвоста) были обнаружены в Англии в 1883 г. Они образованы бактерией *Bacillus aloriscii*. Было выяснено в процессе исследований, что лисохвостные бактерии не способны к фиксации атмосферного азота или фиксируют его в незначительных количествах.

Симбиотические связи растений с бактериями, образующими на листьях желвачки. У некоторых тропических и субтропических растений на листьях обнаружены мелкие вздутия (желвачки), образованные бактериями, которые относятся к различным видам. Данные об их способности фиксировать азот противоречивы. Опытным путем было установлено, что симбионты оказывали благоприятное влияние на растения, даже вне зависимости от фиксации азота.

2.2. Симбиоз растений с азотфиксирующими актиномицетами

Известно более 150 видов растений, способных вступать в симбиоз с азотфиксирующими актиномицетами. Такими растениями являются ольха, облепиха, куропаточья трава, казуарина, дриас. Количество фиксируемого азота в клубеньках актиномицетов зависит от возраста растения, жизненного состояния и условий произрастания и в зарослях ольхи может достигать 210–225 кг/га.

Для почв хорошо развитых ольховых насаждений характерна интенсивная нитрификация, которая способствует лучшему росту многих видов деревьев (ель, сосна, тополь, платан). Об этом можно судить по составу кустарникового и травяного ярусов.

Ольху и другие актиномицеторизные растения рекомендуется использовать для улучшения почв, бедных органическим веществом и азотом, для заселения песков и эродированных мест. Учитывая благоприятное воздействие ольхи на почву, делаются попытки использовать ее в лесоводстве как предшествующую и покровную культуру для хвойных растений.

2.3. Консортивные связи растений с цианобактериями (цианеями, сине-зелеными водорослями)

Некоторые сине-зеленые водоросли способны фиксировать атмосферный азот. Благодаря этому некоторые растения вступают с ними в симбиоз. Для успешной фиксации ими азота необходимы достаточное обеспечение светом, теплом, водой, зольными элементами, а также реакция среды, близкая к нейтральной.

Большое практическое значение имеет симбиотическая связь азотфиксирующей сине-зеленой водоросли *Anabaena azollae* с водным папоротником *Azolla*. *Anabaena azollae* поселяется в полостях плавающих на воде листьев папоротника *Azolla*. Папоротник получает от водоросли азот, водоросль – укрытие. Население Вьетнама использует данный вид папоротника для удобрения полей.

3. Консортивные связи сосудистых растений с другими сосудистыми растениями

Автотрофные растения вступают в консортные связи с паразитными цветковыми растениями, с эпифитами и лианами.

Различают три формы консортивных связей сосудистых растений с другими сосудистыми растениями: 1) отношения растения-хозяина и паразита; 2) отношения детерминанта консорции и лианы; 3) отношения детерминанта и эпифита.

3.1. Консортивные связи автотрофных растений с паразитными цветковыми растениями

Среди цветковых растений известно свыше 2500 видов полупаразитов. В семействе ремнецевых (*Loganiaceae*) полупаразитов около 1000 видов, норичниковых (*Scrophulariaceae*) – около 500 видов, санталовых (*Santalaceae*) – около 400 видов. Полупаразиты имеют зеленые листья и способны к фотосинтезу. Среди полупаразитов преобладают травянистые растения, хотя встречаются и деревья.

Различают две разновидности полупаразитов: корневые и стеблевые. Корневые полупаразиты произрастают в почве, образуют слабо развитую корневую систему, при помощи которой присасываются к корневой системе растения-хозяина. Стеблевые полупаразиты паразитируют на деревьях, не имеют своей корневой системы, присасываются к ветвям деревьев. Полупаразиты среди норичниковых, представлены родами погремков (*Rhinanthus*), очанка (*Euphrasia*), марьянник (*Melampyrum*), зубчатка (*Odontites*). Специфичность выбора хозяина у полупаразитов четко не выражена, поэтому разные виды растений поражаются ими в неодинаковой степени или не поражаются вообще. При значительной численности полупаразиты могут изменять состав и продуктивность фитоценоза.

Известно более 570 видов цветковых, являющихся полными паразитами. Среди заразиховых (*Orobanchaceae*) их около 150 видов, повиликовых (*Cuscutaceae*) около 180 видов, раффлезиевых (*Rafflesiaceae*) – 60 видов. В условиях умеренного климата из цветковых паразитов обитают заразихи (корневые паразиты) и повилики (стеблевые паразиты), паразитирующие на травах и кустарниках. Как результат сопряженной эволюции, паразиты в природных фитоценозах не приводят к массовой гибели растений, на которых они обитают.

Однако, в условиях отсутствия сопряженной эволюции, заразила подсолнечниковая, паразитирующая в дикой природе на полынях, привела к массовой гибели посевы подсолнечника на Украине и юге России, пока не были разработаны агроприемы выращивания и заразили устойчивые сорта.

3.2. Консортивные связи растений с эпифитами

К эпифитам относятся автотрофные организмы, поселяющиеся на растениях или на их внешних отмерших тканях и связанные с ними топически. Эпифиты произошли из наземных растений в результате отбора видов, у которых возникла способность избегать конкуренции с другими видами растений или ослаблять ее путем перехода к эпифитизму. Эпифитами могут быть цветковые, папоротниковидные, плауновидные, моховидные, водоросли, лишайники. В умеренном климате эпифиты представлены лишайниками, мхами и водорослями. В тропиках эпифитов много из семейств ароидных (Araceae), орхидных (Orchidaceae), кактусовых (Cactaceae), бромелиевых (Bromeliaceae), маревых (Rubiaceae). Эпифиты тропиков представлены не только травами, но и кустарниками.

Различают коровые и гумусные эпифиты. Коровые прикрепляются к коре деревьев, гумусные укореняются в скоплении органических веществ между ветвями деревьев.

Есть эпифиты с хорошо развитой корневой системой. У других функцию укрепления и поглощения воды с минеральными солями выполняют ризоиды (моховидные) или грибница (орхидные). Эпифиты, произрастающие в верхней части крон, более ксерофильны. Воду сосудистые эпифиты часто собирают в чашеобразные розетки листьев, где скапливается и гумус. Веламен (пористая ткань, покрывающая воздушные корни некоторых эпифитов) способен впитывать воду из осадков или влажного воздуха. Отсутствие сосудистых эпифитов в областях с умеренным климатом объясняется их неспособностью существовать без воды в течение длительного зимнего времени. Однако, в Эстонии достаточно часто в качестве эпифитных растений встречаются рябина, бузина, мокрица, клен, береза, семена которых заносятся на стволы и ветви других деревьев ветром, птицами или муравьями.

В тропических лесах эпифиты представлены водорослями, лишайниками и моховидными. Бессосудистые эпифиты характеризуются высоким осмотическим давлением (у лишайников оно выше 1000 атм.), что помогает поглощать воду из воздуха. Для лишайников важно, что содержится в воздухе. Они чувствительны к наличию в воздухе SO_2 , NH_3 .

Для мхов и лишайников имеет значение поверхность коры дерева, на которой они обитают. Деревья с бороздчатой корой особенно обильно заселены лишайниками и мхами, так как в бороздах возникают благоприятные условия для удержания пыли и влаги.

Сосудистые эпифиты оказывают значительно большее влияние на форофит, чем бессосудистые. В тропических лесах сосудистые эпифиты образуют сомкнутые покровы на стволах и ветвях деревьев, изменяют температуру и влажность коры форофита, ее химизм и физические свойства. Поселяясь на коре деревьев, содержащей хлорофилл, эпифиты снижают ее способность к фотосинтезу. Поглощая воду, стекающую по ветвям и стволам, эпифиты уменьшают поступление ее в почву и препятствуют использованию деревьями вымытых из их крон веществ. В некоторых случаях эпифиты, разрастаясь, создают сильную нагрузку на ветви деревьев, что приводит к обламыванию крупных ветвей (папоротник платицерум) и выворачиванию деревьев из почвы.

Взаимоотношения между большинством эпифитов и форофитов рассматривается как пример комменсализма (эпифит получает выгоду, форофит – не получает). В редких случаях, при поселении орхидных, имеет место паразитизм, когда эпифит образует микоризу, а грибной симбионт одновременно паразитирует на дереве.

3.3. Консортивные связи растений с лианами

Лианы – растения со слабым длинным стеблем, не способные поддерживать вертикальное положение и нуждающиеся в опоре для роста вверх. Опорой для них являются деревья, кустарники, другие травянистые растения. Лианы возникли из обычных наземных растений в процессе приспособления к произрастанию в сомкнутых фитоценозах. Лианы представлены папоротниками, плауновидными (селагинелла), голосеменными (гнетум) и покрытосеменными. Для прикрепления к опоре у лиан имеются приспособления в виде усиков, зацепок, а также вьющаяся форма стебля (хмель).

Во влажных тропических лесах лиан более 2000 видов. Различают две экологические группы лиан: крупные древесные лианы, достигающие верхнего яруса и мелкие травянистые растения под пологом леса.

Для многолетних лиан с одревесневшим стеблем важным условием произрастания является температурный фактор. Так, плющ обыкновенный в районах с мягкой зимой высоко поднимается по стволам деревьев. На западе Беларуси он стелется по грунту. Наиболее широко распространенной лианой опушек леса является хмель. Он наиболее отзывчив на содержание в почве нитратов и хорошо развивается в зарослях ольхи. Распространение лиан также зависит от хорошего обеспечения почвы водой. В средней полосе лиановидные травы представлены тыквенными и бобовыми (эхиноцистис, фасоль, горошек, чина).

Взаимоотношения между лианами и другими растениями, являющимися для них опорой, рассматриваются как комменсализм. В тропических лесах лианы рассматриваются как сорняки и подверга-

ются уничтожению, поскольку могут быть удушителями деревьев. Представителями растений-удушителей являются некоторые фикусы. Обвивая опору, они, нередко, приводят к гибели другие растения. Ро- танговые пальмы (лианы) могут обламывать ветви деревьев-опор.

4. Взаимоотношения между растениями и животными

В состав любой консорции входят сотни видов животных. Среди животных выделяют основные трофические группы: фитофаги и фитопаразиты; зоофаги и зоопаразиты; сапрофаги; микофаги; бактериофаги и симбионты животных.

Животные зависят от растений прямо или косвенно, получая от них энергию и значительную часть необходимых им веществ. Одновременно животные воздействуют на растения непосредственно или косвенно, изменяя среду и существенно влияя на взаимоотношения растений в фитоценозах. Каждый биогеоценоз характеризуется особым составом фауны и количественным соотношением видов животных, а также особенностями влияния их на растения.

Непосредственным воздействием животных на растения является поедание растений, паразитизм, использование растений для устройства гнезд, механическое повреждение растений (лось, бобр).

Поедание растений животными – важный фактор организации фитоценозов. Эти взаимоотношения можно отнести к взаимоотношениям типа «хищник–жертва». В связи с тем, что жертва – растение не в состоянии убежать от хищника (животное), оно выработало приспособления, позволяющие ему сосуществовать с фитофагами. У растений широко распространена регенерация съеденных животными вегетативных органов. Поедая плоды, семена, разгрызая корневища (ондатра), посещая цветы ради нектара и пыльцы, животные участвуют в опылении растений и распространении диаспор.

Иногда растения проявляют себя как хищники. Таких растений насчитывается около 480 видов, относящихся к 20 родам. В Беларуси насекомоядными растениями являются росянка, пузырчатка, жирянка и альдрованда. Эти растения, произрастая на болотах и в воде, испытывают недостаток азота.

Фитопаразитами являются животные, поселяющиеся на растениях (тля) или в его тканях (клещи, грибы, бактерии, актиномицеты).

Топические связи животных с растениями проявляются в устройстве ими на растениях гнезд, использовании дупел для гнездования, а также использование растений в качестве мест отдыха или наблюдения за добычей.

Большое значение имеет взаимное влияние растений и животных друг на друга через изменения среды (бобр путем устройства плотин). Некоторые животные выступают как агенты переноса энер-

гии из одного биогеоценоза в другой. Так, грачи устраивают гнезда на деревьях, обогащая почву под ними элементами минерального питания, образовавшимися при переваривании пищи, потребленной в других биогеоценозах.

4.1. Влияние фитофагов, поедающих вегетативные органы растений

Фитофаги обычно используют в пищу древесные растения, травы, водоросли, лишайники, в меньшей степени поедаются мхи. Различают три группы фитофагов: монофаги, олигофаги, полифаги. Монофаги и олигофаги питаются одним или немногими видами растений, полифаги – многими.

Фитофаги обычно являются консортами первого концентра, но среди них есть животные, входящие во второй концентр или одновременно в первый и во второй. Они поедают плодовые тела грибов, образующих на корнях деревьев микоризу.

Особенно сильно фитофаги воздействуют на растения при поедании листьев, корней, почек возобновления или меристемы.

Фитофаги даже в годы их массового размножения сильно повреждают в фитоценозе только отдельные виды, что ведет к изменению взаимоотношений между организмами, хотя продуктивность фитоценоза может не изменяться. Это связано с тем, что другие виды получают лучшие условия для развития. Так, при повреждении листьев дуба листоверткой прирост фитомассы сокращается, но возрастает прирост фитомассы других видов – лещины, березы, ясеня. Одновременно в неповрежденных листьях дуба происходит активизация процесса фотосинтеза за счет улучшения их освещенности, что компенсирует утрату части листьев в результате поедания.

Животные, употребляющие в пищу подземные органы растений (ризофаги), также могут существенно ослаблять поедаемые ими виды. Поедая подземные органы – корневища, клубни, луковицы, животные (ондатра, кабан) могут внести заметные изменения в строение растительного фитоценоза.

Для каждого ценоза существует определенный предел повреждений фитофагами – уровень компенсации, за его границами может произойти снижение общей продуктивности фитоценоза или даже выпадение видов-строителей фитоценоза и смена фитоценоза. В последние годы на Беларуси наблюдаются случаи гибели ели европейской по причине массового размножения вредителей этого вида.

4.2. Влияние фитофагов, поедающих генеративные органы растений

Повреждение генеративных побегов, соцветий, цветков, созревающих семян может привести к снижению семенной продуктивности растений. Однако, если оно невелико, уменьшение продукции семян может не происходить, так как при сокращении числа цветков возрас-

тает вероятность их опыления насекомыми, а меньшее число формирующихся плодов лучше обеспечивается веществами, необходимыми для их развития, образуются более крупные семена.

4.3. Влияние опылителей

Животные-опылители относятся к биотрофам (поедают пыльцу) и экрисотрофам (забирают нектар). В течение миллионов лет шла сопряженная эволюция цветковых растений и насекомых опылителей. В связи с этим у растений возникли многочисленные приспособления к опылению насекомыми и птицами. Появилась зависимость опыления некоторых цветковых от насекомых-опылителей (клевер луговой – шмель). Семенная продуктивность растений, а значит и устойчивость фитоценоза, напрямую зависят от наличия опылителей и их численности, которая может изменяться по годам.

В процессе сопряженной эволюции растений и их опылителей сформировались фитоценозы, цветение отдельных видов в которых происходит в различное время. Это связано с тем, что растения разных видов могут опыляться одними опылителями. Энтомофилия более характерная для двудольных растений (74,5% видов). Наибольшее значение как опылители имеют перепончатокрылые (39%), двукрылые (28,5%), бабочки (15%) и жуки (15,5%). Велико значение насекомых-опылителей в тропических дождевых лесах, где опылению ветром препятствуют сильные дожди и огромная листовая поверхность деревьев, а также распределение особей одного вида на значительных расстояниях.

Ветроопыление преобладает в степях, пустынях и полупустынях.

4.4. Распространение зачатков растений (диаспор) животными (зоохория)

В процессе сопряженной эволюции растений и животных возникло три типа приспособлений к переносу плодов и семян животными: эпизоохория, синзоохория, эндозоохория.

Эпизоохория – пассивный перенос животными не поедаемых плодов и семян. Различают следующие типы эпизоохории:

- а) перенос плодов и семян, имеющих прицепки;
- б) перенос липких плодов и семян;
- в) перенос плодов с почвой, прилипшей к телу животного.

По результатам исследований ученых установлено, что около 5% цветковых растений имеют цепкие плоды и семена. Иногда прицепки характерны для надземных вегетативных органов (подмаренник цепкий). Прицепки служат для распространения плодов и семян, а следовательно, и растений на значительные расстояния (лопух, череда).

Липкие плоды и семена встречаются редко (бешеный огурец). Некоторые плоды снабжены острыми шипами, которые могут вонзаться в конечности животных (водяной орех).

Синзоохория – перенос плодов и семян, поедаемых животными. При переносе плодов и семян муравьями, белками, сойками и мышами происходит их случайная потеря. Распространение плодов и семян муравьями – мирмекохория имеет большое значение для травянистых растений леса. Муравьи растаскивают семена и плоды некоторых лютиковых и растений других семейств, так как на плодах имеются маслянистые придатки элайсомы, поедаемые муравьями. В Швеции одна колония рыжего муравья за лето перенесла 36480 семян. Различают и мирмекофилию – поселение колоний муравьев на деревьях в тропиках.

Среди деревьев облигатными синзоохорами являются дуб, каштан, бук, лещина. Животные (белки, мыши) запасают их семена и плоды на определенном расстоянии от мест произрастания деревьев, но при транспортировке к месту хранения часто теряют. На Беларуси распространителями плодов дуба являются сойка, кедровка, белка.

Эндозоохория – перенос неповрежденных семян и плодов через пищеварительный тракт животных, что часто улучшает прорастание семян. Такие плоды, как земляника, рябина, калина поедаются ради сочного околоплодника. В поедании сочных плодов растений активное участие принимают птицы, реже млекопитающие: куница, медведь, горноста́й, белка, заяц.

Сухие плоды травоядные обычно поедают с основным кормом (травой). В экскрементах сельскохозяйственных животных обнаружено большое число семян из различных семейств покрытосеменных растений. Твердосемянность и способность семян благодаря этому проходить без повреждений через пищеварительный тракт животных встречается у растений следующих семейств: маревые, бобовые, повиликовые, гераниевые и мальвовые. Всхожесть семян у отдельных видов при прохождении через пищеварительный тракт животных даже повышается. Это свойство иногда используют для улучшения кормовых достоинств пастбищ путем выпаса овец сначала на пастбище с клевером ползучим, а затем на пастбище, бедным данным видом клевера.

4.5. Механическое воздействие животных на растения

Животные, поедая растения и передвигаясь по поверхности почвы и в почве, наносят им механические повреждения, иногда обламывая сучья и стволы деревьев и выдергивая травы из почвы. Особенно сильное механическое повреждение растений происходит под воздействием копытных, а также при перерывании почвы позвоночными животными, которые устраивают в ней свои норы и прокладывают ходы.

Вытаптывание. В результате вытаптывания происходит уплотнение поверхностного слоя почвы или даже ее деформация. Роль вытаптывания особенно велика в тундре, в степях, саваннах и полупус-

тынях. Умеренное вытаптывание благоприятно воздействует на минерализацию наземных побегов (измельчение, улучшение контакта отмерших частей растений с почвой). Увеличение интенсивности вытаптывания приводит к снижению сомкнутости растительного покрова, к уплотнению почвы, ухудшению аэрации, потере воды. На склонах обычно развивается ступенчатая растительность.

Влияние деятельности землероев. К землероям относятся животные, которые живут и питаются под землей (кроты) или только живут под землей, питаясь наземными частями растений (суслики, мышевидные грызуны). Землерои распространены во всех природных зонах, кроме зоны полярных пустынь. В безлесных районах (тундра, степь, полупустыня) их роль в воздействии на растительный покров может быть существенной. Кроты и мышевидные грызуны в средней полосе, суслики в степях и полупустынях в процессе своей жизнедеятельности активно влияют на фитоценоз, перемешивая верхние слои почвы с нижними, обогащая почву воздухом и минеральным питанием. При прокладывании подземных ходов под выбросами почвы происходит гибель многих видов растений, не обладающих способностью к вегетативному размножению. В то же время длиннокорневищные и корнеотпрысковые растения могут положительно реагировать на покрытие их почвой. В целом под влиянием деятельности землероев создаются более разнообразные видами фитоценозы, характеризующиеся динамической устойчивостью.

Влияние животных на растения в результате отложения экскрементов. Экскременты животных минерализуются быстрее отмерших растительных остатков, благодаря чему почва обогащается минеральными веществами, что способствует лучшему развитию многих растений, особенно отзывчивых на обеспеченность почвы азотом. Некоторые растения оказываются погребенными под экскрементами крупных животных. Происходит микролокальная смена растительности. На растения действуют также помет птиц и моча крупного рогатого скота.

Роль почвенных беспозвоночных в минерализации отмерших растений. Почва населена огромным количеством разнообразных беспозвоночных животных: нематод, дождевых червей, клещей, насекомых, а также простейших. Их общая биомасса во много раз превышает массу наземных беспозвоночных, а численность их измеряется миллионами особей на 1 м².

Среди почвенных сапрофагов различают сапроксилофаги, сапрофиллофаги, сапроризофаги – копрофаги, детритофаги, питающиеся утратившими структуру остатками растений и животных, а также продуктами их разложения. В разложении отмерших остатков растений и животных активное участие принимают грибы и бактерии, по-

следовательно сменяющие друг друга. Беспозвоночные животные ускоряют разложение подстилки в лесах в 3–8 раз.

Различают две группы почвенных сапротрофных беспозвоночных. Первая группа, представленная дождевыми червями, энхитридами, личинками двукрылых и коллемболами, участвует в разложении и минерализации азотсодержащих органических веществ. Вторая группа, включает диплоподы, изоподы, личинки и имаго жуков, термитов, моллюсков, которые разлагают безазотистые вещества.

Первостепенное значение в минерализации органических веществ и гумусообразовании принадлежит дождевым червям. Пронизывая почву своими ходами, улучшая ее аэрацию, водопроницаемость и влагоемкость, дождевые черви создают благоприятные условия не только для растений, но и для почвенных микроорганизмов, участвующих в процессах разложения и минерализации органического вещества. Там, где дождевых червей много, они обновляют горизонт почвы мощностью 20 см за 30–200 лет.

5. Трансбиотические взаимоотношения

К данной группе взаимоотношений между животными и растениями относят перенос животными грибной, бактериальной и вирусной инфекции и облегчение проникновения ее в ткани растений, а также защиту растений одними видами животных от поедания их другими видами.

Перенос животными инфекции распространен достаточно широко. Примером может быть перенос жуком-короедом возбудителя «голландской болезни» вяза.

Иногда растения защищают от фитофагов другие растения, затрудняя их поедание. Примером может быть совместное произрастание овсяницы красной и полевицы с лютиком луковичным, в результате чего уменьшается степень поедания злаков. Отпугивание фитофагов происходит и крупными растениями чертополоха, по соседству с которым произрастают бобовые и злаки. Картофель меньше поражается колорадским жуком, если рядом с ним растет паслен черный, так как личинки жука гибнут на его листьях.

Зоофаги и зоопаразиты, снижая численность фитофагов, благоприятно влияют на растения, поедаемые фитофагами. Муравьи *Pseudomyrmex ferruginea*, поселяясь на растениях акации (*Acacia cornigera*), произрастающей в Центральной Америке, уничтожают насекомых, поедающих листья акации.

6. Значение воздействия животных на растения для организации фитоценозов

Значение воздействия животных на фитоценозы многообразно. В процессе сопряженной эволюции видов в биоценозах выработались механизмы, обеспечивающие, несмотря на отклонения по годам и периодам лет, сохранение их видового состава. Состояние гомеостаза может нарушаться человеком, уничтожившим в ряде регионов некоторые виды животных (воробьи в Китае, волки в Европе). Исключение из биоценоза некоторых видов животных или внедрение в них новых видов (ондатра) сопровождается изменением состава и структуры фитоценоза. В регионах, где численность фитофагов велика, возникла дифференциация в использовании отдельными видами животных растительности и их миграция в другие регионы.

Стабилизирующими факторами регуляции численности фитофагов в биогеоценозе являются: численность хищников, паразитов, метеоусловия, а также наличие и качество корма. При неблагоприятных метеоусловиях, когда растения не получают необходимого количества воды и минерального питания, численность насекомых сильно возрастает, что приводит к выпадению из растительного сообщества его строителей (эдификаторов). В качестве примера можно привести воздействие на сосну сибирскую сибирского шелкопряда, в результате чего происходит гибель сосны. В полидоминантных фитоценозах отрицательное воздействие фитофагов проявляется в меньшей степени. Считается, что деятельность фитофагов явилась причиной формирования смешанных лесов.

Осознанная и неосознанная интродукция видов животных и растений может приводить к заметным сменам в коренных фитоценозах. Интродукция ондатры в некоторые районы (Барабинская степь) привела к гибели тростника в прибрежной зоне озер, корневищами которого она питается.

Случайный занос из Европы в Северную Америку елового пилильщика (*Gillerina hercyniae*) привел к массовой гибели елей сизой и черной, так как у елового пилильщика в новом районе не оказалось паразита. Интродукция борщевика Сосновского на Беларуси в качестве силосной культуры привела к массовому разрастанию данного вида, который стал доминантом растительного покрова на значительных территориях. Случайный занос галинзоги превратил этот вид на Беларуси в злостный сорняк. Борщевик Сосновского и галинзога мелкоцветная «процветают», потому что на новой территории у них отсутствуют консорты – фитофаги.

У растений коренных фитоценозов в течение длительного времени возникли приспособления к опылению, распространению плодов и семян, защите от поедания фитофагами.

В конце XIX века из Северной Америки в Австралию завезли опунцию, которая быстро распространилась на овечьих пастбищах и резко снизила их продуктивность. Проблему решили, когда с родины опунции завезли бабочку *Cactoblastis cactorum*, ставшую эффективным консорциумом – фитофагом опунции.

В процессе сопряженной эволюции у растений возникли различные приспособления, ослабляющие влияние на них животных:

1) морфолого-анатомические особенности строения, особенности химического состава (колючие шипы, опушение, сильное развитие механической ткани, наличие ядовитых веществ);

2) способность растений к быстрой регенерации вегетативных органов;

3) способность выносить вытаптывание;

4) приспособленность к роющей деятельности животных;

5) периодичность плодоношения – характерна синхронность отсутствия плодоношения у дуба, бука, каштана, как средство против выработки условного рефлекса ежегодного посещения кабанами рощ дубов, буков и каштанов;

6) способность некоторых видов растений (клевер ползучий, чина) развивать подземные и надземные побеги и «уходить» от фитофага нематоды;

7) свойство семян сохранять всхожесть после прохождения через пищеварительный тракт животного.

II. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Следуя В.Н. Сукачеву (1956), различают три основные формы влияния растений друг на друга при совместном произрастании: контактные, трансбиотические, трансабиотические.

1. Контактные взаимоотношения

В.Н. Сукачев различал две формы контактных взаимоотношений: со срастанием вегетативных органов и без срастания. По наблюдению ученых в фитоценозах наиболее часто срастаются корни одной и той же особи, реже – различных особей одного и того же вида или различных видов. Через сросшиеся корни возможна передача органических веществ и воды, арборицидов и бактериальной инфекции.

При совместном произрастании одни растения могут создавать механические препятствия для нормальной жизнедеятельности других. На семенное размножение высших растений в лесах отрицательно влияет задержка их семян надземными органами мхов, лишайни-

ков. Корни одних растений могут мешать росту корней других видов. Такой вид, как пырей ползучий своим корневищем может пробивать корневища щавеля, корни клевера лугового, клубни картофеля.

Особую форму влияния одних растений на другие представляют охлестывание ветвей одного вида ветвями другого и нарушение целостности коры растения при трении ветвей друг о друга под воздействием ветра.

2. Трансабиотические взаимодействия

Трансабиотические взаимоотношения включают влияние одних растений на другие в результате изменения ими окружающей среды. Следуя В.Н. Сукачеву, среди трансабиотических взаимоотношений можно различать воздействие одних растений на другие через конкуренцию из-за средств жизни, прижизненные выделения, отмершие остатки растений, участие в создании фитосреды.

В течение длительного времени в ходе сопряженной эволюции происходил подбор в фитоценозы видов, способных существовать совместно. Одновременно шло формирование их консорциев. Детерминанты консорциев исчезали из популяции в результате естественного отбора, если их взаимоотношения с консорциями складывались для них неблагоприятно.

Возможность совместного произрастания многих видов в фитоценозе определяется их экологическим и биологическим своеобразием, а также пространственной и временной гетерогенностью экотопов. Считается, что каждый вид занимает в фитоценозе особую, свойственную ему экологическую нишу. В сложившихся фитоценозах существует столько экологических ниш, сколько видов растений входит в его состав.

Экологическая ниша наземного растения характеризуется горизонтами среды, где размещены его надземные и подземные органы; периодом времени года, когда эти горизонты используются им; особенностью и интенсивностью использования им среды. Экологическая ниша также характеризуется особенностями взаимоотношений с консорциями. В некоторых горизонтах в определенное время размещаются органы нескольких видов сосудистых растений. Это значит, что экологическая ниша нескольких растений совмещается.

2.1. Конкуренция между растениями за необходимые для них ресурсы

Под конкуренцией, по Ф. Клементсу, следует понимать состояние, возникающее между растениями при их совместном произрастании, когда ресурсов, необходимых для их нормальной жизнедеятельности, недостаточно для удовлетворения потребностей всех растений, входящих в состав фитоценоза. В результате каждое растение, ис-

пользуя какой-либо ресурс, снижает обеспечение им совместно произрастающих растений. К ресурсам, необходимым для жизни растений, относятся свет, вода, элементы минерального питания, углекислый газ в воздушной среде, кислород в почвенной среде.

Различают внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Существование внутривидовой конкуренции подтверждается огромным фактическим материалом, полученным сельскохозяйственными опытными станциями при изучении норм высева и способов посева различных видов растений. В результате опытов было установлено, что по мере увеличения норм высева, т.е. увеличения числа особей на единице площади, значительно снижается выживание и мощность оставшихся в живых особей.

В.Н. Сукачев (1953) на основе анализа результатов опытов смешанного выращивания растений и в монокультуре пришел к выводу о существовании трех вариантов взаимоотношений между видами:

а) оба вида или несколько видов в смеси развиваются лучше, чем в чистых посевах (овес и вика); такие результаты наблюдаются сравнительно редко.

б) из пары видов один лучше растет в смешанном, а другой в чистом посевах; такое явление наблюдается наиболее часто.

в) в смеси оба вида произрастают хуже, чем в монокультуре; такой вариант наблюдается нечасто.

Некоторые виды на границах ареала произрастают лучше совместно с другими видами, создающими для них благоприятную среду. Колокольчик широколистный хорошо растет под пологом клена платановидного и ясеня обыкновенного на востоке Белорусского Поозерья (Витебский район). В.Г. Карповым в России проведено изучение влияния корней ели на произрастание молодых растений дуба, кислицы, черники, майника душистого. Устранение корневой конкуренции дуба улучшало приживаемость дубов и их рост. На устранение корневой конкуренции обитатели травяно-кустарникового яруса реагировали по-разному. Выявлено отрицательное влияние корневой конкуренции на молодые растения травяных ценозов.

Лесоводами установлено, что в лесу среди одновозрастных деревьев одного и того же вида со временем происходит дифференциация растений: выделяются более мощно развитые деревья, более угнетенные и промежуточные между ними. Принято выделять пять классов (по Крафту) деревьев по их жизненному состоянию. По В.Н. Сукачеву I класс представлен мощными деревьями, кроны которых особенно хорошо развиты и размещаются над общим древесным пологом. Ко II классу принадлежат деревья, составляющие основу лесного полога (господствующие), их кроны развиты несколько хуже, чем у деревьев I класса. К III классу относят деревья, обеспечивающие пол-

ноту древесного полога (согосподствующие), они не достигают высоты деревьев II класса, их кроны как бы сдавлены с боков. Угнетенными деревьями образован IV класс, их участие в создании древесного полога незначительно, они сильно отличаются по высоте и развитости крон от деревьев первых трех классов. К V классу относятся сильно угнетенные, отмирающие или отмершие деревья.

Причины дифференциации – неоднородность семян, из которых образуются всходы, и различия в условиях произрастания молодых растений, а также в их консортивных связях. Далее борьба за существование приводит к естественному отбору.

2.2. Аллелопатия как фактор трансбиотического воздействия одного растения на другое

Понятие «аллелопатия» было предложено Г. Молишем в 1937 г. Под аллелопатией понимают влияние одних растений на другие растения через изменения среды в результате выделения ими специфических метаболитов, а также выделения метаболитов их консортами, включая сапротрофы. Аллелопатию нельзя рассматривать как форму непосредственного воздействия одного растения на другое. Метаболиты автотрофов и сапротрофов поступают в окружающую среду (воздух, почва, вода) и действуют на другие организмы через ее изменения.

Все органы растений способны выделять в окружающую среду разнообразные вещества. Предполагается, что в выделениях растений содержатся следующие вещества:

- 1) балластные метаболиты, от которых растению необходимо освободиться;
- 2) привлекающие полезных и отпугивающие вредных для растений консортов (аттрактанты, репелленты);
- 3) обеспечивающие возможность более успешного произрастания растений в условиях высоких температур воздуха и недостаточного обеспечения водой;
- 4) образующиеся при поражении растений паразитами и фитофагами;
- 5) вещества, необходимые растениям, поглощаемые ими из почвы или получаемые от симбионтов, которые в данный момент растение не может использовать для синтеза более сложных соединений.

Количество и состав выделяемых веществ зависит от вида растения, фенологического и жизненного состояния растения, органа растения и условий произрастания.

В наземной части фитоценозов метаболиты выделяются в основном из листьев или органов, выполняющих их функцию. Поступление метаболитов из стеблей невелико. В почве основные органы выделения – корни.

Летучие метаболиты поступают в воздух во всех фитоценозах при транспирации. В странах с сухим жарким климатом (Средиземноморье), где в растительном покрове преобладают кустарники и кустарнички семейства яснотковых, выделяемые ими эфирные масла, возможно, служат приспособлением к более экономному расходованию воды.

Большое количество веществ может смываться и вымываться из надземных органов растений дождевой водой. С поверхности листьев смываются вещества, оседающие из атмосферы (пыль); метаболиты, выделяемые листьями, в том числе при транспирации и гуттации; продукты жизнедеятельности организмов филлоплана (организмов, обитающих на поверхности листьев и использующих в качестве энергетического материала их экскреты); продукты жизнедеятельности биотрофных консортов (паразитных грибов, насекомых и др.). Количество вымываемых веществ увеличивается с возрастом листьев. Вымывание может происходить и из формирующихся плодов. Было доказано, что урожай зерновых может снижаться на 20–30%, если во время налива зерна стоит дождливая погода. Это связано с вымыванием растворимых углеводов из зерновок. У ивы ломкой, произрастающей по берегам водоемов, выделение воды из листьев напоминает иногда дождь.

Различают следующие группы веществ, поступающих в окружающую среду из надземных органов растений, способных оказывать аллелопатическое воздействие: 1) летучие метаболиты; 2) выделения, смываемые с поверхности листьев; 3) соединения, смываемые из опада; 4) сапротрины – продукты метаболизма сапротрофов.

Из корней в почву метаболиты поступают постоянно, но неравномерно в зависимости от сезонных изменений активности корней. Вокруг корней в результате поступления в почву различных веществ из них происходит концентрация микроорганизмов – главным образом бактерий. Бактерии как ризосферные организмы становятся экскрикаторами, которые образуют как бы фильтр, через который они проводят детоксикацию веществ, поступающих в ризосферу из корней и извне. Аллелопатическое значение могут иметь метаболиты почвенных сапротрофов, использующих отмершие органы надземной и подземной частей растений.

Эволюция организмов в консорциях, слагающих биоценозы, происходила сопряжено в течение веков. В результате естественного отбора в биоценозе сохранялись виды, способные существовать совместно в определенных условиях среды. В результате сопряженной эволюции организмов сформировались биоценозы, являющиеся аллелопатически нейтральными, в которых аллелопатическое воздействие одних видов на другие отсутствует или выражено слабо. Аллелопатия

в таких биоценозах проявляется в том случае, если нарушается состояние гомеостаза в результате деятельности человека.

Примером аллелопатического явления может служить отрицательное воздействие на травянистые растения интродуцированного в Европу эвкалипта. Причина – отсутствие сопряженной эволюции, в результате чего фенольные соединения, выделяемые эвкалиптом в почву с опадом, вызвали гибель травяного покрова. В странах, куда был интродуцирован грецкий орех, неоднократно наблюдалось его отрицательное воздействие на произрастающие под кронами травянистые растения. Было установлено угнетающее влияние полыни горькой на некоторые виды растений (фенхель, любисток), что можно объяснить поступлением в почву абсинтина, вымываемого из листьев полыни.

Примеры аллелопатического воздействия одних видов на другие подтверждают значение сопряженной эволюции между видами. В процессе длительной эволюции каждый вид растений занял свою экологическую нишу не только в пространстве, но и во времени, т.е. его участие в фитоценозах определенных стадий сукцессий и демутиаций.

3. Совокупное воздействие растений, входящих в фитоценоз, на экотоп

Каждый вид растений влияет на среду произрастания. У особой одного вида воздействие на среду зависит от их возрастного и жизненного состояния. Изменение среды фототрофными растениями неотделимо от влияния на среду их консортов, особенно сапротрофных и эккрисотрофных. В итоге воздействия на среду всех фототрофных растений и их консортов экотоп превращается в биотоп. В фитоценозе создается свой фитоклимат и особая эдафическая среда. На среду жизнедеятельность растений оказывает как временные (текущие) изменения, исчезающие при устранении воздействия растений, так и более существенные, постепенно накапливающиеся (кумулятивные), сохраняющиеся и после устранения влияния растений.

Надземные органы растений, входящих в состав фитоценозов, образуя более или менее сомкнутые покровы, частично перехватывают поступающие извне солнечную радиацию и атмосферные осадки, что соответственно снижает световой и тепловой режим и обеспечивает растениям водой.

Средообразующее воздействие растений может существенно изменяться в результате хозяйственной деятельности человека. Особенно сильно это проявляется в травяных сообществах, используемых как сенокосы и пастбища. Здесь в связи с регулярным отчуждением надземных органов растений ослабляется влияние растительного покрова на интенсивность поступления в фитоценоз солнечной радиа-

ции и атмосферных осадков. Кроме этого резко сокращается поступление на поверхность почвы отмерших органов растений (опада).

Особенно ярко средообразующее воздействие растений проявляется на примере лесов. Солнечная радиация, попадая на поверхность листьев, частично отражается, частично используется растениями и частично проникает через листья.

По степени отражения листьями на первом месте стоят инфракрасные лучи, отражаемые на 70%. Фотосинтетически активная радиация (ФАР) находится на втором месте и отражается на 6–12%. Зеленый свет отражается на 10–20%, оранжевый и красный – на 3–10%. Ультрафиолетовые лучи находятся на третьем месте и отражаются не более 3%. Ультрафиолетовые лучи поглощаются в основном эпидермисом листьев, ФАР – хлорофиллом и каротиноидами.

Количество солнечной радиации, проходящей через листья, зависит от их толщины и структуры. Мезоморфные листья средней толщины пропускают до 10–20, а тонкие – до 40% солнечной радиации, а листья луговых трав – 8–10%. Интенсивность света в фитоценозах снижается сверху вниз. Световой режим в лесах изменяется в зависимости от сомкнутости крон деревьев, вертикального размещения листовой поверхности, метеорологических условий и силы ветра. В лесах по сравнению с открытым пространством длительность фотопериода снижается на 1–3 часа.

В листопадных лесах в течение вегетационного сезона различают четыре периода: 1) ранневесенний до облиствения деревьев – свет почти беспрепятственно проходит через кроны деревьев; 2) переходный – начало разворачивания листьев деревьев («зеленая дымка»); 3) летний период полного облиствения деревьев – наиболее значительное ослабление освещенности под лесным пологом; 4) осенний во время листопада – резкое повышение освещенности.

Основными источниками тепла в фитоценозе являются поступающая в него солнечная радиация и тепло, выделяемое в процессе дыхания организмов, главным образом растений и сапротрофов. Основную роль в формировании теплового режима фитоценоза имеет защитное влияние растительности, ограничивающее потерю тепла с поверхности почвы. Тепловой режим в лесу характеризуется большей выравненностью, меньшим колебанием температуры воздуха в течение суток и года, чем на открытом пространстве. Начало вегетации лесных травянистых растений в умеренной зоне начинается позже, но и заканчивается осенью тоже позже. В лесу поздние весенние заморозки случаются реже, и их воздействие на молодые растения некоторых видов не так губительно (ель).

Надземная часть фитоценозов, особенно лесных, оказывает большое влияние на тепловой режим почвы. Летом из-за перехвата

солнечной радиации надземными органами растений температура почвы в лесу ниже, а зимой – выше, поскольку почва укрыта толстым слоем опада и рыхлого снега.

Очень большое влияние на тепловой режим почвы оказывают мхи и лишайники. Почва под моховым покровом весной оттаивает медленнее.

Многообразное влияние оказывают растения на водный режим биогеоценозов. Оно проявляется в следующем:

- 1) перехват части атмосферных осадков с некоторым возвратом их в атмосферу в результате испарения воды;
- 2) осаждение воды, поступающей в фитоценоз с туманом;
- 3) способствование образованию росы;
- 4) сокращение поверхностного стока и предотвращение эрозии;
- 5) снижение скорости течения воды на пониженных участках рельефа;
- 6) повышение водоудерживающей способности почвы;
- 7) снижение уровня почвенно-грунтовых вод;
- 8) передача в результате транспирации водяного пара в надземную часть фитоценоза и в надфитоценозную атмосферу.

Атмосферные осадки задерживаются надземными органами растений, но особенно активно поглощаются мхами и лишайниками, как почвенными, так и эпифитными. Чем выше сомкнутость растительности, тем большее количество атмосферных осадков задерживается надземными органами растений.

Имеет значение степень и особенности облиствения видов, входящих в состав фитоценоза. Хвойные и мелколиственные деревья перехватывают больше атмосферных осадков, чем широколиственные. Атмосферные осадки, поступающие в фитоценоз, смывают с их поверхности различные вещества, поступающие в почву – пыль, метаболиты организмов филлоплана, экскременты и трупы членистоногих и др.

Растительный покров значительно влияет на поступление воды в фитоценоз из туманов в результате осаждения находящихся в них мельчайших капель воды. Отдельные виды растений и типы фитоценозов в различной степени способствуют осаждению воды из туманов.

Растительный покров фитоценоза также активно участвует в образовании росы. Однако в отличие от воды из туманов, роса не увеличивает приток воды в фитоценоз. Это обусловлено тем, что роса образуется в результате конденсации водяного пара воздуха, а осаждение росы представляет собой переход воды из газообразного состояния в жидкое. В наибольших количествах роса образуется в травянистых фитоценозах, расположенных в местах с повышенной влажностью воздуха и низкими ночными температурами в течение вегетационного периода (высокогорья, поймы, низины).

Многочисленные надземные побеги растений затрудняют поверхностный сток воды, снижают скорость ее течения по уклону и в связи с пронизанностью слоя почвы корнями препятствуют эрозии.

Одной из важнейших форм средообразующего воздействия растений на эдафотоп является поступление в почву и на ее поверхность их отмирающих органов. Это обеспечивает сапротрофные компоненты биоценоза энергией и необходимыми веществами.

Количество надземного опада зависит от вида деревьев и сомкнутости насаждений, что связано с возрастом и условиями произрастания. В лесах умеренной зоны опад составляет примерно 25–40 ц/га в год. Различия в химическом составе опада, а также в его физических свойствах обуславливают различную скорость его разложения. Наиболее быстро разлагаются листья лиственных пород, значительно медленнее – хвоя и еще медленнее – ветви, шишки, кора. По датскому ученому Мюллеру различают два типа опадогенных горизонтов: муль (мягкий гумус) и мор (грубый гумус). Мор формируется в широколиственных лесах с хорошо выраженным травяным покровом. Мор характерен для хвойных лесов на кислых почвах. Между мулем и мором выделяют промежуточный тип гумуса – модер.

III. ОРГАНИЗАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ

В организации фитоценозов следует различать: 1) состав фитоценозов; 2) пространственное распределение надземных и подземных органов растений, входящих в состав фитоценозов (морфологию, структуру); 3) изменчивость (временное состояние), поскольку каждый фитоценоз подвержен изменениям в определенных пределах.

1. Состав фитоценозов

Для характеристики состава фитоценоза имеет значение флористический, экобиоморфный, фитоценотический и ценотический состав.

1.1. Флористический состав фитоценозов

Флористический состав – важнейший признак любого фитоценоза. Флористический состав конкретных фитоценозов определяется поступлением зачатков растений и возможностью произрастания отдельных видов в данных условиях. Любую часть растения, служащую для его распространения, называют диаспорой. Не все виды растений, диаспоры которых поступают в определенное место, могут входить в формирующиеся фитоценозы. Происходит отбор видов, способных произрастать в условиях данного экотопа (экотопический отбор) совместно с другими организмами, включая растения (ценобиотический отбор), а в фитоценозах, используемых человеком, и при существующих формах и интенсивности его воздействия – антропоический отбор.

Количество видов растений в данном фитоценозе на единице площади – на 1 м^2 или 100 м^2 – называют видовой насыщенностью. Наименьшая площадь фитоценоза, на которой встречаются все или почти все виды, входящие в состав фитоценоза, называется площадью выявления флористического состава. Для определения площади выявления в фитоценозе закладывают серию все возрастающих по размерам прямоугольников или квадратов, считая виды. Та наименьшая площадь, на которой отмечены все виды сообщества, является площадью выявления флористического богатства. Площадь выявления колеблется от нескольких квадратных метров до $15\,000 \text{ м}^2$ во влажных тропических лесах.

На начальных стадиях формирования фитоценоза особенно большое значение имеет экотопический отбор, так как каждый вид экологически индивидуален. По мере формирования фитоценоза наряду с экотопическим отбором все заметнее проявляется фитоценотический отбор. Флористическая емкость экотопов выше флористической емкости фитоценозов. В 1924 году Л.Г. Раменский ввел понятие о флористической полночленности и неполночленности фитоценозов. Под флористически неполночленными фитоценозами он понимал сообщества, в состав которых входят не все виды растений, способные в них существовать. Л.Г. Раменский выделил фитоценозы абсолютно полночленные, туземно полночленные, практически полночленные и явно неполночленные. Абсолютно полночленных фитоценозов, вероятно, нет. Давно сформировавшиеся фитоценозы являются туземно полночленными, т.е. в их состав входят все виды местной флоры, способные произрастать в данных условиях.

Помимо флористической различают фитоценотическую неполночленность, т.е. такое состояние, когда в фитоценозе некоторые виды присутствуют в количестве, меньшем возможного при обеспечении их семенного размножения.

1.2. Экобиоморфный состав фитоценозов

Редко фитоценоз образован одним видом растений. Такие фитоценозы формируются в крайних условиях среды, где в результате экотопического отбора может произрастать лишь один или немногие виды.

Большинство фитоценозов представляют собой системы, состоящие из видов, относящихся к разным экобиоморфам. Наиболее отчетливо это выражено в лесах, где разнообразие экобиоморфного состава компонентов фитоценоза особенно хорошо заметно, поскольку в их состав входят деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички, травы, надземные и эпифитные мхи, лишайники и водоросли. Степень выравненности или контрастности экобиоморфного состава фитоценозов – очень важный признак их организации, отражающий пространственную и временную гетерогенность среды, а также час-

тично прошлое фитоценозов. Экобиоморфный состав фитоценозов – результат длительного отбора видов, способных произрастать совместно в условиях гетерогенной и динамической среды, занимая различные экологические ниши и дополняя друг друга в использовании ресурсов. Часто в состав фитоценозов входят виды, характерные для разных типов фитоценозов: бореальные, неморальные, степные и т.д.

1.3. Различия в ценотической значимости видов

Существенным признаком фитоценозов является количественное соотношение видов, входящих в их состав. Обычно один или несколько видов играют главенствующую роль в определении свойств фитоценоза, остальные – второстепенную. Степень значимости растений в фитоценозах определяется по их участию в создании общей биомассы растений, числу особей или побегов и проективному покрытию.

Виды, которые значительно преобладают над остальными по массе своих надземных органов, называют доминантами. По количеству доминант в сообществе различают моно- и полидоминантные фитоценозы. Полидоминантность наиболее хорошо выражена в фитоценозах, образованных видами, относящимися к различным жизненным формам. В фитоценозах с выраженным ярусным строением принято выделять доминанты для каждого яруса, причем в некоторых фитоценозах в каждом ярусе доминантов может быть несколько.

Ценотическая значимость видов определяется не только их количественным участием в фитоценозе, но и своеобразием их воздействия на среду. Группы видов различной ценотической значимости называются фитоценотипами.

Академик В.Н. Сукачев различал две основные группы фитоценотипов: эдификаторы – строители сообщества и ассектаторы – второстепенные виды сообщества, мало влияющие на создание фитосреды.

Л.Г. Раменский выделил три фитоценотипа: виоленты (силовики), пациенты (выносливцы) и эксплеренты (выполняющие). К виолентам он отнес конкурентно мощные виды и уподобил их львам. Пациенты в борьбе за существование берут выносливостью. Их Раменский отождествил с верблюдами. Эксплеренты способны быстро захватывать территорию, но имеют низкую конкурентную мощь. По Л.Г. Раменскому это шакалы.

В зависимости от условий произрастания различные фитоценотипы (львы, верблюды, шакалы) проявляют себя по-разному. Доминантами в фитоценозах могут быть и виоленты, и пациенты, и эксплеренты. При этом виоленты и пациенты обычно устойчивые доминанты, а эксплеренты доминируют лишь в течение относительно непродолжительного периода времени при нарушении фитоценозов. Между виолентами, пациентами и эксплерентами возможны переходные группы.

К виолентам относятся лесообразующие виды деревьев (дуб, ель, береза, сосна и др.), тростник, сфагновые мхи и т.д.

Пациенты сформировались в процессе приспособления к произрастанию в условиях недостаточного обеспечения водой, светом, теплом и элементами минерального питания. При благоприятных условиях некоторые из них в состоянии стать виолентами.

Эксплеренты могли сформироваться в условиях ослабления конкуренции в фитоценозах в результате их нарушения (воздействие пожаров, засух, застоя воды, массового размножения фитофагов), а также в связи с особенностями сезонного ритма вегетации в фитоценозах. Эксплеренты имеют большое значение для сохранения целостности растительного покрова (зарастание гарей, вырубок, пашен и т.д.).

2. Внутриценозные структурные образования

Различают три основных структурных образования в пределах фитоценоза: фитоценотическую популяцию, синузию и микрофитоценоз.

2.1. Фитоценотические популяции

Совокупность особей вида в конкретном фитоценозе составляет его популяцию, являющуюся структурным элементом фитоценоза, которую называют ценопопуляцией или фитоценотической популяцией. Фитоценоз можно рассматривать как систему фитоценопопуляций. По соотношению групп особей различного онтогенетического состояния можно говорить об онтогенетическом составе или спектре фитоценопопуляций. У растений, размножающихся семенами, за основу выделения онтогенетических групп принято разграничение жизненного цикла на четыре периода: латентный (период первичного покоя); виргинильный (девственный) – от прорастания семян до размножения особи семенами; генеративный и сенильный (старческий).

Латентный период. Семена, плоды, луковицы, клубни и споры определенное время могут находиться в почве в состоянии покоя. Наличие или отсутствие в их в почве, а также их численность – существенный признак фитоценопопуляции. Количество жизнеспособных семян различно в разных типах растительности. Подсчитано, что в почве березняков, возникших на месте ельников, черничников, содержалось свыше 14 тыс. семян на 1 м².

Наибольший запас семян на лугах сосредоточен в поверхностном слое почвы (от 0 до 5 см). Число семян в почве варьирует от фитоценоза к фитоценозу. Перемещение семян с поверхности в глубь почвы обусловлено действием природных факторов. К их числу относятся деятельность землероев и копытных животных, накопление семян на поверхности почвы в растительных остатках, а также вымывание семян по трещинам в почве дождевыми потоками. Наиболее важ-

ным фактором является деятельность почвенных животных – дождевых червей и мышевидных грызунов.

Способность семян при попадании в глубь почвы длительное время сохранять всхожесть зависит от двух причин: биологических (эндогенных) и экологических (экзогенных). Биологические причины связаны со свойствами самих семян, экологические – с условиями, в которых семена существуют в почве.

Способность семян прорасти не сразу и длительное время сохранять жизнеспособность – важное приспособительное свойство, повышающее устойчивость видов в фитоценозах. Семена отдельных видов могут сохранять всхожесть десятки и сотни лет. При археологических раскопках в Дании марь белая (сем. Маревые) сохранила всхожесть спустя 1700 лет, дымянка лекарственная (сем. Маковые) – 600 лет, горец птичий (сем. Гречишные) – 400 лет.

Виргинильные особи. К виргинильным относятся особи, которые еще не приступили к размножению генеративным путем. Существенным приспособлением растений является способность в зависимости от среды обитания изменять длительность виргинильного периода. У однолетних растений ухудшение условий произрастания часто приводит к сокращению, а дву- и многолетних видов – к удлинению виргинильного периода.

Отмирание молодых особей снижается с увеличением возраста, у всходов оно максимальное. Длительность виргинильного периода зависит от конкурентных отношений в фитоценозе. Для пополнения этой группы важна регулярность обсеменения растений и поступления семян в почву.

В популяциях видов с длительным виргинильным периодом выделяют следующие возрастные группы особей: всходы (проростки), ювенильные, имматурные и взрослые виргинильные растения.

Особи многолетних растений, возникающие из семян, испытывая воздействие взрослых растений (затенение, корневая конкуренция), могут в течение 2–10 лет находиться в ювенильном состоянии. Численность имматурных особей, составляющих промежуточную группу между ювенильными и взрослыми виргинильными видами, характеризует темпы перехода особей из ювенильного во взрослое состояние.

Генеративные особи. У поликарпических растений, особенно древесных, генеративный период длительный и может длиться от 20–30 лет до несколько сот и тысяч лет. В генеративном периоде различают следующие подпериоды: начальный – фаза взросления (нарастания вегетативной и генеративной мощности растения), жизненной кульминации и старения (снижение вегетативной и генеративной мощности особей).

Общее закономерное изменение состояние генеративных особей с увеличением их возраста нарушается в определенных пределах. Особь, достигнув способности цвести и плодоносить, цветет не ежегодно, а с перерывами в один, два, а иногда и более лет, обычно в годы, благоприятные для растения. Поскольку перерывы в цветении тесно связаны с жизненным состоянием растений, то естественно, что они случаются реже и длятся более короткое время в период жизненной кульминации особей. У стареющих особей эти периоды наиболее часты и длительны. В неблагоприятных условиях произрастания перерывы в цветении наступают чаще и они более длительны. Перерывы в цветении и плодоношении – важное приспособление ряда видов деревьев к совместному обитанию с животными, поедающими их плоды и семена. Соотношение взрослых особей, находящихся в генеративном и вегетативном состоянии, может служить показателем жизненного состояния вида в фитоценозе и является важным признаком его фитоценопопуляции. В неблагоприятные для популяции погодные условия часть популяции может входить в состояние вторичного покоя (пыльцеголовник длиннолистный).

Сенильные особи. Признаки старения начинают проявляться у растений, еще способных цвести и плодоносить, но по мере старения они утрачивают свойство размножаться генеративным путем. В этой фазе постепенно ослабевают ростовые процессы, снижается способность к вегетативному и семенному размножению, падает устойчивость к повреждению фитофагами и поражению грибными и бактериальными паразитами, а также к воздействию неблагоприятных условий произрастания. Обычно сенильные растения не в состоянии успешно конкурировать с более молодыми особями того же вида и других видов и довольно быстро отмирают, особенно в годы с неблагоприятными условиями произрастания и массового размножения фитофагов. Поэтому пребывание растений в сенильном состоянии непродолжительно и их значение в определении свойств фитоценопопуляции невелико. Иногда особи, находящиеся в сенильном состоянии, при создании для них благоприятных условий произрастания, могут какое-то время размножаться семенами.

2.2. Синузии

Понятие и термин «синузия» был введен австрийским ботаником Гамсом (Gams, 1918). В.Н. Сукачев и А.П. Шенников под синузиями понимают «структурные части фитоценоза, ограниченные в пространстве или во времени (занимающие определенную экологическую нишу), отличающиеся одна от другой в морфологическом и флористическом, экологическом и фитоценоотическом отношении».

Различают синузии пространственные и временные. К пространственным синузиям относят напочвенные, эпифитные, эпи-

кисильные (на валежнике) и эпилитные. Напочвенные синузии подразделяют на древесные, кустарниковые, кустарничковые, травяные, моховые, лишайниковые и водорослевые. Временные синузии делятся на сезонные, флуктуационные и демутационные. Примером сезонной синузии могут служить весенние лесные эфемероиды, а также массово цветущий в мае одуванчик. Примером флуктуационной синузии может быть синузия лютика ползучего на поемных лугах при длительном застое весенних вод. Пример демутационной синузии – заросли иван-чая на гарях и вырубках, существующие непродолжительное время.

Кроме этого различают основные – эдификаторные синузии, определяющие главные черты фитоценозов, и второстепенные синузии.

Понятие об относительной самостоятельности ярусов (иснузий) получило широкую проработку в учении Т.М. Липмаа (Lipmaa, 1946). По Т.М. Липмаа «метод синузий... не противоречит положению, что основной единицей фитоценологии является ассоциация».

Гамс различал три типа синузий: 1) синузии первого порядка, состоящие из особей одного вида (например, ковер из мха *Pleurozium schreberi* в сосновом лесу); 2) синузии второго порядка, состоящие из особей различных видов, но относящихся к одной жизненной форме (например, ярус из кустистых видов лишайников рода *Cladonia*; 3) синузии третьего порядка, состоящие из нескольких видов различных жизненных форм. Последний тип, по мнению В.Н. Сукачева, уже не синузии, а фитоценоз или его фрагмент.

2.3. Мозаичность

Обычно фитоценоз бывает неоднороден на своем протяжении. В лесу встречаются участки более осветленные, или с пониженным рельефом, где растут другие растения. На сфагновых болотах выделяются кочки, заросшие мхом кукушкиным льном. Такие участки растительности называют микрогруппировками, или микрофитоценозами. Неравномерность распределения растительности в пределах фитоценоза называется мозаичностью.

Различают следующие типы мозаичности по причинной обусловленности: 1) эдафотопическую, связанную с неоднородностью эдафотопа; 2) эпизодическую, связанную со случайным распределением диаспор растений и их всходов; 3) ценобиотическую, вызванную воздействием разных видов растений друг на друга через изменение среды; 4) клоновую, возникшую в связи с особенностями вегетативного размножения некоторых видов растений; 5) зоогенную, причина которой – непосредственное или косвенное изменение среды животными; 6) антрополическую – результат локального воздействия человека; 7) экзогенную, которая зависит от воздействия внешних по отношению фитоценозам факторов, например ветра и воды.

Эпизодическую, ценобиотическую и клоновую формы мозаичности можно объединить в один тип – фитогенный. Фитогенная мозаичность распространена во всех фитоценозах.

Мозаичность наиболее выражена в хвойно-широколиственных лесах, где произрастают различные виды хвойных, древесных покрытосеменных и кустарников, создавая большое разнообразие условий произрастания для растений нижних ярусов. Мозаичность наименее выражена в лесах, где древесный ярус сформирован одним видом (еловый бор). Микрогруппировки в лесах находятся в тесной зависимости друг от друга, так как произрастают в условиях свойственного данному фитоценозу фитолимата. Находясь в постоянном взаимодействии, микрогруппировки оказывают влияние друг на друга. Мозаичность и микрогруппировки формируются одновременно при воздействии многих факторов: ветра, деятельности человека, животных. Из насекомых в лесах умеренной зоны заметная роль в образовании микрогруппировок принадлежит муравьям, из животных – в лесах и на полянах – кабанам. При выпасе скота на крутых склонах возникает ступенчатая мозаичность. Характерный признак мозаичности многих фитоценозов – динамичность, смена во времени одних микрогруппировок другими.

3. Структура фитоценозов

Под структурой фитоценоза следует понимать особенности размещения органов растений в пространстве и во времени. Структура фитоценоза характеризует объем среды, используемой фитоценозом, особенности контакта входящих в его состав растений со средой. Она определяется составом и количественным соотношением видов в сообществе, условиями произрастания, воздействием фитофагов, интенсивностью воздействия человека.

Структура сложившихся, давно существующих фитоценозов сформировалась в результате длительного отбора видов растений, способных обитать совместно друг с другом и с другими организмами. Структура наземных фитоценозов зависит от особенностей распределения надземных и подземных органов растений в двух и трех средах: воздушной (аэротоп), почвенной (эдафотоп) и водной (гидротоп).

Важную роль в определении структуры играет экобиоморфный состав фитоценозов, численность и жизненное состояние сосудистых растений. Кроме этого структура фитоценоза зависит от высоты и сомкнутости надземных побегов растений и с особенностью их облиствения.

3.1. Вертикальное распределение массы органов растений в фитоценозе

Вертикальная структура фитоценозов характеризуется объемом среды, в котором размещены органы растений, и особенностями раз-

мещения в отдельных горизонтах среды их массы, объема и поверхности соприкосновения со средой. Объем среды, используемой растениями в фитоценозе, определяется высотой надземных органов и варьирует от 1 м до 100 м. Он может быть однородным в пределах всего фитоценоза или изменяться в горизонтальном направлении.

Корни и частично корневища имеют значение в определении вертикального сложения подземной части фитоценозов. В лесах надземные органы превосходят по массе подземные. Масса подземных органов в лесах снижается сверху вниз.

3.2. Ярусность

При изучении вертикального расчленения фитоценозов широкое распространение получило выделение особых горизонтов – ярусов, которые наиболее четко оформлены в некоторых типах лесов. Ярусное расчленение фитоценозов – результат отбора видов, способных произрастать совместно, используя различные горизонты среды. Ярусное расчленение ведет к более полному использованию надземной среды растениями, входящими в состав фитоценоза.

В лесах Финляндии можно вычленить семь ярусов. Ярусность легко прослеживается в лесах Беларуси. Здесь можно выделить следующие ярусы: деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи и лишайники.

Ярусы можно выделять в тех случаях, когда входящие в фитоценоз растения образуют сомкнутый покров. Существуют фитоценозы, в которых ярусность не выражена или выражена очень слабо. К ним относятся дождевые тропические леса, некоторые широколиственные леса и травяные фитоценозы.

Помимо надземной существует подземная ярусность. Исследованиями установлено, что биомасса подземных органов фитоценоза закономерно снижается сверху вниз. Такое распределение активной части корней связано с образованием в верхних горизонтах почвы наибольшего количества доступных для растений элементов минерального питания. Между растениями различных ярусов существуют разнообразные взаимоотношения. Они наиболее отчетливо проявляются в лесных фитоценозах, где установлено влияние растений верхних и нижних ярусов друг на друга.

3.3. Фитоценотические горизонты

В тропических лесах, на лугах сложно выделять ярусы растений, поэтому ученые используют представления о фитоценотических горизонтах. Согласно Ю.П. Бялловичу: «Биогеоценотический горизонт есть вертикально обособленная и по вертикали далее нерасчлененная структурная часть биогеоценоза. Сверху донизу биогеоценотический горизонт однороден и по составу биогеоценологических компонентов, по взаимосвязи их, происходящим в нем превращениям ве-

ществ и энергии. Он отличается от соседних биогеоценологических горизонтов, служащих ему кровлей и постелью». Так как биогеоценоз состоит из биоценоза и экотопа, а в состав биоценоза входит фитоценоз, то в пределах биогеоценологических горизонтов можно выделить фитоценологические горизонты.

Каждый фитоценологический горизонт характеризуется видовым составом растений и определенным составом их органов. Например, в лесу в качестве верхнего можно выделить горизонт, образованный кронами деревьев (верхняя часть стволов, ветви, листья).

В лесах умеренной зоны можно выделить четыре фитоценологических горизонта:

- 1) образован кронами деревьев;
- 2) сформирован подкроновой частью стволов деревьев, деревьями меньшей высоты, кустарниками и их консортами;
- 3) травяно-кустарничковый, куда входят также нижние части стволов деревьев и кустарников, а также их подрост;
- 4) припочвенный, сформированный мхами и лишайниками и включающий нижние части высокорослых растений.

Лианы и эпифиты входят в состав того горизонта, где находятся части древесных растений, служащие им местом прикрепления или опорой.

4. Изменчивость фитоценозов

Фитоценозы способны изменяться в определенных пределах, не переходя при этом в другие фитоценозы. Различают следующие типы изменчивости фитоценозов: суточную, сезонную, многолетнюю (флуктуации), возрастную.

4.1. Суточная изменчивость

Суточная изменчивость фитоценозов проявляется лишь в период вегетации растений и наиболее резко там, где в течение суток изменяются условия произрастания растений (интенсивность света, температура, влажность воздуха, сила и направление ветра) и воздействие животных.

За сутки изменяются все жизненные функции растений: фотосинтез, транспирация, поглощение воды и минеральных веществ, выделение в среду продуктов метаболизма. У многих растений существует суточный ритм цветения. Для ветроопыляемых растений это важное приспособление, обеспечивающее высокую насыщенность приземного слоя воздуха их пыльцой в данное время суток и повышение эффективности опыления ветром.

Суточная периодичность цветения отмечена и для насекомоопыляемых растений.

В течение суток у некоторых видов изменяется расположение цветков и соцветий, происходят изменения в ориентации листьев. У

некоторых видов со сложными листьями листочки на ночь опускаются вниз.

Периодичность в цветении, а также смены в расположении листьев вызывают небольшие изменения внешнего вида (аспекта) некоторых фитоценозов. Состав и структура фитоценозов в течение суток остаются постоянными.

4.2. Сезонная изменчивость

Сезонная изменчивость фитоценозов связана с изменениями в течение года условий произрастания растений и с различными ритмами сезонной вегетации у разных видов. Изменение условий произрастания в течение года обусловлено особенностями общего климата, гидрологического режима, фитолимата, воздействием животных и человека. С особенностями климата связаны изменения светового и теплового режимов, а также условий увлажнения.

Длительность периода вегетации – важный признак фитоценозов, который варьирует от нескольких недель до круглого года. В зависимости от выраженности ярусности и сезонной устойчивости надземных органов растений можно различать большое число типов сезонной изменчивости структуры фитоценозов. Ценотипически обусловленная сезонная изменчивость хорошо выражена в хвойно-широколиственных лесах, где ранней весной цветут весенние эфемероиды (ветреницы, хохлатки, чистяк весенний, перелеска благородная), определяющие его структуру в этот период. После эфемероидов в мае развиваются теневыносливые травы (сныть обыкновенная, бутень опьяняющий). Древесный и лишайниковый ярусы остаются неизменными в течение года, что сохраняет структуру фитоценоза круглый год одной и той же.

Смена аспектов фитоценоза наиболее отчетливо заметна на лугах с большим количеством видов. Под сменой аспектов понимают изменения внешнего вида фитоценозов в течение года или вегетационного сезона. Начало вегетации на лугах приходится на май. Луг зеленеет и только в «блюдцах» воды по низким местам цветет калужница. В июне зацветают лютиковые и сельдерейные. Зеленый луг в это время может иметь желтоватые и белые оттенки от цветущих лютиковых и многих сельдерейных. Июль – время массового цветения луговых трав. Окраска луга пестрая. Август характеризуется затуханием цветения трав и луг снова зеленый.

Флористический и экобиоморфный состав фитоценозов в течение года и вегетационного периода обычно не изменяется, но численность особей и состав ценопопуляций фитоценозов подвержены колебаниям. Изменение численности особей наиболее выражено у растений, размножающихся семенами. Особенно сильно колеблется количественное соотношение компонентов в течение вегетационного сезона в многовидовых полидоминантных фитоценозах.

По количественному соотношению компонентов различают следующие фитоценозы: 1) сезонноустойчивые с неизменным или почти неизменным количественным соотношением компонентов; 2) сезонноустойчивые в одних ярусах, но с изменяющимся соотношением компонентов в других ярусах; 3) с выраженной сезонной изменчивостью в количественном соотношении компонентов. Фитоценозы первого типа образованы видами с многолетними надземными органами (древесные растения, мхи, лишайники). Фитоценозы второго типа образованы многолетними видами и травами.

Для травяных фитоценозов характерны сезонные изменения массы надземных органов: нарастание ее с весны к середине лета, а затем ее снижение.

4.3. Флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов)

Под флуктуациями следует понимать ненаправленные, различно ориентированные или циклические изменения фитоценозов от года к году, завершающиеся возвратом к исходному или близкому к нему состоянию (Работнов, 1972).

Основными причинами возникновения флуктуаций фитоценозов являются изменения от года к году метеоусловий, гидрологического режима и воздействия человека. Флуктуации могут быть обусловлены и особенностями жизненного цикла некоторых видов растений, которые связаны с изменением условий произрастания по годам.

В зависимости от причин возникновения различают следующие типы флуктуаций: экотопические, антропоические, зоогенные, фитоциклические, фитопаразитные.

Экотопические флуктуации. Экотопические флуктуации зависят от метеорологических и гидрологических условий. Каждый год своеобразен по количеству осадков и их распределению в течение года. От года к году меняется средняя температура в разные сезоны. Большое значение имеет сочетание количества атмосферных осадков с тепловым режимом. Повторение подряд благоприятных и неблагоприятных погодных лет заметно сказывается на строении фитоценозов.

Из-за различий по годам в метеоусловиях изменяется деятельность микроорганизмов, что сказывается на темпах пополнения в почве органического вещества. Различия в метеорологических и гидрологических отдельных лет оказывают непосредственное и косвенное (через изменения фитоценозов) влияние на численность некоторых фитофагов, фитопаразитов и сапрофагов.

Выраженность экотопических флуктуаций зависит от особенностей климата отдельных регионов. В районах с резко континентальным климатом флуктуации проявляются сильнее.

В зависимости от структуры фитоценозов одни и те же изменения в метеорологических и гидрологических условиях могут вызвать

флуктуации, выраженные в различной степени. Лесные фитоценозы благодаря своему фитоклимату более устойчивы к колебаниям погоды отдельных лет, чем луговые, расположенные в тех же условиях экотопы. Поэтому экотопические флуктуации в лесах менее выражены, чем на лугах и в степях, а в лесных ценозах наиболее значительные флуктуационные изменения происходят в травяной синузии.

Фитоциклические флуктуации. Некоторые виды растений из-за особенностей жизненного цикла в результате обсеменения и массового приживания всходов в отдельные годы доминируют в течение короткого времени. Многочисленные наблюдения были проведены над циклическостью участия в луговых фитоценозах клеверов гибридного, лугового и ползучего. В отдельные годы, когда условия произрастания для клеверов складываются благоприятно, происходит их массовое цветение и плодоношение. Клевера становятся преобладающими видами. После массового отмирания клеверов в фитоценозах остается небольшое число слаборазвитых виргинильных особей.

Постепенно из семян, осыпавшихся на поверхность почвы в «клеверный год» формируется новая популяция, происходит массовое превращение виргинильных особей в генеративные, и вновь наступает «клеверный год». Интервалы между «клеверными годами» определяются конкурентными отношениями между клеверами и другими видами, а также гидротермическими условиями ряда лет.

Зоогенные флуктуации. Наиболее часто зоогенные флуктуации связаны с динамикой численности насекомых-фитофагов и мышевидных грызунов. В годы массового размножения фитофагов происходит нарушение фитоценозов, а в годы, когда их численность невелика, – постепенное восстановление исходного состояния. Такого рода флуктуации носят циклический характер. Колебания численности животных тесно связано с изменением по годам метеорологических и гидрологических условий, которые влияют на животных как непосредственно, так и косвенно, черед изменения в составе и продуктивности фитоценозов.

Фитопаразитные флуктуации. Флуктуации фитоценозов могут быть обусловлены массовым поражением растений паразитными грибами или другими патогенами. В травяных фитоценозах и ярусах лесов, сформированных травянистыми растениями, кустарниками и кустарничками нередко наблюдается массовое поражение некоторых популяций растений грибами паразитами, что заметно влияет на конкурентные взаимоотношения видов и ведет к изменению их количественных соотношений. На лугах ржавчинные грибы, поселяясь на злаках, снижают их продуктивность и ценность корма. Фитопаразитные флуктуации тесно связаны с изменением по годам метеоусловий.

Антропоические флуктуации. Антропоические флуктуации связаны с хозяйственной деятельностью человека и сочетаются с другими типами флуктуаций, например, экотопическими. Изменения в луговых фитоценозах могут быть вызваны различными метеорологическими и гидрологическими условиями отдельных лет или могут быть связаны с использованием кормовых угодий (подсев трав, внесение удобрений, дождевание лугов, сенокос, выпас скота).

Иногда воздействие человека может изменять влияние метеорологических и других условий в фитоценозах.

При флуктуациях в отличие от сукцессий флористический состав фитоценоза остается устойчивым, изменения фитоценоза ненаправленные, а ориентированные в различных направлениях. Изменения в фитоценозах длятся не долго и прекращаются после исчезновения породившего его фактора или причины.

IV. СМЕНЫ ФИТОЦЕНОЗОВ ВО ВРЕМЕНИ (СУКЦЕССИИ)

Рано или поздно один фитоценоз сменяется другим. Способность фитоценозов к сменам – важнейшее их свойство, связанное с тем, что фитоценозы представляет собой открытые системы, находящиеся под воздействием внешних факторов. Фототрофы и их консорты в процессе взаимодействия изменяют среду произрастания растений.

Сукцессиями называются необратимые, направленные изменения растительного покрова, проявляющиеся в смене одних фитоценозов другими. Направленность изменений, определенная последовательность смен фитоценозов дает возможность прогнозировать, как будет изменяться растительность в ближайшие десятилетия и столетия.

Флуктуации происходят одновременно с сукцессиями и могут лишь ускорять или замедлять их ход. Систему представлений о сукцессиях разработал американский ученый Клементс (1928, 1936).

Различают два основных типа сукцессий: первичные, начинающиеся с формирования фитоценозов на безжизненных субстратах, где растительность ранее не существовала, и вторичные, возникающие в местах с уничтоженной или сильно нарушенной растительностью.

1. Первичные сукцессии

Первичные сукцессии формируются там, где раньше растительность отсутствовала, но появляются субстраты, пригодные для заселения растениями. К ним относятся скальные породы (в том числе и вулканические отложения), отложения водных потоков, эоловые отложения, территории, освобождающиеся при отступании ледников; субстраты, образующиеся при открытых выработках полезных ископаемых и

выбрасывании «пустой породы» и отходов промышленности. Особый тип первичных сукцессий представляет зарастание водоемов.

Первичные сукцессии включают не только возникновение фитоценозов и их смены, но и образование определенных типов биогеоценозов, включая формирование почвы.

При первичных сукцессиях на новых, ранее не заселенных субстратах формирование фитоценозов происходит в следующей последовательности: поступление диаспор растений извне (миграция растений), их приживание и агрегация, взаимодействие растений, изменение ими среды, смена фитоценозов.

Миграция растений. Осуществляется путем переноса из одного места в другое под воздействием различных агентов специализированных органов размножения растений или их частей. Поступление диаспор (семян, спор, вегетативных зачатков растений) играет важную роль при формировании первичных сукцессий. Для формирования фитоценозов важно наличие в нем гетеротрофов – животных, бактерий, грибов.

Первыми поселенцами на первичных субстратах могут быть водоросли, моховидные, лишайники. Благодаря гетеротрофам – бактериям, грибам происходит их минерализация. Споры и семена высших растений на подобные субстраты могут быть принесены ветром и водой. Семена анемохоров легко заносятся ветром, благодаря их небольшой массе. Поэтому анемохоры (многие астровые – одуванчик, осот, бодяк) первыми заселяют субстрат, являясь эксплорентами.

В долинах рек, у подножия склонов, в устьях оврагов большое число диаспор растений приносится водой. Вместе с семенами на первичные субстраты поступают частицы почвы с клубнями и фрагментами корневищ покрытосеменных растений.

Приживание. Различают эффективное и неэффективное приживание. При эффективном приживании особи не только достигают взрослого состояния, но и способны размножиться генеративным и вегетативным путем. Неэффективное приживание характеризуется отсутствием у прижившихся взрослых растений способности размножаться.

Семена многих растений элиминируются экотопическим отбором. Так семена орхидных иногда не могут формировать растений по причине отсутствия в грунте гриба – симбионта.

На ранних этапах первичных сукцессий, пока растительный покров не сомкнут, конкурентные отношения между растениями не имеют значения для приживания диаспор растений, приносимых извне. На этом этапе формирования растительного покрова, пока еще нет взаимного влияния между растениями, такие образования относят не к растительным сообществам, а к агрегациям. В результате семенного и вегетативного размножения вокруг первоначально поселив-

шихся отдельных растений формируются группы особей одного и того же вида. Постепенно размеры таких групп увеличиваются, между ними появляются особи других видов, и растительный покров становится сомкнутым. Растения взаимно влияют друг на друга, увеличивается интенсивность конкуренции между ними. Параллельно с образованием растительности формируются консорты других уровней и почва. Постепенно возникает биогеоценоз, отдельные компоненты которого находятся в состоянии гомеостаза или равновесия. Фитоценозы этой стадии формирования биогеоценоза отличаются устойчивостью, отсутствием заметно направленных изменений. Такое состояние биогеоценоза Клементс назвал климаксом. Совокупность ценозов, сменяющих друг друга в направлении к климаксу, составляет серию. Климаксовые фитоценозы представляют собой устойчивые динамические системы, в которых каждая часть через какой-то срок обновляется. Основным фактор «местного обновления» на лугах – деятельность землероев, в лесах – воздействие ветра.

1.1. Изменение условий произрастания растений при первичных сукцессиях

Первичные сукцессии обычно начинаются на безжизненном субстрате, в которых отсутствуют биогенные элементы. Основным источников элементов минерального питания являются атмосферные осадки и продукты выветривания минералов. Накопление в субстрате органического вещества обеспечивает возможность существования свободно живущих сапротрофных азотфиксаторов. Присутствие в субстрате незначительного количества элементов питания создает условия для поселения сосудистых растений. Ими могут быть анемохоры из семейства астровые и бобовые, семена которых могут быть привнесены сюда потоками воды или ветром. Вначале формируются агрегации из случайных растений. С течением времени среди агрегаций поселяются другие травянистые растения и со временем образуется луг.

На определенных этапах некоторых первичных сукцессий в накоплении азота в почве большое участие принимают актиномицетные diaзотрофы, симбиотически связанные с растениями (дриады, виды ольхи, облепиха и др.). Иногда в первичных сукцессиях основную роль в накоплении азота в почвах играют бобовые. Происходит образование почвы, накопление в ней органического вещества и азота. Эта стадия носит название «ольховая». Количество азота в почве увеличивается по мере увеличения возраста ольховых насаждений.

После «ольховой» стадии наступает «еловая», когда количество азота в почве снижается. Это связано с тем, что в отсутствие ольхи интенсивность деятельности diaзотрофов резко снижается, а кроме этого большое количество азота используется на создание мощной фитомассы елового леса.

Кроме «ольховой» в умеренных широтах возможно протекание «дубовой» стадии, когда увеличение содержание в почве азота и органического вещества, вероятно, не происходит. По мере продвижения к климаксу все большее значение приобретает деятельность сапротрофов, обеспечивающих разложение и минерализацию опада, возрастает роль симбиотических связей фототрофов с грибами.

Длительность периода от начальных фаз сукцессий до достижения климаксового состояния различна и зависит от климата, субстрата, возможности поступления диаспор, что определяется окружением. В теплом влажном климате темп сукцессий более быстрый. На скальном грунте сукцессии идут медленнее, чем на рыхлых субстратах. Скорость сукцессий даже на богатых лавовых отложениях Японии до климакса была медленной и протекала в течение 700 лет. На бедных кварцевых песках дюн по побережью оз. Мичиган (США) сукцессия, завершившаяся формированием дубового леса, протекала примерно 1000 лет, а в тундре для достижения климакса требуется до 5000 лет.

По продвижению к климаксу происходит изменение пищевых цепей от простых, преимущественно биотрофных, к сложным – сапротрофным. Происходит увеличение органического вещества и количества минерального питания. Возрастает разнообразие видов. Ярусное и мозаичное сложение становится более совершенным.

По направлению к климаксу снижается скорость обмена элементами минерального питания между организмами и средой, возрастает значение минерализации опада и симбиотических взаимоотношений, увеличивается устойчивость систем и способность их удерживать элементы минерального питания.

2. Вторичные сукцессии

Вторичные сукцессии возникают в основном в результате деятельности человека. От первичных отличаются тем, что протекают там, где растительность уже существовала, и на сформировавшейся почве, включающей в себя многочисленные микроорганизмы, почвенную мезофауну, остатки подземных органов растений. Поэтому вторичные сукцессии происходят в несколько раз быстрее.

Обычно при вторичных сукцессиях смена фитоценозов идет в направлении к состоянию, близкому к исходному, существовавшему до нарушения, то есть происходит процесс, названный Г.Н. Высоцким демутацией. Иногда демутация не осуществима, так как коренным образом изменился эдафотоп из-за смыва почвы в результате эрозии, либо из-за уничтожения на огромных пространствах растительности – источника диаспор.

Вторичные сукцессии были широко распространены в прошлом. Многие ценозы, относимые в настоящее время к климаксовым, возникли в результате вторичных сукцессий.

3. Типы сукцессий

Смены растительности или сукцессии делят по развитию во времени на вековые, длительные и быстрые. По ведущему фактору смены фитоценозов бывают эндодинамные (вызванные жизнедеятельностью самой растительности и биоценоза в целом), экзодинамные (происходящие под влиянием внешних причин) и смешанные.

При вековых сменах в фитоценозы отбираются виды, способные произрастать совместно, включая фототрофов и консортов. Этот процесс протекает в течение тысячелетий, в результате чего в биоценозы отбираются виды с различной стратегией (эксплеренты, виоленты, пациенты), занимающие свою экологическую нишу. Смены растительности протекают под влиянием либо изменений климата, либо геоморфологических процессов. Вековые смены растительности характерны для всего голоцена, климат которого время от времени менялся на протяжении 12 тыс. лет.

Длительные смены растительности протекают на протяжении десятков и сотен лет. Превращение мелколиственных или сосновых лесов, возникших на месте ельников, уничтоженных пожарами или рубками, в еловые леса – пример длительных смен.

Быстрые смены происходят в течение десятков лет и доступны непосредственному наблюдению.

Т.А. Работнов и другие ученые (Шенников А.П.) считают правомочным по ведущему фактору кроме экзодинамных и эндодинамных смен выделять сингенез.

3.1. Сингенез

В.Н. Сукачев под сингенезом понимал процесс заселения растениями территории, процесс борьбы между ними за территорию и средства жизни и процесс сживания растений и формирования взаимоотношений между ними.

Т.А. Работнов понимает сингенез более широко как процесс, происходящий также и при внедрении в сложившийся фитоценоз новых видов растений, животных и других организмов. Именно изменения, происходящие при этом, и можно отнести к сингенетическим сукцессиям. Так случилось, когда из Америки в Австралию завезли кактус опунцию для создания живых изгородей. Климатические и почвенные условия оказались для опунции благоприятными, а естественных врагов не оказалось. В результате опунция широко распространилась по территории Австралии.

В XIX веке из Канады в Европу случайно проникла элодея канадская, которая «отвоевала» себе нишу среди погруженных водных растений рек и озер Европы и Азии.

Внедрение новых видов и массовое их приживание возможно лишь в фитоценозах, флористически или ценотически неполночлен-

ных в отношении видов, способных доминировать или принимать значительное участие в фитоценозах в данных условиях. Интенсивность изменений, происходящих в фитоценозах в результате внедрения новых видов, зависит от численности особей внедряющегося вида и их мощности (борщевик Сосновского).

Внедрение нового вида в ценозы возможно при отсутствии у них на новых территориях консортов – фитофагов. В зависимости от продуктивности внедрившегося вида, степени снижения участия видов, отрицательно реагирующих на его внедрение, биомасса и продукция фитоценоза может возрасти, оставаться неизменной или снижаться. Различают ряд этапов сингенетических изменений: 1) период внедрения нового вида; 2) период максимального участия и воздействия вида в фитоценозе; 3) период постепенного или резкого снижения участия внедрившегося вида, вплоть до полного его исчезновения из состава фитоценоза.

3.2. Эндозоогенетические (автогенные) сукцессии

Сложилось представление о том, что растения, воздействуя на среду, изменяют ее в неблагоприятном для себя направлении. Л.Г. Раменский писал: «Как правило, растения вначале изменяют среду в благоприятном для себя направлении... с течением времени, накапливаясь и аккумулируясь в среде, делают ее все менее благоприятной для данного ценоза, что и ведет к смене покрова – растения вступают в противоречие с результатами своей жизнедеятельности».

Смена фитоценоза происходит при одновременном и постоянном влиянии растений друг на друга из-за конкурентных отношений. Как правило, в процессе смены фитоценозов возрастает длительность жизни особей доминирующих видов растений, снижается возможность приживания молодых особей менее долговечных растений. С этим в основном и связан процесс сокращения со временем участия в сложении фитоценозов предшествующих стадий: взрослые особи отмирают, а молодые или не возникают, или не приживаются. Вероятно, что по мере снижения уровня жизненного состояния особей определенного вида уменьшается способность их ризосферных консортов к детоксикации метаболитов, поступающих в ризосферу. Выпадение видов из состава фитоценозов при их сменах происходит главным образом из-за невозможности приживания в фитоценозе новых особей. В процессе сукцессий изменяются не только эдафические условия, но и фитоклимат, световой и тепловой режим, что особенно хорошо выражено в лесах. Примером может быть влияние теплового режима, выражающегося в защите от вымерзания молодых растений ели под пологом мелколиственных пород и сосны. При сукцессиях основная роль в изменении среды принадлежит не всегда доминантам. Пример тому – смена еловых лесов на Аляске сфагновым болотом, начинаю-

щаяся с образования в ельниках мощного покрова из зеленых мхов. В результате ухудшения обеспеченности растений минеральными веществами, в том числе азотом, зеленые мхи сменяются сфагновыми, рост ели резко снижается и ельники превращаются в сфагновые болота.

При эндозоогенезе происходит накопление в почве органического вещества, азота, а также снижение карбонатов и рН, что связано со средообразующим воздействием организмов и воздействием факторов внешней среды.

Эндозоогенез наилучшим образом можно рассмотреть на примере зарастания озера. В озерах растительность размещается полосами (зонами).

Полосу мелководья занимают осоки, частуха, ситняг и др. Следующая полоса – высокие воздушно-водные растения – тростник, рогоз, схеноплектус озерный, манник большой. Полосу гелофитов сменяет полоса растений с плавающими листьями, которую формируют кубышка, кувшинка, рдест плавающий, горец земноводный. За полосой растений с плавающими листьями (нимфенидами) следует полоса широколистных рдестов, представленная рдестами блестящим, пронзеннолистным, длиннейшим, курчавым, роголистником, урутью. Глубже всех в озере размещается полоса харовых водорослей и водных мхов.

О ходе сукцессий в водоеме можно судить, исследуя отложения сообществ, сменяющих друг друга. Остатки фитопланктона и высших растений отмирая, оседают на дно и уменьшают глубину водоема, что способствует продвижению растений вглубь. В то же время отмершие воздушно-водные растения уменьшают глубину водоема в прибрежной части, которая постепенно обсыхает и зарастает гигро- и мезофитами. Полоса воздушно-водных растений сдвигается и постепенно занимает более глубокие участки водоема, на которых раньше произрастали растения полосы с плавающими на воде листьями. Последняя оттесняется и занимает нишу полосы широколистных рдестов. В некоторых случаях сукцессии водной растительности завершаются превращением озера в болото. Эндозоогенез всегда сочетается с экзоэкогенезом. Степень воздействия внешних факторов зависит от климатических условий (температуры, осадков) и особенностей почвообразующей породы.

3.3. Экзогенные (аллогенные) смены

Смены фитоценозов, возникающие под воздействием внешних по отношению к ним условий, происходит как в результате действия природных факторов, так и в результате деятельности человека. Они могут совершаться в течение длительного периода времени, охватывать большие территории (вековые голоэкзогенные смены) и завершаться в короткий срок. В зависимости от действующего фактора

среди экзогенных смен различают климатогенные (связанные с изменением климата), эдафогенные (связанные с изменением почвы) и антропогенные, связанные с воздействием человека. Антропогенные сукцессии распространены особенно широко.

3.4. Антропогенные (антропогенные) смены

Деятельность человека – мощный фактор, влияющий на организацию и продуктивность растительных сообществ, способный вызвать смену одних фитоценозов другими.

Человек влияет на растительность, уничтожая существующие фитоценозы и создавая на их месте новые; вводя в биоценозы новые виды растений и животных; исключая из ценозов компоненты или резко снижая их численность; отчуждая из фитоценозов биомассу растений (скашивание травы, рубка леса); непосредственно воздействуя на растения (применение огня, гербицидов); выпасая скот; воздействуя через загрязнение воздуха, почвы, воды отходами промышленного и сельскохозяйственного производства.

Воздействие человека может быть однократным, например при осушении болот или вырубке лесов, и систематическим, повторяющимся ежегодно или периодически (орошение, выпас скота, внесение удобрений, палы).

Некоторые формы деятельности человека (палы, выпас скота) сходны по воздействию с природными факторами.

Смена фитоценозов в результате вырубки лесов. После уничтожения древесного яруса резко возрастает доступ солнечной радиации, нагревается почва, усиливается воздействие ветра. Поскольку устраняется перехват атмосферных осадков кронами деревьев, на вырубках в почву поступает большее количество воды, чем в лесу.

Значительно изменяется обеспеченность растений элементами минерального питания. В верхнем слое почвы аккумулируются биогенные элементы и азот. Обычно в первые годы после вырубки леса наблюдается вспышка нитрификации.

В результате применения лесозаготовительной техники нарушается поверхностный слой подстилки, частично уничтожаются растения травяно-кустарничкового яруса. После вырубки леса живыми могут оставаться отдельные деревья, кустарники, кустарнички, травы, мхи, лишайники.

Растительный покров лесосек на первом этапе формируется из растений вырубленного леса (брусника, вереск, черника), из жизнеспособных семян подстилки и из диаспор, приносимых извне (иванчай, осина, береза, ива). Возобновление древесных растений на вырубках часто идет за счет вегетативного размножения (осина).

В первые годы после уничтожения древостоя на вырубках лесов вначале разрастаются травы, а затем постепенно внедряются мелколи-

ственные деревья (береза, осина). Позднее под их пологом поселяется ель. При этом происходят изменения фитолимата, состава и соотношения компонентов, структуры и продуктивности фитоценоза в направлении к исходному типу леса. Спустя 90–100 лет березовый или осиновый лес сменяется ельником соответствующего типа. Создается устойчивая система с мозаикой микрогруппировок.

Воздействие огня. В прошлом пожары были широко распространены на Земле, что определило появление видов, способных заселять гари, таких как кукушкин лен и маршанция обыкновенная.

Под воздействием пожаров сформировались фитоценозы, которые могут существовать при периодическом выгорании. После пожара создаются условия для прорастания семян и приживания всходов. Примером может быть сосна обыкновенная. Пожары способствуют семенному размножению сосны и позволяют ей лучше конкурировать с елью, которая менее устойчива к огню. Сосна *Pinus attenuate*, произрастающая в Калифорнии, создает фитоценозы благодаря периодическим пожарам. Ее шишки опадают с дерева и раскрываются только под воздействием огня.

Ученые считают, что под влиянием пожаров появилась цикличность в сменах фитоценозов: климаксовый фитоценоз → пожар → серия демутиаций → климаксовый фитоценоз. Длительность циклов пирогенной смены фитоценозов различна и для еловых боров она превышает 100 лет, в течение которого происходит смена ряда фитоценозов. Основная причина пожаров естественным путем – молния, искусственным – человек.

Различают три типа лесных пожаров: низовые, верховые, подземные.

В результате низовых пожаров огонь не задерживается долго на одном месте, уничтожая или сильно повреждая растения нижних ярусов. Сгорают часть взрослых деревьев, ослабленных в результате различных причин или относящихся к видам с тонкой корой (ель, пихта). После пожара идет восстановление уничтоженных или нарушенных огнем фитоценозов к исходному состоянию, создаются благоприятные условия для семенного размножения растений. Первоначально в нижнем ярусе появляются мхи и лишайники. Затем формируется травяно-кустарничковый покров с участием брусники, черники, иван-чая. Затем пожарище зарастает березой, осиной и, наконец, сосной или елью.

В результате верховых пожаров помимо деревьев сгорают почти все растения нижних ярусов, за исключением видов, почки возобновления которых находятся глубоко в почве (орляк, хвощ). Возобновление леса после верхового пожара идет сходно с таковым после низового пожара.

Во время подземных пожаров, которые длятся долго, вместе с торфом сгорает весь растительный покров.

Влияние огня на травянистую растительность. В некоторых регионах, где выжигание сухой травы применялось в течение длительного периода времени, сформировались фитоценозы, образованные видами, способными существовать совместно при систематическом или эпизодическом воздействии огня.

В травяных фитоценозах огонь во время сжигания травы действует на почву и растения очень короткое время и не так сильно, как при пожарах в лесах. Кроме сухой травы выгорает опад и живые надземные органы растений. При этом происходит потеря азота, содержащегося в сгоревшем органическом веществе и обогащение почвы биогенными зольными элементами. Под влиянием обжига возрастает микробиологическая активность почв, уничтожаются фитофаги и паразитные грибы.

Экзогенность смен фитоценозов под воздействием огня выражена более отчетливо по сравнению с другими типами экзогенных сукцессий.

Среди видов, участвующих в пирогенных сменах, можно выделить следующие:

1) растения, избежавшие воздействия огня (покоящиеся подземные органы, жизнеспособные семена, диаспоры, занесенные извне);

2) растения, надземные части которых достаточно устойчивы к воздействию огня (деревья, кустарники, травянистые растения, образующие плотные дерновины и кочки);

3) растения, надземные побеги которых погибают во время пожаров, но сохраняют жизнеспособные подземные органы;

4) растения с полностью отмирающими во время пожара надземными органами, но постепенно их восстанавливающими;

5) растения, полностью погибающие во время пожара и восстанавливающиеся из принесенных извне диаспор;

6) растения, размножающиеся семенами

Осушение. Осушение болот, заболоченных лесов и лугов проводится с целью создания продуктивных сельскохозяйственных и лесных угодий. При осушении болот и заболоченных лесов для целей лесного хозяйства применяется экстенсивное осушение. Оно вызывает существенные изменения в условиях произрастания растений: снижается уровень грунтовых вод, отводится вода, пропитывающая верхний слой торфа, увеличивается мощность корнеобитаемого слоя почвы. Изменяется состав, активность и численность почвенных организмов, что способствует интенсивному разложению торфа, частичной его минерализации, а также увеличивает содержание в почве доступных для растений форм элементов минерального питания, особенно азота.

Под влиянием осушения возрастает численность и разнообразие сапротрофных почвенных животных, участвующих в разложении торфа.

Общее направление изменений растительности при осушении – ее мезофитизация и эвтрофизация. С годами мезофитизация возрастает, и гигрофильные растения постепенно сменяются более мезофильными. Эвтрофизация особенно хорошо проявляется на более интенсивно осушенных низинных болотах.

Осушение ведет к резкому улучшению роста деревьев и к покрытию лесом безлесных болот. Обычно на осушенных территориях особенно активно разрастается береза пушистая. Под ее покровом приживаются хвойные (сосна, ель), что приводит к смене березняков хвойниками.

При формировании сосновых лесов, особенно, если болота были покрыты разреженными сосняками, под пологом сосны разрастаются брусника, багульник и зеленые мхи.

Орошение. Орошение – один из древнейших приемов, которым пользуется человек, чтобы возделывать растения и повышать продуктивность кормовых угодий в районах с аридным климатом.

Благодаря этому в пустынях создаются оазисы с высокопродуктивными агрофитоценозами.

При орошении поверхность почвы ежегодно однократно или многократно покрывается водой или увлажняется путем дождевания. Вода всегда содержит растворенные в ней вещества, газы и может повышать обеспеченность растений элементами минерального питания. Использование для орошения воды, содержащей много легко растворимых солей или токсических веществ, может оказывать отрицательное влияние на растения. Неправильное орошение сопровождается заболачиванием или засолением. Последнее возникает в результате повышенного испарения воды, богатой солями.

В степных районах орошение приводит к мезофитизации растительности, к олуговению. Ксерофиты выпадают из растительного покрова. Одновременно возрастает роль луговых злаков, особенно корневичных (пырей ползучий, лисохвосты, костер безостый).

Наиболее продуктивные луга создаются там, где повышение увлажнения сочетается с хорошей аэрацией, а также при внесении удобрений.

Выпас скота. Пастбищное скотоводство распространено от тундры до пустынной зоны. Особенно широко для выпаса используются фитоценозы, в состав которых входят травы, полукустарники и кустистые лишайники. Тундры, степи, саванны, некоторые типы лугов издавна испытывали на себе воздействие диких копытных животных, но это воздействие было умеренным, так как численность копытных регулировалась природными факторами. В случае снижения продук-

тивности пастбищ животные мигрировали в другие районы. Скот оказывает воздействие на фитоценозы, поедая надземные органы, воздействуя на почву копытами, откладывая экскременты.

Воздействие скота на растительность зависит от вида выпасающихся животных, их численности, от растительности, почвы, способа выпаса скота, метеоусловий и мер ухода за пастбищами. При стравливании растений скотом нарушается их рост, и изменяются условия произрастания из-за того, что увеличивается доступ солнечных лучей к почве. В результате возрастает прогревание почвы, испарение и снижается влажность приземного слоя воздуха. На лугах под воздействием копыт повышается плотность верхнего слоя почвы, что изменяет биологическую активность почвы: снижается численность аэробных бактерий, подавляется деятельность дождевых червей, возрастает численность денитрификатов. Все это отрицательно сказывается на обеспечении растений элементами минерального питания.

Поступление с экскрементами на поверхность почвы большого количества богатого азотом, легко минерализующегося органического вещества повышает микробиологическую активность почвы и жизнедеятельность почвенной мезофауны.

При интенсивном выпасе скота происходит постепенное снижение числа многолетников в фитоценозе, замена их в местах сбоя однолетниками, снижение глубины проникновения их корней в почву. В лесах интенсивный выпас препятствует возобновлению древесных растений. Деревья могут приобретать форму кустарников, происходит замена лесных кустарничков и трав на типичные луговые. В тундрах интенсивный выпас оленей ведет к выпадению из растительного покрова лишайников.

Рекреационные сукцессии. За последнее время вокруг городов и крупных населенных пунктов образованы «зеленые зоны», используемые для отдыха населения. Растительность таких территорий подвергается воздействию людей, что ведет к ее изменению, получившему название, «рекреационной дигрессии». Эта форма дигрессии сходна с пастбищной, так как основной ее причиной является вытаптывание.

В лесах вытаптывание ведет к постепенной деградации подстилки. Поверхностный слой почвы уплотняется, что отрицательно влияет на типичные лесные травы.

Увеличение вытаптывания и попутного травмирования надземных органов влияет на приживание подроста деревьев и кустарников. Деревья (ель) суховершиняют, чаще поражаются грибными паразитами и вредителями. Постепенно происходит изреживание древесного и кустарникового ярусов. Создаются условия для проникновения в ценозы луговых трав, в то время как эфемероиды постепенно выпадают из растительного покрова.

Изменения под влиянием рекреационной нагрузки выявлены в дубравах, еловых и березовых лесах. Во всех вариантах в лесах происходит деградация древесно-кустарниковой растительности, исчезновение мохового покрова, появление в лесу луговых и сорных трав.

Техногенные сукцессии. При сжигании топлива заводы, электростанции, теплоцентрали и другие предприятия выбрасывают в воздух разнообразные вещества, способные оказать токсическое воздействие на растения. Вещества в атмосферу поступают в газообразном, капельно-жидком, твердом (пыль) состоянии.

Такие газообразные вещества, как SO_2 , HF , окислы азота, окись углерода, озон и тяжелые металлы оказывают непосредственное токсическое воздействие на растения, вызывая хлороз и некроз листьев. Выбрасываемый в атмосферу в больших количествах сернистый ангидрид (SO_2), растворяясь в воде атмосферных осадков, подкисляет их до pH 4,0 и ниже, что отрицательно сказывается на продуктивности фитоценоза. Установлено, что сернистый ангидрид, особенно отрицательно воздействует на лишайники, в меньшей степени на мхи и сосудистые растения.

Большая чувствительность лишайников и мхов к двуокиси серы обусловлена отсутствием у них кутикулы и устьиц, и тем, что они впитывают воду с двуокисью серы всей поверхностью тела. Воздействие SO_2 и других загрязнителей на растения зависит от их концентрации в воздухе, направления ветра, длительности периода действия, плодородия почвы.

Зоогенные сукцессии. Животные оказывают разнообразное влияние на растительный компонент биоценозов. Однако даже при сильном воздействии животных смен фитоценозов не происходит, а наблюдаются лишь более или менее значительные флуктуационные колебания или Внутриценозные смены микрогруппировок.

Зоогенные сукцессии возникают лишь при гибели растений – эдификаторов фитоценоза в годы массового размножения некоторых фитофагов, например отмирание сосны сибирской из-за объедания ее хвои гусеницами сибирского шелкопряда. В этом случае происходят восстановительные смены (демутации) фитоценозов, аналогичные сменам на вырубках.

Сукцессии возникают также при внедрении в фитоценозы чуждого местной фауне вида животных. Так произошло в Австралии и Новой Зеландии после завоза туда кроликов. Примером также может служить уничтожение ондатрой тростниковых зарослей в озерах Барабы (Россия). Сукцессии могут возникать там, где из состава фитоценоза исключается фитофаг, оказывающий значительное влияние на растительность. В северо-восточных штатах США произошло массовое отмирание местного вида каштана под воздействием гриба *Endothia parasitica*.

Климатогенные смены. Климатогенные смены принадлежат к числу общих и вековых смен. Благодаря использованию спорово-пыльцевого метода в сочетании с изучением микроостатков растений стало возможным получить достаточно точное представление об изменениях растительности, которые происходили на территории северной части Евразии за последние 10000 лет. В конце ледникового периода по периферии отступающего ледника растительность севера Европы была представлена комплексом тундровых, лесных и степных ценозов.

Примерно 10300–10500 лет тому назад климат стал более теплым и менее континентальным. Степи и тундры исчезли, преобладающим типом растительности стали березовые и сосновые леса.

10000–9500 лет назад наступило похолодание, что привело к частичному восстановлению позднеледникового комплекса растительности. Наряду с мелколиственными породами в лесах широко распространилась ель.

Бореальный период (9800–7700 лет тому назад) характеризовался преобладанием мелколиственных и сосновых лесов. В это время началось распространение на север широколиственных деревьев. Участие темнохвойных пород (ель) было невелико.

В атлантический период, наступивший 7700–4500 лет тому назад, климат стал значительно теплее. Это привело к сдвигу границ между лесной и тундровой зонами на 200–400 км к северу. В европейской части значительное распространение получили широколиственные деревья и еловые леса.

Суббореальный период, начавшийся около 4500–2500 лет тому назад, отличался более холодным климатом. Это привело к прекращению распространения широколиственных деревьев на север. Отодвинулась северная граница леса к югу, широко распространились еловые и мелколиственные леса.

Субатлантический период начался 2500 лет тому назад и продолжается в настоящее время. В этот период на растительный покров существенное воздействие оказывает человек. Отмечено сокращение площади еловых лесов. Широкое распространение получили березовые и сосновые леса.

V. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Классификация растительности имеет значение как для теории фитоценологии, так и для практики научных исследований и решения важных хозяйственных задач. Для учебных целей более удобна классификация растительности В.Н. Сукачева. Она представляет собой восходящий ряд: ассоциация, группа ассоциаций, формация, группа формаций, класс формаций, тип растительности.

1. Ассоциация – основная единица растительности

На 3-м Международном конгрессе, проходившем в Брюсселе в 1910 г., основной единицей растительности было принято считать ассоциацию. Ей было дано следующее определение: «Ассоциация – это растительное сообщество определенного флористического состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией». Из этого определения следует, что ассоциация – абстрактная единица, объединяющая все фитоценозы со сходным составом и структурой, существующие в однородных условиях среды.

Все фитоценозы одной ассоциации должны иметь следующие признаки:

- 1) одинаковое ярусное сложение, т.е. число и характер ярусов;
- 2) присутствие и выраженность внеярусных синузий, например синузий лиан и эпифитов;
- 3) сходное мозаичное строение;
- 4) одни и те же доминанты в соответствующих ярусах;
- 5) возрастное состояние доминантов и состав их ценологических популяций, отражающих способность вида к возобновлению;
- 6) сходный состав и сходное участие в сложении фитоценозов видов с различными экологическими или экобиологическими свойствами;
- 7) сходную сезонную изменчивость;
- 8) сходную многогодичную изменчивость;
- 9) сходный ход возрастных изменений;
- 10) сходные реакции на одинаковые (антропогенные и природные) воздействия;
- 11) сходное положение в сукцессионных рядах;
- 12) сходное жизненное состояние основных компонентов.

В настоящее время используется два способа наименования ассоциаций. Первый способ российский. Наименование ассоциаций по данному способу строится из родового названия доминанта – строителя фитоценоза с добавлением к его корню суффикса – *etum* (*Pinetum* от *Pinus* и т.д.) и второго слова, образованного из латинского родового или видового названия доминанта подчиненного яруса путем прибавления к его корню суффикса – *osum* (*Spagnosum* от *Sphagnum*). Там, где в господствующем ярусе преобладают два вида, они оба используются в названии ассоциации, соединяясь знаком тире, например *Piceeto – Quercetum* при преобладании *Picea* и *Quercus*. Таким же образом поступают со второй частью названия ассоциации, например *Pinetum – callunoso – cladinosum* (сосновый бор с ярусами вереска *Calluna* и лишайника *Cladonia*). В случае, если имеется доминант определенного вида, необходимо указывать название с добавлением окончания – *ae* или – *e* (*Alnetum glutinosae oxalidosum* – черноольшаник кисличный).

Если в качестве доминантов нижних ярусов выступает брусника, черника, голубика, принято говорить сосняк брусничный (*Pinetum vaccinosum*), сосняк черничный (*Pinetum myrtillosum*), сосняк голубичный (*Pinetum uliginosi – vaccinosum*).

Если в составе ассоциации имеется доминант во втором древесном ярусе и он является коренной породой, его наименование ставится перед эдификатором (*Piceeto – Pinetum vaccinosum* – сосняк елово-черничный).

По второму шведскому способу, введенному в России В.В. АLEXИНЫМ, названия ассоциаций состоит из перечисления названий доминантов ярусов, разделенных знаком типа (*Qercus robur – Vaccinium vitis – idaea – Pleurosium schreberi*).

Когда в одном ярусе находятся два доминанта, они соединяются знаком плюс. Например, *Pinus silvestris + Qercus robur*. Если по вегетационному сезону в каком-либо ярусе происходит смена доминантов, они соединяются стрелкой: *Qercus robur – Coridalis solida + Anemone ranunculoides → Aegopodium podagraria*. В ассоциациях со сменяющимися по годам доминантами сменные доминанты или группа доминантов соединяются значком ↔, например, *Bromus inermis + Elytrigia repens ↔ Alopecurus pratensis*.

Оба способа наименования ассоциаций предполагают выделение ассоциации по доминантам и не учитывают в названиях групп индикаторных видов.

В иерархии таксономических единиц вслед за ассоциацией обычно принято выделять группу ассоциаций, формацию, группу формаций, класс формаций и тип растительности. Основными таксономическими единицами принято считать ассоциацию, формацию и тип растительности.

К одной группе относятся ассоциации, которые различаются по составу одного из ярусов.

В одну формацию объединяются ассоциации, в которых господствующий ярус образован одним и тем же доминирующим видом.

К одной группе относятся все формации, доминанты которых принадлежат к одной и той же жизненной форме. Группами формаций называют сосновые (*Pineta*), еловые (*Piceeta*), березовые (*Betuleta*), дубовые (*Qerceta*) леса. В качестве групп формаций можно рассматривать темнохвойные, светлохвойные, листопадные и вечнозеленые леса.

К одному классу формации относятся все группы формаций, доминанты которых относятся к близким жизненным формам. Различают хвойные (игольчатые) (*Acciculilignosa*), летнезеленые (*Aestilig-nosa*), зимнезеленые (*Hiemilignosa*), лавровые (*Laurilignosa*), влажные экваториальные (*Pluviliguosa*) леса.

По Е.М. Лавренко (1959) тип растительности объединяет формации, с эдификаторами, относящимися к одной и той же жизненной форме. Основными типами растительности являются древесный (*Lignosa*), кустарниковый (*Fruticosa*), травянистый (*Herbosa*), пустынный (*Deserta*) и блуждающий (*Errantia*).

2. Основные подходы к классификации растительности

По А.П. Шенникову (1941, 1964) можно различать фитотопологические и фитоценотические классификации. В фитотопологических классификациях растительность подразделяется на типы и группы типов на основе различий их местоположения. Примером может быть разделение лугов на материковые и поемные. Первые подразделяются на суходольные (пологосклонные, крутосклонные, западные) и низинные луга. Вторые подразделяются на луга различного уровня (верхнего, среднего, низкого), расположенные в прирусловой, центральной, притеррасной частях поймы.

К фитотопологическим следует отнести классификацию лесов украинско-белорусского Полесья и лесостепи, данную П.С. Погребняком. Классификация исходит из степени увлажнения и богатств почв. По богатству почвы выделяются четыре группы типов леса (трофотопов): боры (наиболее бедные почвы); простые субори, сложные субори, дубравы (наиболее богатые почвы). В пределах каждого тропотопа на основе растительности выделяют шесть типов, различающихся по увлажнению гидротопов: очень сухие, сухие, свежие, влажные, сырые, болота.

Фитоценотические классификации построены по признакам, свойственной самой растительности. Среди них выделяют экологические, физиономически-экологические, флористические, историко-генетические и эколого-географические географогенетические).

2.1. Экологические классификации

Примером служит классификация Варминга, включающая четыре типа растительности: 1) гидрофитную; 2) ксерофитную; 3) галофитную; 4) мезофитную (существующую в средних условиях увлажнения).

2.2. Физиономически-экологические классификации

В них учитывается внешний вид, основанный на преобладающих жизненных формах, и условия произрастания. Примером может быть классификация Элленберга и Мюллер-Домбуа (1967, 1974). В ней выделено семь классов формаций, что соответствует обобщенным типам растительности. Каждый класс формаций подразделяется на субклассы, затем группы формаций и формации.

2.3. Филоценогенетические (историко-генетические) классификации

В.Н. Сукачев считал, что научной классификацией растительности может быть только генетическая классификация, основанная на происхождении и истории ассоциаций. Процесс становления типов фитоценозов был назван В.Н. Сукачевым (1928, 1942) филоценогенезом. Филоценогенез происходит медленно в течение тысячелетий. Его звеньями является неогеногенезы – возникновение в процессе разнообразных сукцессий новых типов фитоценозов.

Филоценогенез тесно связан с флорогенезом. Формирование флор шло одновременно со становлением определенных типов фитоценозов. При филоценогенезе происходит возникновение и отбор автотрофных растений, способных входить в состав определенных фитоценозов совместно с другими автотрофами, а также образовывать консорции с гетеротрофами. Филоценогенез следует понимать как филогенез типов биоценозов, включающий становление консорций (консорциогенез).

В процессе филоценогенеза сформировались экологические, биологические и ценотические свойства видов растений, их способность входить в состав определенных типов фитоценозов и биоценозов и занимать в них соответствующие экологические ниши. Филоценогенез происходит в условиях изменения растительного покрова земного шара. Флорогенез включает формирование не только комплекса видов, относящихся к различным таксонам, но и определенного экобиоморфного и фитоценотипного составов. Филоценогенез сопровождался изменением как состава флор, так и экологических свойств видов. Смена климата способствовала внедрению в фитоценозы более приспособленных видов, которые могли произрастать в условиях, отклоняющихся от их аутоэкологического оптимума и быть пациентами. Флорогенез предполагает выпадение из растительного покрова некоторых видов, внедрение новых, способных существовать в данных условиях (селектогенез).

Одновременно с флорогенезом шел процесс формирования типов фитоценозов и создание ценоэлементов (синузий, микрогруппировок). Происходило это в результате постоянно меняющегося климата.

Исходя из значимости учета филоценогенеза, В.Б. Сочава ввел в фитоценологию понятие «фратрии формаций», получившее следующее определение: «Классы формаций объединяют в филогенетические ряды или комплексы, которым можно присвоить названия фратрий растительных формаций. Фратрии включают в себя классы формаций, родственные филогенетически, но отличающиеся физиономически. В одну фратрию, как правило, входят и лесные, и кустарные, и травяные классы формаций, филогенетически родственные». В пределах фрат-

рий В.Б. Сочава выделяет классы формаций трех категорий. Каждый тип растительности подразделяется на фратрии формаций. Всего на земном шаре выделено 98 фратрий. Каждая из них характеризует определенное ландшафтное подразделение нашей планеты. Классификацию В.Б. Сочавы считают географо-генетической.

2.4. Флористические классификации

При выделении ассоциаций и их последующей классификации используются как преобладающие растения, так и группы характерных видов.

Создание флористических классификаций на основе использования характерных и дифференциальных видов обосновано И. Браун-Бланке и получило развитие в работах Р. Тюксена. Основным критерием выделения таксономических единиц растительности признается флористический состав.

И. Браун-Бланке ввел представление о «верности» видов, т.е. о степени привязанности их лишь к определенным типам фитоценозов. Он различал пять градаций «верности»:

- 1) верные виды (балл 5), исключительно связанные с определенным типом фитоценозов;
- 2) прочные, постоянные, достаточно верные виды (балл 4), предпочитающие определенный тип фитоценозов, в других сообществах встречаются редко;
- 3) благосклонные, оптимально развивающиеся в определенном типе фитоценозов виды (балл 3), но встречающиеся во многих сообществах;
- 4) индифферентные виды (балл 2), без выраженной связи с определенным типом фитоценоза;
- 5) чуждые виды (балл 1), редко встречающиеся, чаще заносные виды или реликты.

Характерными для фитоценоза считаются виды, относимые к первым трем градациям верности, т.е. верные, прочные и благосклонные. Помимо характерных видов И. Браун-Бланке различает дифференциальные виды. Основной единицей растительности в системе таксономических единиц И. Браун-Бланке считает ассоциацию. Ассоциации И. Браун-Бланке – единицы более крупного объема, чем ассоциации российской школы фитоценологов. Они подразделяются на субассоциации, варианты и фации. Ассоциации объединяются в союзы, порядки, классы.

И. Браун-Бланке вводит еще одну единицу наиболее высокого ранга – группы классов и крейсы. В их состав входят классы, сходные преимущественно по викарирующим видам, родам и семействам.

Подходы к классификации растительности И. Браун-Бланке широко используются в Западной Европе, а в последние десятилетия в России и других странах Восточной Европы.

VI. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

1. Изучение растительности по профилю

По профилю хорошо прослеживается закономерная связь между фитоценозом и средой произрастания. Закладывать профиль лучше всего от поймы реки, озера к водоразделу по наиболее пересеченной местности с лестной растительностью. Профильный ход – полоса шириной 50–100 м. Его длина определяется частотой смены фитоценозов и составляет примерно 0,5–1,0 км.

Работа на профиле заключается в выделении фитоценозов, пересекать профилем, установлении их границ, геоботаническом описании растительности.

2. Изучение растительности с помощью картографирования

Картографирование фитоценозов производится методом площадной глазомерной съемки. Она осуществляется путем обхода картируемой территории и установления границ фитоценозов.

Площадная глазомерная съемка проводится при помощи пикетажа. Картируемый участок разбивается на сеть мелких площадок, внутри которых и ведется картирование растительности. Вначале устанавливаются линии, определяющие внешние границы участка – базисные линии. На них через равные отрезки устанавливаются пикеты (вешки). От каждого пикета базисной линии под углом 90° визируют через ранее принятые расстояния поперечные ходы. Расстояние между пикетами зависит от масштаба карты и может составлять 25–50 м.

После разбивки пикетажной сети приступают к картографированию фитоценозов. Участок разбивается по поперечным ходам. В процессе глазомерной съемки расстояния измеряются шагами или рулеткой.

3. Геоботаническое описание фитоценозов

Геоботаническое описание лесных, болотных, луговых и водных фитоценозов выполняется по отдельным методикам.

Изучение фитоценозов проводится методом пробных площадей. Площадь пробных площадей при изучении лесных фитоценозов может составлять до 0,50 га, для лугов – 100 м². В дождевых тропических лесах пробная площадь должна быть не менее 1,0 га. Наиболее удобные формы пробы – квадрат, прямоугольник. Контуры пробы выделяются в натуре при помощи вешек. В специальных бланках для описания растительности указываются: номер описания, дата, название ассоциации, положение, геоморфологические условия, окружение.

Наиболее сложным является описание лесного фитоценоза.

Изучение его начинается с выделения ярусов. Ярус наиболее

крупных растений принято считать первым, растения вторые по величине относятся ко второму ярусу и т.д.

При визуальном определении среднего диаметра древостоя устанавливают, какие деревья по толщине наиболее часто встречаются. Их диаметр примерно и будет средним.

На практике допускается глазомерное определение средней высоты деревьев. Она определяется как среднее арифметическое нескольких стволов со средним диаметром.

Пересчет деревьев позволяет установить количественное соотношение между видами фитоценоза, что выражается формулой древостоя. Условно количество всех стволов на пробной площади принимают равным 10. Например, на пробе отмечено 200 деревьев, в том числе сосны 120, ели 60, березы 20. Согласно пропорции определяется участие сосны в древостое (затем – ели и березы):

$$200 - 10$$

$$120 - x$$

$$x = \frac{120 \cdot 10}{200} = 6$$

Формула состава древостоя 6СЗЕ1Б(б). Если участие вида в древостое составляет 2–5%, он отмечается в формуле знаком «+» (5С5Е+Б(б)), при величине менее 2% – знаком «ед» (единично) (5С5Е ед. Б(б)).

Общеприняты следующие сокращенные обозначения деревьев: сосна обыкновенная – С, ель обыкновенная – Е, дуб черешчатый – Д, граб обыкновенный – Г, клен платановидный – Кл, липа мелколистная – Лп, осина – Ос, береза повислая, или бородавчатая – Б (б), береза пушистая Б (п), ольха черная – Ол (ч), ольха серая – Ол (с), ясень обыкновенный – Яс.

Изучение возобновления проводится методом учетных площадок, или трансект (лент одно-, двухметровой ширины). Если подрост обильный и молодой, он учитывается на учетных площадках (1x1 м или 2x2 м), закладываемых через равные интервалы в количестве не менее 20. На площадках, или трансектах производится подсчет подроста по породам, возрасту, высоте. Градация возраста принимается в 5 или 10 лет. В пределах каждой градации отмечается высота 5–1 экземпляров, что позволяет получить среднюю высоту подроста (табл. 1.).

Таблица 1

Учет возобновления древесных пород сосняка черничного

Возобновление в возрасте, годы										
	1–5		6–10		11–15		16–20		Свыше 20	
Порода	Кол-во, шт.	Высота, м								

Устанавливается зависимость распространения и качества под-

роста от густоты древесного яруса, подлеска, травяного покрова, мощности подстилки, возраста древостоя, рельефа. Проводится оценка возобновления по шкале М.Е. Ткаченко (тыс. экз/га): возобновление хорошее – больше 10, удовлетворительное – 10–5, слабое – 5–2, плохое – 2. Все данные заносятся в таблицу 2.

Таблица 2

Характеристика возобновления сосняка черничного

Порода	Количество, экз/га	Средняя высота, м	Возраст, годы	Жизненность, балл	Примечание
--------	--------------------	-------------------	---------------	-------------------	------------

Изучение подлеска производится по следующей схеме: обилие по Друде (табл. 3), высота (средняя, максимальная), сомкнутость (в баллах), фенофаза, жизненность.

Изучение травяного и кустарничкового покрова проводится методом пробных площадок (1 кв.м) или маршрутным методом. В пределах пробы по двум диагоналям через равные расстояния закладывается 25 пробных площадок (1х1м) – раункиеров. Контур раункиера фиксируется шпагатом. На пробной площадке фиксируется весь видовой состав и в бланк описания заносятся следующие показатели: высота, обилие, покрытие, встречаемость, фенофаза, жизненность.

Таблица 3

Шкала оценок обилия видов по Друде

По Друде	По шестибалльной шкале	
	Цифровой	Словесный
Socialis (soc)	6	Обильно (очень много)
Copiosus cop.3	5	Рассеянно (много)
Copiosus cop.2	4	Разбросаны (довольно много)
Copiosus cop.1	3	Изредка
Sparus (sp)	2	Редко (мало)
Solitarius (sol)	1	Единично (очень мало)

Проективное покрытие – есть площадь, занятая проекцией наземных частей растений. При его определении визуально учитывается отношение проекции наземных частей растений к общей площади, на которой оно определяется, принимаемой за 100%. Для более точного учета степени покрытия данным видом пользуются сеточкой Раменского.

Встречаемость определяется методом Раункиера в пределах пробы и выражается в процентах. Наличие вида на всех 25 раункиерах пробы говорит о его равномерном распределении в сообществе. Его

встречаемость в таком случае 100%. Если вид отсутствует на 5 раунках, встречаемость 80% и т.д.

Жизненность видов. Под жизненностью понимают степень развития вида в фитоценозе. Обычно жизненность вида оценивается по 3-балльной шкале.

Фенофаза. Основные фенологические фазы растений обозначаются значками или сокращенно буквами.

После заполнения бланка описания учитывается моховой и лишайниковый покров. Указывается степень проективного покрытия.

При изучении луговой растительности в бланк описания, как и при описании лесной растительности, указываются размер пробной площадки, номер и дата описания, тип луга и название ассоциации, географическое положение, окружение, геоморфологические условия, микрорельеф, характеристика почвенного покрова.

В травостое лугов принято различать четыре яруса: высокотравье, мелкотравье, низкотравье, ярус стелющихся растений и мхов.

К высокотравью относят растения первой величины: верховые злаки, крупные виды осок, таволга вязолистная, василистник.

Мелкотравьем являются растения второй величины. К ним относятся низовые злаки (овсяница красная, мятлики, трясунка, гребенник, душистый колосок), большинство видов осок, клевер луговой, герань луговая, нивяник обыкновенный, колокольчики, лютик едкий, тысячелистник и др.

Низкотравье, или растения третьей величины. К ним относят клевер ползучий, лютик ползучий чабрец, манжетки.

Ярус стелющихся растений включает вербейник монетчатый, мхи и др.

В таблице бланка описания указываются названия растений, их высота, ярус, обилие, проективное покрытие, фенофаза, жизненность.

Затем определяется урожайность методом пробных укусов.

Наиболее часто используются пробные площадки в 1, 2, 4 м². Для определения урожая с точностью 10% достаточно 10 площадок в 1 м² или 3–4 площадки по 4 м². Трава срезается, разбивается на группы по хозяйственному значению: бобовые. Злаки, разнотравье, осоки и взвешиваются фракции, высушиваются до воздушно – сухого веса и снова взвешиваются. Чтобы судить о хозяйственной ценности фитоценоза, устанавливаются количественные соотношения между фракциями в центнерах на 1 га.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Александрова В.Д. Классификация растительности. – Л.: Наука, 1969.
2. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – М.: Наука, 1983.
3. Гельтман В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. – Мн.: Наука и техника, 1982.
4. Грігора І.М. Основи фітоценології. – Київ: Фітосоціоцентр, 2000.
5. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: учебник. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999.
6. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985.
7. Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. – 1986.
8. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978.
9. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989.
10. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: учебник. – М.: Логос, 2001.
11. Наумова Л.Г. Основы фитоценологии. – Уфа, 1995.
12. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: 3-е изд. МГУ, 1992.
13. Работнов Т.А. История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995.
14. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971.
15. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980.

Дополнительная

1. Блюменталь И.Х. Очерки по систематике фитоценозов. – Л., 1990.
2. Быков Б.А. Геоботанический словарь. – 2-е изд., перераб. и доп. – Алма-Ата: Наука, 1973.
3. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969.
4. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983.
5. Василевич В.И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности / Бот. журн., 1993, № 3.
6. Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций / Бот. журн., 1995, № 6.
7. Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д. Введение в индикационную геоботанику. – М.: Изд-во МГУ, 1962.
8. Виноградов Б.В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. – М.: Высш. шк., 1964.

9. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1989.
10. Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. – М., 1986.
11. Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев). – М.: Изд-во МГУ, 1986.
12. Колесников Б.П. Некоторые вопросы лесной типологии / Тр. ин-та экологии раст. и жив. УФАН СССР. – Свердловск, 1967, вып. 53.
13. Матвеев Н.М. Аллелопатия как фактор экологической среды. – М., 1994.
14. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Динамика растительности: история и современное состояние теории / Успехи соврем. биол., 1999, № 1.
15. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности / Успехи соврем. биологии, 1983. – Т. 95. – № 2.
16. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации / Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1979. – Т. 3.
17. Миркин Б.М. Множественность синтаксономических решений: причины и следствия / Журн. общ. биологии. – 1986. – Т. 47, № 4.
18. Миркин Б.М. О некоторых теоретических аспектах развития современной эколого-флористической классификации / Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1987. – Т. 92, № 5.
19. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в СССР / Успехи соврем. биологии. – 1987. – Т. 104, №4.
20. Нацыянальны атлас Беларусі. – Мн.: УП «Мінская друкарская фабрыка», 2002.
21. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во МГУ. – 1987.
22. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. – Вып. 2.
23. Райс Э. Аллелопатия. – Мир, 1978.
24. Розенберг Г.С. Устойчивость экосистем и ее математическое описание / Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. – Уфа, 1986. – С. 120–130.
25. Сукачев В.Н. Избранные труды. – Л.: Наука. – Т. 1. – 1972.; Т. 2. – 1973.; Т. 3. – 1975.
26. Трасс Х.Х. Геоботаника: История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976.
27. Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адериго В.С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование (с «Картой растительности Белорусской ССР» м. 1:600 000). – Мн.: Наука и техника, 1979.

КОНТРОЛЬНЫЕ ТЕСТЫ

ТЕСТ 1. ВВЕДЕНИЕ

1. Фитоценология – это:

- а) наука о взаимоотношениях растений с абиотическими и биотическими факторами среды их обитания;
- б) наука о растительных сообществах, их организации, смене во времени и закономерностях распределения в пространстве;
- в) наука, которая изучает изменение растительности в геологических масштабах времени в связи с изменением климата и под воздействием человека.

2. Элементарной единицей растительности является:

- а) фитоценоз;
- б) растительная группировка;
- в) ассоциация.

3. Фитоценоз – это:

- а) совокупность растений и других эукариотных организмов, существующих на однородном участке территории;
- б) растительная часть биогеоценоза (экосистемы) с определенным видовым составом и структурой, четко ограниченной административными границами;
- в) совокупность растений, обитающих на данном однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями, как между собой, так и условиями местообитания и поэтому создающими свою особую среду, фитосреду.

4. Биоценоз – это:

- а) совокупность растений и животных, населяющих определенный биотоп;
- б) однородный участок земной поверхности с определенным видовым составом живых организмов и определенными условиями среды обитания, которые объединены обменом веществ и энергии в единый природный комплекс;
- в) исторически сложившаяся устойчивая совокупность популяций растений, животных, грибов, протистов и бактерий, приспособленных к совместному обитанию на однородном участке территории или акватории.

5. Понятие «экосистема» в отличие от понятия «биогеоценоз»:

- а) характеризуется определенностью объема, т.е. границы обусловлены характером растительного покрова (определенным фитоценозом);
- б) не имеет ранга и размерности, поэтому оно применимо как к простым искусственным, так и к сложным естественным комплексам организмов и их среде обитания.

6. Фитоценозы подразделяются на:

- а) устойчивые (климаксовые);
- б) неустойчивые (серийные);
- в) естественные и антропогенные;
- г) а + в;
- д) все ответы верны.

7. Для биогеоценоза (экосистемы) характерна структура:

- а) видовая;
- б) пространственная;
- в) экологическая;
- г) трофическая;
- д) б + в + г;
- е) все ответы верны.

8. Доминантные виды, играющие главную роль в определении состава, структуры и свойств экосистемы путем создания среды для всего сообщества, называются:

- а) эдификаторами;
- б) ассектаторами;
- в) апофитами;
- г) антропохорами.

9. Эфемероиды – это:

а) однолетние травянистые растения, завершающие полный цикл своего развития за очень короткий и обычно влажный период (от 2 недель до 6 месяцев);

б) многолетние травянистые растения с коротким периодом вегетации (4–6 недель);

в) одно- и многолетние растения, вегетация которых начинается ранней весной и заканчивается поздней осенью.

10. Структурной единицей биоценоза является:

- а) ценоэчейка;
- б) консорция;
- в) фитогенное поле;
- г) катенация.

11. В состав консортов первого концентра входят:

- а) автотрофы;
- б) биотрофы;
- в) сапротрофы;
- г) эккрисотрофы;
- д) б + в + г;
- е) все ответы верны.

12. В состав группы биотрофных консортов входят:

- а) автотрофные протисты и цианобактерии;
- б) фитопатогенные бактерии, грибы, вирусы, актиномицеты и др.;

- в) животные-фитофаги;
- г) мутуалисты;
- д) б + в + г;
- е) а + б + в;
- ж) все ответы верны.

13. В Беларуси основными эдификаторами наземных экосистем являются:

- а) ель, дуб, граб;
- б) ольха, осина, клен;
- в) кислица, майник двулистный.

14. Важнейшей отличительной чертой консорции является:

- а) связь консортов с центральным ядром (детерминантом консорции);
- б) общность эволюционной судьбы консортов;
- в) взаимное приспособление консортов друг с другом (коадаптация);
- г) все ответы верны.

15. Трофически связанные с детерминантом консорты получают от автотрофного растения:

- а) органические вещества и энергию;
- б) минеральные вещества;
- в) ростактивирующие вещества и ферменты;
- г) все ответы верны.

16. В процессе длительной сопряженной эволюции возникли виды, обладающие:

- а) экологической и биологической индивидуальностью;
- б) совокупностью приспособлений, обеспечивающих им возможность существовать в определенных условиях среды;
- в) свойственной им стратегии жизни;
- г) способностью к совместному обитанию;
- д) а + б + г;
- е) все ответы верны.

ТЕСТ 2. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ФИТОЦЕНОЗАХ

1. В.Н. Сукачев (1956) различал следующие основные формы взаимоотношений растений в фитоценозе:

- а) контактные;
- б) приспособительные;
- в) консортивные;
- г) трансбиотические;
- д) транслиотические;
- е) а + г + д.

2. Взаимоотношения растений по способам их воздействия друг на друга в растительном сообществе подразделяются на следующие группы (виды):

- а) механические;
- б) физические;
- в) экологические;
- г) ценологические;
- д) химические (аллелопатия);
- е) информационно-биологические;
- ж) а + в + г;
- з) а + в + г + д;
- и) все ответы верны.

3. Основными типами взаимодействий, выделяемых по их последствиям для растений, являются:

- а) конкуренция и взаимоограничение;
- б) приспособительные (адаптационные);
- в) изживание – ограничение, изживание – элиминация;
- г) недопущение;
- д) самоограничение, самоблагоприятствование;
- е) а + б + в + г + д.

4. К прямым (контактным) взаимоотношениям растений в составе сообщества относятся такие формы взаимодействий, как:

- а) паразитизм, эпифитизм, мутуализм;
- б) срастание корней;
- в) механические (давление при разрастании, охлестывание ветвями, сдавливание лианами);
- г) аллелопатия (корневые выделения и выделения надземных органов);
- д) б + в;
- е) а + б + в + г.

5. Растения, существующие без связи с почвой и живущие на других растениях, главным образом на стволах деревьев, называют:

- а) эпифиллами;
- б) эпифитами;
- в) эпифитотиями;
- г) эремофитами.

6. Наиболее богаты эпифитами:

- а) тропические леса;
- б) темнохвойные леса;
- в) смешанные леса умеренного и холодного климата;
- г) сады и парки.

7. Примерами настоящих эпифитов являются:

- а) многие лишайники;
- б) некоторые виды мхов и папоротников;
- в) многие протисты;
- г) некоторые орхидеи;
- д) а + б + в;
- е) все ответы верны.

8. Тип симбиотических взаимоотношений между организмами двух видов, при котором деятельность одного из них доставляет пищу или предоставляет убежище другому, называется:

- а) паразитизмом;
- б) мутуализмом;
- в) комменсализмом;
- г) синойкией;
- д) квартиранством;
- е) б + в;
- ж) в + г + д.

9. Поселение многих видов лишайников, протистов, мхов и др. на стволах и ветвях деревьев является примером таких симбиотических взаимоотношений между организмами, как:

- а) комменсализм;
- б) паразитизм;
- в) мутуализм;
- г) нахлебничество;
- д) сотрапезничество.

10. Физиологические контакты между растениями в составе фитоценоза включают:

- а) комменсализм;
- б) паразитизм;
- в) хищничество;
- г) мутуализм;
- д) сапротрофизм;
- е) б + г + д.

11. Польза, извлекаемая микотрофным растением из сожительства с грибом, сводится к тому, что гриб способствует:

- а) значительному (в 10–14 раз) увеличению всасывающей поверхности корневой системы растений;
- б) лучшему поглощению корнями растения фосфора;
- в) передаче безазотистых соединений и кислорода корням растений;
- г) усиленному развитию корней за счет выделяемых грибом ростовых веществ и витаминов;
- д) а + б + г;
- е) все ответы верны.

12. Типичными микотрофными растениями являются:

- а) хвощи;
- б) плауны и папоротники;
- в) голосеменные;
- г) покрытосеменные.

13. Большинство двудольных (80–90%) состоят в мутуалистических отношениях с:

- а) бактериями;
- б) цианобактериями;
- в) грибами;
- г) актиномицетами.

14. Симбиоз с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами широко распространен среди представителей семейств:

- а) злаков;
- б) бобовых;
- в) пасленовых;
- г) мимозовых;
- д) нимфейных.

15. Паразиты сравнительно мало распространены среди высших растений (всего 518 видов). При этом совсем нет паразитов среди:

- а) мхов;
- б) папоротников;
- в) голосеменных;
- г) однодольных;
- д) двудольных;
- е) а + б + в.

16. Растения, частично или полностью утратившие способность поглощать из почвы воду и минеральные соли, но сохранившие хлорофилл и возможность самостоятельного фотосинтеза, называются:

- а) паразитами;

- б) полупаразитами;
- в) «зелеными паразитами»;
- г) эпифитами;
- д) комменсалами.

17. Примерами полупаразитов являются:

- а) повилка европейская, виды рода раффлезия, Петров крест;
- б) виды рода заразиха;
- в) погребок большой и малый, очанки, мытник;
- г) омела белая, ремнецветник европейский.

18. Среди трансбиотических взаимоотношений можно различать воздействие одних растений на другие через:

- а) прижизненные выделения;
- б) мертвые остатки растений;
- в) содержащиеся в подстилке продукты распада растительных остатков, которые могут тормозить (или, напротив, стимулировать) рост растений;
- г) конкуренцию из-за средств жизни;
- д) а + в;
- е) а + в + г;
- ж) все ответы верны.

19. Косвенные трансбиотические взаимодействия растений в составе сообщества определяются в результате:

- а) воздействия одних высших растений на другие при посредстве иных организмов;
- б) влияния одних растений на другие через изменение ими условий окружающей среды;
- в) тесных контактов растений в подземной сфере, где корни переплетаются и даже срастаются друг с другом;
- г) а + б;
- д) все ответы верны.

20. Косвенные трансбиотические взаимоотношения в сообществе осуществляются:

- а) через изменение гидрологических условий биотопа;
- б) путем улучшения (или ухудшения) механического состава почвы, ее физико-химических свойств;
- в) через посредство других организмов;
- г) в результате перехода различных видов живых организмов сообщества из одной экологической „ниши в другую»;
- д) а + б;
- е) а + в + г.

21. Состояние, возникающее при совместном произрастании растений, когда наличные ресурсы в отношении какого-либо условия или ряда условий, необходимых для нормальной жизнедея-

тельности растений, недостаточны для удовлетворения потребности в них всех растений, входящих в состав фитоценоза, называется:

- а) гомеостазом;
- б) аллелопатией;
- в) конкуренцией;
- г) борьбой за существование;
- д) аллелосполией.

22. Влияние одних автотрофных растений, а также связанных с ними цветковых паразитов и эпифитов на другие растения через изменение среды в результате выделения в нее их биологически активных веществ (фитонцидов, антибиотиков и др.), называется:

- а) гомеопатией;
- б) аллелопатией;
- в) фитонцидностью;
- г) трансгенезом.

23. При конкуренции растения в составе фитоценоза оказывают друг на друга существенное воздействие, которое наиболее часто проявляется в:

- а) изменении их жизненного состояния;
- б) большой смертности всходов;
- в) медленном росте и развитии молодых растений;
- г) дифференциации одновозрастных особей;
- д) б + в;
- е) все ответы верны.

24. Примерами трансбиотических взаимоотношений могут быть следующие:

а) при поедании или повреждении животными определенных групп растений частично или полностью устраняются конкурентные отношения, что способствует разрастанию не поврежденных растений, усилению их влияния на сообитателей;

б) в лесостепных дубравах дуб и липа начинают вегетировать и тем самым оказывать сильное влияние на среду вначале лета – в то время, когда уже кончается вегетация ранневесенних эфемероидов;

в) взаимовлияние высших растений через взаимодействие с различными микроорганизмами (например, с клубеньковыми бактериями или грибами), которые способствуют повышению плодородия почвы;

г) в результате жизнедеятельности растений изменяются химические и физические свойства почв, иными словами, накапливаются средообразующие эдафические влияния, небезразличные для растений-сообитателей;

- д) а + б + в.

25. Какие из перечисленных ниже взаимоотношений между организмами в биогеоценозе относятся к трансбиотическим?

а) воздействие одних растений на другие через «конкуренцию» из-за средств жизни;

б) азотфиксирующие клубеньковые бактерии повышают плодородие почвы и тем самым оказывают благоприятное воздействие на растения;

в) воздействие одних растений на другие через прижизненные выделения и через вещества, образующиеся в результате разложения отмерших растений;

г) астрагал (*Astragalus spinosus*) в каменистой пустыне Ирака оказывает благоприятное влияние на траву тем, что защищает ее своими колючими ветвями от стравливания скотом, задерживая приносимый ветром мелкозем, способствует лучшему обеспечению их водой и элементами минерального питания.

26. Формирование фитосреды наиболее резко выражено:

а) в хвойных лесах;

б) в мелколиственных лесах;

в) в смешанных лесах;

г) на лугах;

д) на низинных болотах.

27. Большое разностороннее влияние растения оказывают на водный режим биогеоценозов. Оно проявляется в следующем:

а) перехват части атмосферных осадков;

б) сокращение поверхности стока и предотвращение эрозии почвы;

в) снижение скорости течения воды, покрывающей периодически или эпизодически поймы, ложбины и другие пониженные элементы;

г) повышение водоудерживающей способности почвы;

д) снижение уровня почвенно-грунтовых вод;

с) а + в + г;

ж) а + б + в + г + д.

28. Световой режим в лесных фитоценозах изменяется в зависимости от:

а) сомкнутости крон деревьев;

б) силы ветра;

в) метеорологических условий;

г) вегетационного сезона и времени суток;

д) а + в + г;

е) все ответы верны.

ТЕСТ 3. СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ

1. Для характеристики состава фитоценозов принципиальное значение имеют следующие признаки:

- а) флористический состав и количественные соотношения между видами;
- б) ценотипы и их соотношение (различия в ценотической значимости видов);
- в) численность, состав и структура ценопопуляций видов;
- г) изменение во времени и пространстве;
- д) экобиоморфный состав сообщества (спектр жизненных форм);
- е) а + в + д;
- ж) а + б + в + д;
- з) все ответы верны.

2. Флористический состав как важнейший признак фитоценоза свидетельствует о:

- а) экологических условиях, в которых находится сообщество;
- б) его истории;
- в) степени и характере его нарушенности;
- г) перспективе его формирования и функционирования как биологической системы в постоянно меняющихся условиях среды;
- д) а + в;
- е) а + б + г;
- ж) все ответы верны.

3. В каждом фитоценозе происходит отбор видов растений, зачатки которых поступают в данное сообщество. При этом различают следующие виды отбора:

- а) экотопический;
- б) ценобиотический;
- в) антропогенный;
- г) биогенетический;
- д) а + б + в;
- е) все ответы верны.

4. Роль хозяйственной деятельности человека в формировании флористического состава фитоценозов проявляется в:

- а) создании новых фитоценозов путем посадки или посева растений, нередко чуждых местной флоре;
- б) введении в существующие сообщества новых видов (например, посев люпина многолетнего в сосновых лесах Беларуси);
- в) случайном заносе диаспор растений из других регионов;
- г) интродукции растений в парки, сады и др., откуда они расселяются в местные фитоценозы;

д) поступлении с агроценозов в природные фитоценозы диаспор сорных растений;

е) все ответы верны.

5. Число видов, зарегистрированных на определенной площади (1 м^2 или 100 м^2), определяет:

а) видовое богатство фитоценозов;

б) видовую насыщенность фитоценозов;

в) полночленность фитоценозов;

г) степень использования растительным сообществом ресурсов среды.

6. Под флористически неполночленными фитоценозами Л.Г. Раменский понимал сообщества, в состав которых входят не все:

а) жизненные формы растений;

б) экологические группы растений;

в) виды растений, способные в них существовать;

г) возрастные группы растений.

7. Л.Г. Раменским были выделены следующие фитоценозы:

а) абсолютно полночленные;

б) туземно полночленные;

в) практически полночленные;

г) индифферентные;

д) явно неполночленные;

е) а + б + в + д;

ж) все ответы верны.

8. Признаками, характеризующими количественное соотношение между видами в составе фитоценоза, являются:

а) обилие, встречаемость, фенофаза, ярусность;

б) фитомасса, проективное покрытие, высота и толщина стебля;

в) численность, или обилие, проективное покрытие, весовые соотношения, встречаемость.

9. Различают следующие типы проективного покрытия:

а) общее;

б) ярусное;

в) частное;

г) индивидуальное;

д) все ответы верны.

10. Частное проективное покрытие (или проективное обилие) отражает степень покрытия:

а) нижних ярусов травостоя верхними;

б) отдельных видов или популяций;

в) отдельно взятым растением;

г) каждым ярусом.

11. Во многих типах леса жизненные формы (деревья, кустарники, травы и т.д.) представлены несколькими экобиоморфами. Примерами такого рода экобиоморф могут служить:

- а) вечнозеленые хвойные деревья;
- б) листопадные деревья;
- в) вечнозеленая брусника;
- г) листопадная черника;
- д) а + б + г;
- е) все ответы верны.

12. Совокупность особей одного вида в пределах конкретного фитоценоза называется:

- а) фитоценотипом, или ценотипом;
- б) ценотической популяцией, или ценопопуляцией;
- в) ценоквантом;
- г) парцеллой.

13. Для ценопопуляции в растительном сообществе характерны такие особенности, как:

- а) численность;
- б) половой и возрастной (онтогенетический) состав;
- в) продуктивность и запас фитомассы;
- г) возрастное и жизненное состояние;
- д) все ответы верны.

14. У многолетних растений, размножающихся семенами, за основу выделения возрастных групп принято разграничение их жизненного цикла на следующие периоды:

- а) латентный (период первичного покоя), всходы (или проростки), ювенильный, имматурный, виргинильный, генеративный, сенильный;
- б) латентный, виргинильный (девственный), генеративный, сенильный;
- в) латентный, всходы, генеративный, старческий.

15. В зависимости от соотношения особей, находящихся в разных стадиях жизненного цикла, выделяют следующие типы ценопопуляций:

- а) автохтонная, эмергентная, нормальная;
- б) стохастическая, внедряющаяся и регрессивная;
- в) инвазионная, нормальная и регрессивная.

16. Нормальная ценопопуляция представлена:

- а) только взрослыми особями растений, находящимися в генеративном состоянии;
- б) только семенами или всходами (проростками);
- в) всеми возрастными группами растений, причем наибольшее количество особей преимущественно «молодых» возрастных стадий.

17. Фитоценотип (ценотип) — это:

а) совокупность видов или ценопопуляций растений, отличающихся сходной средообразующей ролью и занимающих устойчивое положение в пространстве;

б) совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал и относительно обособленных от других ценотипов;

в) совокупность особей одного вида в границах конкретного фитоценоза;

г) группы видов растений со сходным изменением их ценотической значимости в зависимости от условий произрастания или особенностей их жизненного цикла.

18. В.Н. Сукачев (1928) различал следующие основные группы фитоценотивов:

а) эдификаторы;

б) доминанты;

в) кодоминанты;

г) содоминанты;

д) ассектаторы;

е) антропофиты.

19. В пределах группы эдификаторов В.Н. Сукачев выделял:

а) аутохтонные;

б) прогрессивные;

в) дигрессивные;

г) стохастические.

20. Л.Г. Раменский выделял три группы ценотипов:

а) трофоморфы, гидроморфы, экоморфы;

б) ацидофилы, базифилы, нейтрофилы;

в) виоленты, пациенты, эксплеренты;

г) эвтотрофы, мезотрофы, олиготрофы.

21. Растения, не обладающие большой энергией жизнедеятельности и роста, но способные выносить жесткие экологические условия, Л.Г. Раменским названы:

а) виолентами;

б) пациентами;

в) эксплерентами.

ТЕСТ 4. СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ

1. Под структурой фитоценозов следует понимать:

- а) разнообразие в них видов и соотношение численности и биомассы всех входящих в них популяций;
- б) соотношение экологических групп растений, складывающееся в течение длительного времени в определенных климатических, почвенно-грунтовых и ландшафтных условиях;
- в) пространственное взаиморасположение растений (и их частей) в растительном сообществе;
- г) а + б;
- д) а + б + в.

2. Структура фитоценозов определяется:

- а) составом и количественным соотношением компонентов растительных сообществ;
- б) условиями произрастания растений;
- в) воздействием зоокомпонентов;
- г) формой и интенсивностью воздействия человека;
- д) а + б + в;
- е) все ответы верны.

3. Структура фитоценоза дает представление об:

- а) объеме среды, используемой сообществом;
- б) особенностях контакта входящих в его состав растений со средой;
- в) эффективности и полноте использования растительным сообществом природных ресурсов;
- г) а + б;
- д) все ответы верны.

4. Структура фитоценоза зависит от:

- а) экобиоморфного состава растительного сообщества;
- б) численности и жизненного состояния особей сосудистых растений, относящихся к основным формам роста (деревьям, кустарникам, кустарничкам, травам);
- в) присутствия и количественного участия мхов и лишайников, протестов, водорослей и макромицетов;
- г) высоты и сомкнутости надземных побегов компонентов сообщества;
- д) все ответы верны.

5. Важнейшими признаками структуры фитоценоза являются:

- а) степень сомкнутости растительного покрова и особенности вертикального распределения листовой поверхности;
- б) наличие достаточно дифференцированных ярусов или, наоборот, их отсутствие;

- в) однородность или неоднородность горизонтального расчленения;
- г) а + в;
- д) а + б + в.

6. Вертикальная структура фитоценозов имеет два полярных варианта, связанных плавными переходами:

- а) ярусность;
- б) фитоценоотические горизонты;
- в) вертикальный континуум;
- г) а + б.

7. Основной фактор, определяющий вертикальное распределение растений, – это:

- а) количество света, обуславливающее температурный режим и режим влажности на разных уровнях над поверхностью почвы в биогеоценозе;
- б) жесткие конкурентные отношения между различными видами растений и их консортами;
- в) эдафические, или почвенно-грунтовые, условия местообитания;
- г) рельеф местности.

8. Масса подземных органов обычно в несколько раз (иногда в 10 и более) превышает массу надземных органов в таких сообществах, как:

- а) луговые;
- б) полукустарниковые;
- в) тундровые;
- г) пустынные;
- д) все ответы верны.

9. Элемент вертикальной структуры фитоценозов, проявляющийся в том случае, когда сообщество образовано контрастными по высоте жизненными формами растений, представляет собой:

- а) ценоэлемент;
- б) синузию;
- в) ярус;
- г) ценотип;
- д) фитоценоотический горизонт.

10. Ярусы различаются:

- а) условиями среды в горизонтах, к которым приурочены надземные органы образующих их растений;
- б) особенностями светового и температурного режимов;
- в) влажностью воздуха;
- г) содержанием в воздухе CO_2 и O_2 ;
- д) а + б + в + г.

11. Различают несколько типов ярусов (по Работнову Т.А.):

- а) устойчивые по сезонам и по годам (например, ярусы из вечно-зеленых деревьев, кустарников, кустарничков, мхов, лишайников);
- б) круглогодично существующие, но резко изменяющиеся от вегетационного к невегетационному сезону (ярусы, образованные листопадными деревьями, кустарниками, кустарничками);
- в) образованные травами;
- г) эфемерные, существующие непродолжительное время, образованные травами (эфемериды, эфемероидами), иногда мхами;
- д) формирующиеся лишь в отдельные годы, например ярус однолетних трав в тех пустынях, где атмосферные осадки в достаточном количестве выпадают лишь в некоторые годы;
- е) повторно формирующиеся в течение вегетационного сезона в связи с отчуждением надземных органов в результате скашивания или сжатия;
- ж) а + б + в + г.

12. Ярусное расположение растений:

- а) позволяет сосуществовать в сообществе разнокачественным по своей экологии видам;
- б) делает местообитание экологически более емким;
- в) создает большое количество экологических ниш, особенно в отношении к световому режиму;
- г) снижает конкуренцию и обеспечивает устойчивость сообщества;
- д) все ответы верны.

13. В лесах умеренной зоны обычно выделяют следующие ярусы:

- а) первый (верхний) ярус образуют деревья первой величины (дуб черешчатый, липа сердцевидная, вяз гладкий и др.);
- б) второй — деревья второй величины (рябина обыкновенная, яблоня, груша, черемуха и др.);
- в) третий ярус составляет подлесок, образованный кустарниками (лещина обыкновенная, крушина ломкая и др.);
- г) четвертый ярус состоит из высоких трав (крапива, сныть обыкновенная) и кустарничков (черника);
- д) пятый ярус сложен из низких трав;
- е) в шестом ярусе — мхи и лишайники;
- ж) все ответы верны.

14. Расчленение на ярусы отсутствует в таких типах фитоценозов, как:

- а) большинство травяных;
- б) тропические дождевые леса;
- в) определенные типы широколиственных лесов;
- г) а + б + в.

15. Отсутствие (или слабая выраженность) ярусности в травянистых сообществах можно объяснить:

- а) наличием только одной жизненной формы;
- б) небольшой высотой растений;
- в) наличием преимущественно многолетних трав;
- г) примерно одинаковой освещенностью всех особей растений независимо от их высоты и экологических особенностей.

16. Подземная ярусность отсутствует:

- а) в еловых лесах;
- б) в луговых фитоценозах;
- в) на солончаках и солонцах;
- г) в степных и пустынных сообществах;
- д) а + б + г;
- е) б + г;
- ж) все ответы верны.

17. Фитоценотический горизонт – это:

- а) вертикально обособленная и по вертикали далее нерасчлененная структурная часть биогеоценоза;
- б) вертикальная часть растительного сообщества, характеризующаяся определенным флористическим составом и определенным составом органов этих растений;
- в) искусственное морфологическое членение растительного покрова, при котором (в отличие от ярусного членения) растение как бы разрезается по вертикали, образуя горизонтальные слои.

18. В лесах умеренной зоны обычно различают следующие фитоценотические горизонты, сформированные:

- а) кронами деревьев;
- б) подкрановой частью стволов высоких деревьев, а также деревьями меньшей высоты, кустарниками и соответствующими консортами (например, лишайниками);
- в) кустарничками или травами, куда кроме трав и кустарничков входят нижние части стволов деревьев и кустарников со свойственными им эпифитами;
- г) мхами, лишайниками, стелющимися растениями, включая нижние части более высокорослых растений и их всходы;
- д) а + б + в + г.

19. При выделении фитоценотических горизонтов отпадают такие спорные вопросы, возникающие при разграничении ярусов, как:

- а) сколько ярусов включает тот или иной фитоценоз;
- б) при какой сомкнутости надземных органов соответствующих видов растений считать ярус выраженным или невыраженным;
- в) куда относить лианы, эпифиты, подрост;
- г) все ответы верны.

20. Лианы и эпифиты входят в состав:

- а) верхних горизонтов;
- б) нижних горизонтов;
- в) тех горизонтов, к которым принадлежат части деревьев и кустарников, служащие им опорой.

21. Каждый фитоценогический горизонт характеризуется:

- а) определенным флористическим составом;
- б) составом органов данных растений;
- в) степенью заполненности пространства этими органами;
- г) б + в;
- д) все ответы верны.

22. Участок растительного покрова с определенным составом видов или их количественным соотношением, связанным с фитоценогическими причинами, называется:

- а) парцеллой;
- б) ценоячейкой;
- в) микрогруппировкой;
- г) ценоквантом;
- д) филламентом.

23. Структурная часть фитоценоза, ограниченная в пространстве или во времени (занимающая определенную экологическую нишу) и отличающаяся от других подобных частей в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоценогическом отношении, называется:

- а) ценопопуляцией;
- б) ценотипом;
- в) синузией;
- г) ценоквантом.

24. В качестве синузий можно рассматривать:

- а) каждый хорошо ограниченный ярус лесных фитоценозов;
- б) совокупность эпифитов, лианы, эпифитные лишайники;
- в) весенние лесные эфемероиды;
- г) группы однолетников, существующие в пустынях лишь в годы с обильными атмосферными осадками;
- д) а + в;
- е) все ответы верны.

25. Среди временных синузий выделяют:

- а) сезонные;
- б) суточные;
- в) флуктуационные;
- г) демутационные;
- д) а + в + г;
- е) а + б + в.

26. Важнейшими признаками синузии являются следующие:

- а) синузию образуют растения одной или нескольких близких жизненных форм;
- б) растения в синузии сближены, сомкнуты в подземных или надземных частях;
- в) экологическое сходство растений, входящих в одну синузию;
- г) морфологическая обособленность, пространственная выраженность;
- д) определенные взаимодействия между растениями, их влияние на среду и, как следствие, создание своей экосреды;
- е) относительная автономность, выражающаяся в том, что синузии одного и того же типа могут существовать с синузиями иных типов в разных комбинациях;
- ж) а + в + д + е;
- з) все ответы верны.

27. Синузиями являются:

- а) древостой, образованный елью, сосной или любой другой породой;
- б) покров черники или вереска;
- в) пятно осоки волосистой в дубраве;
- г) смешанный древостой ели и пихты;
- д) древостой, образованный смесью дуба, клена, ясеня;
- е) покров из эфемероидов в дубраве;
- ж) лишайниковый ковер из кустистых форм в сосняке;
- з) а + б + г + ж;
- и) все ответы верны.

28. Синузии характеризуются следующими функциональными особенностями:

- а) входящие в состав синузии растения обладают сходством в потребностях, ценотическим родством, сходством в трансформации среды в благоприятную для себя и своих партнеров сторону;
- б) в синузии идет единый ценотический процесс;
- в) в синузии идут ценотический и экологический отборы;
- г) все ответы верны.

29. Примером флуктуационной синузии может служить:

- а) группа весенних эфемероидов, хорошо ограниченная во времени от синузии трав летней вегетации, которые отличаются от весенних по своему видовому составу, структуре, экологически и ценотически;
- б) заросли иван-чая на гарях и вырубках, существующие короткое время;
- в) группа однолетних трав, возникающих в некоторых пустынях в годы с большим количеством атмосферных осадков;

г) синузия лютика ползучего на заливных лугах при продолжительном застое весенних паводков.

30. Горизонтальное расчленение фитоценозов – мозаичность – выражается наличием в биоценозе различных микрогруппировок, которые различаются:

- а) видовым составом;
- б) количественным соотношением разных видов;
- в) сомкнутостью;
- г) продуктивностью и другими признаками и свойствами;
- д) все ответы верны.

31. Мозаичность в лесу наименее выражена там, где:

- а) древесный ярус образован одним видом;
- б) древесный ярус образован видами, сходными по их влиянию на среду;
- в) в древесном ярусе представлены разные экобиоморфы (хвойные и мелколиственные породы деревьев);
- г) отсутствуют и слабо развиты кустарники;
- д) условия произрастания для большинства видов малоблагоприятны;
- е) а + в + д;
- ж) а + б + г + д;
- з) все ответы верны.

32. Мозаичность наиболее выражена:

- а) на пойменных лугах;
- б) в смешанных хвойно-широколиственных лесах;
- в) на верховых болотах;
- г) в хвойных лесах.

ТЕСТ 5. ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ

1. Под динамикой фитоценозов и растительности в целом (синдинамикой) понимают:

- а) обратимые изменения растительных сообществ в пределах суток, года и от года к году;
- б) изменения фитоценозов при увеличении возраста особей эдификаторов;
- в) различные варианты постепенных направленных изменений, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними факторами и, как правило, имеют необратимый характер;
- г) длительные циклические изменения, вызванные, например, регулярно повторяющимися пожарами в лесу;
- д) а + б + г;
- е) все ответы верны.

2. Основными формами динамики растительности являются:

- а) нарушения фитоценозов;
- б) сукцессии фитоценозов;
- в) эволюция фитоценозов;
- г) а + б + в.

3. Различают следующие типы изменчивости фитоценозов:

- а) суточную;
- б) сезонную;
- в) многогодичную;
- г) возрастную;
- д) все ответы верны.

4. Суточная изменчивость фитоценозов проявляется лишь в период:

- а) вегетации;
- б) начала цветения;
- в) цветения;
- г) образования семян и плодов;
- д) созревания плодов.

5. За сутки изменяются такие жизненные функции растений, как:

- а) фотосинтез;
- б) интенсивность поглощения воды и минеральных элементов;
- в) транспирация;
- г) выделение метаболитов, что в свою очередь ведет к колебаниям в составе воздуха внутри фитоценозов содержания CO_2 , специфических выделений и др.;
- д) все ответы верны.

6. Сезонная изменчивость фитоценозов обусловлена изменениями в течение года:

- а) светового и температурного режимов;
- б) общего климата;
- в) гидрологического режима;
- г) фитоклимата;
- д) а + б + в;
- е) все ответы верны.

7. Изменения, происходящие в фитоценозах по годам или периодам лет, связанные с неодинаковыми метеорологическими и гидрологическими условиями отдельных лет, называются:

- а) сукцессией;
- б) трансформацией;
- в) флуктуацией;
- г) демутацией.

8. По степени выраженности флуктуации подразделяются на несколько типов:

- а) скрытые;
- б) осцилляционные (осцилляции);
- в) циклические;
- г) дигрессионно-демутационные;
- д) а + б + г;
- е) все ответы верны.

9. Скрытые флуктуации происходят:

- а) в монодоминантных травяных ценозах;
- б) в фитоценозах, образованных видами с многолетними надземными органами (древесные растения, мхи, лишайники);
- в) в сложных флористически богатых многоярусных лесных сообществах.

10. Примерами осцилляции могут быть:

- а) смена доминант на некоторых типах лугов во влажные и сухие годы;
- б) сезонные изменения флористического и экобиоморфного состава фитоценозов;
- в) флуктуации с чередующимися по годам изменениями на уровне субдоминант;
- г) сезонная динамика продуктивности.

11. Дигрессионно-демутационные флуктуации характеризуются:

- а) сменой доминант и субдоминант на пойменных лугах в результате резкого отклонения от средних для данных биогеоценозов метеорологических и гидрологических условий;
- б) изменениями экобиоморфного состава фитоценозов;

в) сильным нарушением фитоценозов с последующей их демутацией – возвратом к состоянию, близкому к исходному, как только причина, обусловившая изменение, перестала действовать;

г) сезонными изменениями в количественном соотношении компонентов фитоценозов.

12. Примерами дигрессионно-демутационных флуктуации могут быть:

а) возникающие под влиянием весеннего застоя полых вод сменяемые злаковых травостоев ползучелютиковыми с последующим возвратом преобладания злаков;

б) превращение в ползучелютиковые ценозов с преобладанием различных видов злаков;

в) способность особей многих видов растений под влиянием засухи переходить в покоящееся состояние, а после прекращения засухи – возможность быстрого возврата фитоценозов к исходному состоянию;

г) а + в;

д) все ответы верны.

13. Первичная продуктивность биогеоценозов – это создание органического вещества:

а) автотрофными организмами (фотосинтезирующими зелеными растениями);

б) гетеротрофами (бактериями, грибами, животными);

в) всеми живыми организмами экосистемы.

14. При изучении биологической продукции необходимо определять массу:

а) только живых растений;

б) только живых растений и опада;

в) живых растений, опада, отмерших стволов деревьев и кустарников, а также отмерших подземных органов;

г) а + б;

д) все ответы верны.

15. Биомасса – это:

а) выраженное в массе количество живого вещества, приходящееся на единицу площади или объема местообитания ($\text{г}/\text{м}^2$, $\text{кг}/\text{га}$, $\text{г}/\text{м}^3$ и т.п.);

б) прирост первичной продукции на единице пространства за единицу времени (например, $\text{г}/\text{м}^2$ за сутки);

в) суммарная масса особей вида, группы видов или сообщества организмов, выраженная в единицах массы сухого или сырого вещества, отнесенных к единице площади или объема местообитания ($\text{кг}/\text{га}$, $\text{г}/\text{м}^2$, $\text{г}/\text{м}^3$).

16. Биомасса живого вещества в наземных экосистемах представлена:

а) растениями, животными, грибами и бактериями примерно в равном соотношении;

б) преимущественно животными и микроорганизмами;

в) более чем на 95% растениями.

17. Сукцессией называется:

а) многократно повторяющаяся изменчивость фитоценозов по годам или периодам лет;

б) сезонная изменчивость фитоценозов, обусловленная резкими колебаниями температурного режима на протяжении вегетационного периода;

в) необратимое и направленное, т.е. происходящее в определенном направлении, изменение растительного покрова, проявляющееся в смене одних фитоценозов другими.

18. По происхождению различают два основных типа сукцессии:

а) постоянные;

б) временные;

в) первичные;

г) флуктуационные;

д) вторичные.

19. Первичные сукцессии начинаются с возникновения фитоценозов на:

а) скальных породах;

б) абсолютных суходолах;

в) отложениях водных потоков;

г) остывшей лаве после вулканического извержения;

д) полянах в лесу;

е) а + в + г;

ж) а + б + в + г.

20. Различают следующие процессы, происходящие в случае первичной сукцессии:

а) образование субстрата;

б) миграция растений, их приживание и агрегация;

в) взаимодействие растений;

г) изменение растениями среды;

д) смена фитоценозов;

е) а + б + г + д;

ж) все ответы верны.

21. Миграция (распространение) растений осуществляется путем переноса из одного места в другое:

а) семян, спор и других зачатков;

- б) целых растений;
- в) вегетативных органов растений;
- г) а + в;
- д) все ответы верны.

22. Приживание растений, возникающих из зачатков, приносимых извне, возможно в том случае, если:

- а) они оказываются в благоприятных экотопических условиях;
- б) всходы развиваются с гомеостазным составом консортов;
- в) они имеют возможность размножаться семенами;
- г) все ответы верны.

23. Вторичные сукцессии существенно отличаются от первичных тем, что они начинаются в условиях уже сформировавшейся почвы, где содержатся:

- а) многочисленные микроорганизмы (бактерии, протесты, грибы);
- б) споры и семена растений, их покоящиеся подземные органы;
- в) почвенная мезофауна;
- г) минеральные и органические вещества;
- д) все ответы верны.

24. Вторичные сукцессии:

- а) происходят намного быстрее (примерно в 5–10 раз), чем первичные;
- б) проходят значительно медленнее, чем первичные;
- в) по скорости прохождения практически не отличаются от первичных.

25. Сингенез – это процесс:

- а) заселения растениями еще не покрытых растительностью мест;
- б) заселения растениями мест после уничтожения ранее существовавшей растительности;
- в) внедрения в сложившиеся ценозы новых для них видов растений;
- г) б + в;
- д) а + б + в.

26. Различают следующие этапы сингенеза:

- а) период внедрения нового вида;
- б) период максимального участия внедрившегося вида и максимального воздействия им на среду;
- в) период постепенного или резкого снижения их участия, иногда вплоть до полного исчезновения из фитоценоза;
- г) а + б + в.

27. По темпам протекания сукцессии подразделяются на:

- а) катастрофические (внезапные) смены (например, сплошная вырубка древостоя в лесном ценозе, распашка целины и др.);
- б) кратковременные смены, происходящие сравнительно быстро и потому доступные непосредственному наблюдению;

- в) длительные смены, требующие десятков и даже сотен лет;
- г) вековые смены, совершающиеся очень медленно, на протяжении многих, столетий и тысячелетий;
- д) а + б + в + г.

28. Пирофиты – виды растений, стратегия жизни которых предусматривает влияние на них огня, обладают способностью:

- а) обсеменяться лишь после воздействия на них огня;
- б) некоторых видов геофитов переходить из вегетативного состояния в генеративное лишь после воздействия на них огня;
- в) к прорастанию семян только после их обжига;
- г) а + б + в.

29. Различают следующие типы лесных пожаров:

- а) низовые;
- б) верховые, или повальные;
- в) подземные, или торфяные;
- г) а + б + в.

30. Осушение ведет:

- а) к резкому улучшению роста многих древесных растений;
- б) к заметному снижению интенсивности роста деревьев и кустарников;
- в) к покрытию лесом безлесных болот.

30. Общим направлением изменений растительности после осушения болот является ее:

- а) мезофитизация;
- б) гигрофитизация;
- в) мезогигрофитизация;
- г) эвтрофитизация.

31. Исследованиями белорусских ученых установлено, что в лесных фитоценозах наибольшими аккумуляторами радионуклидов являются:

- а) грибы и лишайники;
- б) мхи;
- в) сосудистые растения напочвенного покрова;
- г) а + в;
- д) а + б.

32. Относительно устойчивое состояние растительного покрова, возникающее в результате автогенных и аллогенных сукцессий, называется:

- а) гомеостазом;
- б) климаксом;
- в) стабильностью;
- г) стенотипом;
- д) репрезентативностью.

ТЕСТ 6. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

1. Выделение и классификация типов фитоценозов представляет сложную проблему, которая заключается в том, что:

а) фитоценозы образованы видами, относящимися к разным биоморфам;

б) для фитоценозов характерна динамичность, которая выражается в его сезонной, флюктуационной (а иногда и возрастной) изменчивости;

в) в результате воздействия человека растительность представлена большим разнообразием антропогенных модификаций, коренных и производных фитоценозов;

г) в результате конвергенции различные по своей природе фитоценозы могут быть отнесены к одному и тому же типу;

д) многие фитоценозы связаны друг с другом переходами и потому границы между ними можно провести лишь условно;

е) б + г + д;

ж) а + б + д;

з) все ответы верны.

2. По принципам, положенным в основу классификаций растительности, их можно условно разделить на следующие группы:

а) морфолого-флористические;

б) эколого-флористические;

в) топологические;

г) эколого-динамические;

д) а + б;

е) все ответы верны.

3. Основной единицей классификации растительного покрова, представляющей собой совокупность однородных фитоценозов, является:

а) формация;

б) фация;

в) ассоциация;

г) союз.

4. Фитоценозы, входящие в состав определенной ассоциации, должны отличаться следующими признаками:

а) одинаковым ярусным и сходным мозаичным сложением;

б) наличием в каждом ярусе одного и того же доминанта;

в) сходным составом и сходным участием в сложении фитоценозов видов с различными экологическими свойствами;

г) сходными сезонной и флюктуационной изменчивостью, реакцией на одинаковые воздействия факторов среды, жизненным состоянием основных компонентов;

- д) а + в + г;
- е) а + б + в + г.

5. Иерархическая система таксономических единиц в морфолого-флористической классификации включает следующие синтаксоны:

- а) ассоциация – группа ассоциаций – формация – класс формаций – тип растительности;
- б) ассоциация – группа ассоциаций – тип растительности – группа формаций – класс формаций;
- в) ассоциация – группа ассоциаций – формация – группа формаций – класс формаций – тип растительности.

6. В одну формацию объединяются:

- а) однородные ассоциации;
- б) ассоциации, в которых господствующий ярус сложен одним и тем же доминирующим видом;
- в) сообщества с доминантами одной жизненной формы;
- г) ассоциации со сходными субдоминантами независимо от того, какие виды (или жизненные формы) доминируют в господствующем ярусе.

7. Группа формаций объединяет:

- а) все ассоциации, имеющие одни и те же доминанты, что же касается содоминантов I порядка, то они должны представлять одну и ту же жизненную форму;
- б) все формации, доминанты которых можно отнести к одной и той же группе основных жизненных форм, сходных между собой, прежде всего по отношению их к климату;
- в) формации, доминанты которых следует относить к одной и той же жизненной форме;
- г) б + в;
- д) все ответы верны.

8. По И. Браун-Бланке, основным критерием выделения таксономических единиц растительности является:

- а) ярусное сложение фитоценозов;
- б) экобиоморфный состав;
- в) флористический состав;
- г) жизненное состояние доминантных видов.

9. Браун-Бланке ввел представление о верности видов, т.е. о степени приуроченности их лишь к определенным типам фитоценозов. Он различал следующие градации верности видов:

- а) верные, прочные, надежные, ненадежные виды;
- б) постоянные, достаточно верные, благосклонные, индифферентные виды;
- в) верные, постоянные, надежные, чуждые виды;

г) верные, постоянные, благосклонные, индифферентные, чуждые виды.

10. Достоинства метода Браун-Бланке:

а) четкая методология, которая позволяет классифицировать любой тип растительности независимо от того, дискретна она или непрерывна;

б) высокая информативность синтаксонов, отражающих экологические условия и сукцессионный статус сообществ;

в) гибкость критериев классификации;

г) открытость системы, преемственный характер развития классификации;

д) совершенная система номенклатуры и развитая форма документирования результатов синтаксономического исследования;

е) б + в + д;

ж) все ответы верны.

11. Наибольшие трудности в применении подходов Браун-Бланке возникают при изучении:

а) бедной видами растительности Крайнего Севера и Антарктики;

б) луговой растительности континентальных районов;

в) очень богатой видами растительности тропических лесов с резко выраженным мозаичным сложением;

г) лесной и болотной растительности умеренных поясов.

12. Укажите правильное название ассоциации (по А.П. Шенникову), в разных ярусах которой доминируют сосна, можжевельник, черника, брусника, мох:

а) сосняк чернично-бруснично-мшисто-можжевельный;

б) сосняк можжевельно-чернично-бруснично-мшистый;

в) сосняк чернично-бруснично-можжевельно-мшистый.

13. Укажите правильное название ассоциации по латыни (по В.В. Алехину) с доминантами в разных ярусах сосны, можжевельника, брусники и мха:

а) *Pinus sylvestris* – *Juniperus communis* – *Vaccinium vitis idaea* – *Pleurozium schreberi*;

б) *Pinetum sylvestris* – *Juniperus communis* – *Vaccinium vitis idaea* – *Pleurozium schreberi*;

в) *Pinetum sylvestris* + *Juniperus communis* + *Vaccinium vitis idaea* + *Pleurozium schreberi*.

14. П.С. Погребняк применительно к лесам украинско-белорусского Полесья и лесостепи разработал «эдафическую сетку», состоящую из двух координат – увлажнение и богатство почвы. По увлажнению он выделял следующие типы растительности:

а) ксерофильные (очень сухие);

б) мезо-ксерофильные (сухие);

- в) мезофильные (свежие);
- г) мезо-гигрофильные (влажные);
- д) гигрофильные (сырые);
- е) ультрагигрофильные (болота);
- ж) все ответы верны.

15. По богатству почвы П.С. Погребняк выделял следующие типы лесов (трофотопов):

- а) боры (наиболее бедные почвы);
- б) простые суборы;
- в) сложные суборы;
- г) комплексные суборы;
- д) дубравы (наиболее богатые почвы);
- е) а + б + в + д;
- ж) а + б + г + д.

16. Эдафо-фитоценотические ряды типов еловых лесов В.Н. Сукачева представляют собой схему ординации этих лесов, проведенную с учетом:

- а) уровня залегания грунтовых вод;
- б) кислотности почвы и обеспечения растений элементами минерального питания;
- в) увлажнения в сочетании с обеспечением растений элементами минерального питания;
- г) кислотности почвы, уровня грунтовых вод и содержания микроэлементов.

17. В эдафо-фитоценотическом ряду типов еловых лесов В.Н. Сукачева от ельника кисличного, приуроченного к умеренно влажным, достаточно богатым почвам, отходит ряд возрастающего увлажнения в сочетании с ухудшением обеспеченности растений элементами минерального питания. Этот ряд представлен следующим образом:

- а) ельник-кисличник – ельник-долгомошник – ельник-черничник – ельник-сфагновый;
- б) ельник-кисличник – ельник-сфагновый – ельник-долгомошник – ельник-черничник;
- в) ельник-кисличник – ельник-черничник – ельник-долгомошник – ельник-сфагновый.

18. В эдафо-ценотическом ряду типов еловых лесов при снижении обеспеченности водой и элементами минерального питания ельник-кисличник сменяется:

- а) сосняком лишайниковым;
- б) ельником брусничным;
- в) ельником липовым;
- г) ельником дубовым.

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

ТЕСТ 1. Введение

1б	2в	3в	4в	5б	6г	7е	8а
9б	10б	11д	12д	13а	14г	15а	16е

ТЕСТ 2. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах

1б,г	2г	3д	4д	5в	6е	7е
8в	9в	10ж	11ж	12а,б	13ж	14в
15д	16д	17д	18б	19в	20а	21е
22е	23д	24б,в	25ж	26е	27е	28е

ТЕСТ 3. Состав фитоценозов

1ж	2ж	3д	4е	5б	6в	7е
8в	9д	10б	11е	12б	13д	14а,б
15в	16в	17а,г	18а,д	19а,в	20в	21б

ТЕСТ 4. Структура фитоценозов

1в	2е	3д	4д	5д	6а,в	7а	8д
9в	10д	11ж	12д	13ж	14г	15а,б	16д
17б,в	18д	19б,в	20в	21д	22в	23в	24е
25д	26з	27з	28г	29в,г	30д	31ж	32б

ТЕСТ 5. Динамика фитоценозов

1е	2г	3д	4а	5д	6е	7в	8д
9а,б	10а,в	11в	12д	13а	14г	15а,в	16б,в
17б	18в,д	19е	20ж	21д	22г	23д	24а
25д	26г	27д	28г	29г	30а,в	31д	32б

ТЕСТ 6. Классификация растительности

1з	2е	3в	4е	5в	6б,в
7в	8в	9г	10ж	11а,в	12б
13а	14ж	15е	16в	17в	18б

ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ

1. Фитоценология как наука.
2. Характеристика фитоценоза, биогеоценоза.
3. Строение консорциума.
4. Взаимоотношение растений с паразитными грибами.
5. Микосимбиотрифия.
6. Взаимоотношения растений с сапротрофными грибами.
7. Симбиоз бактерий с растениями, актиномицетами, цианобактериями.
8. Эпифиты и растения.
9. Лианы и их связь с растениями.
10. Влияние фитофагов на растения. Примеры.
11. Роль опылителей для растений.
12. Эпизоохория.
13. Синзоохория.
14. Эндозоохория.
15. Механическое воздействие животных на растения. Примеры.
16. Контактные взаимоотношения между растениями в фитоценозах. Примеры.
17. Конкуренция между растениями.
18. Аллелопатия.
19. Благоприятное воздействие одних видов растений на другие.
20. Флористический состав фитоценоза. Роль факторов.
21. Флористическая полночленность фитоценозов.
22. Различия в ценотической значимости видов фитоценозах (доминанты, эдификаторы, ассектаторы).
23. Ценотическая значимость видов в фитоценозах по Л.Г. Раменскому.
24. Состав ценотических популяций (возрастные группы).
25. Группа особей популяции, находящихся в состоянии первичного покоя.
26. Виргинальные особи.
27. Генеративные особи.
28. Сенильные особи.
29. Значение разнообразия состава популяций.
30. Структура фитоценоза. Ярусность. Слои и горизонты.
31. Мозаичность и микрогруппировки в фитоценозах.
32. Суточная и сезонная изменчивость фитоценоза.
33. Флуктуации (разногодичная изменчивость).
34. Экологические и зоогенные флуктуации.
35. Фитоциклические флуктуации.
36. Антропогенные и паразитные флуктуации.
37. Первичные сукцессии.

38. Вторичные сукцессии и их типы.
39. Антропогенные смены растительности.
40. Воздействие огня на растительность.
41. Осушение и орошение как фактор смены растительности.
42. Влияние выпаса скота на растительность.
43. Техногенные сукцессии.
44. Зоогенные сукцессии.
45. Климатогенные сукцессии.
46. Что такое ассоциация.
47. Способы наименования ассоциаций.
48. Флористическая классификация растительности Браун-Бланке.
49. Методы изучения растительного покрова.
50. Выбор пробных площадок.
51. Оценка участия видов в сложении фитоценоза.
52. Учет проективного покрытия.
53. Учет продуктивности и продукции фитоценозов.

Репозиторий ВГУ