

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра фундаментальной и прикладной биологии

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

Курс лекций

*Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2025*

УДК 581.9(075.8)
ББК 28.58я73
Ф64

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 2 от 30.12.2024.

Составители: доцент кафедры фундаментальной и прикладной биологии ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **И.М. Морозова**; специалист ботанического сада ВГУ имени П.М. Машерова, магистр биологических наук **И.М. Морозов**

Р е ц е н з е н т ы :
кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии УО «ВГМУ»;
декан факультета химико-биологических
и географических наук ВГУ имени П.М. Машерова,
кандидат биологических наук, доцент *Т.А. Толкачёва*

Фитоценология : курс лекций / сост.: И.М. Морозова,
Ф64 И.М. Морозов. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2025. – 124 с.
ISBN 978-985-30-0207-2.

Предлагается лекционный курс по учебной дисциплине «Фитоценология» для студентов специальностей 1-33 01 01 Биоэкология, 7-06-0511-01 Биология.

Изучение фитоценологии позволит приобрести студентам современные знания об особенностях организации, закономерностях функционирования и способах регуляции биологических процессов организмов, необходимые будущим высококвалифицированным специалистам.

УДК 581.9(075.8)
ББК 28.58я73

ISBN 978-985-30-0207-2

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
МОДУЛЬ 1: ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ И ИХ КОНСОРТАМИ	6
Лекция 1. Введение в фитоценологию. Взаимоотношения растений с грибами и прокариотами	6
Лекция 2. Влияние основных экологических факторов на растения и растительные сообщества	11
Лекция 3. Взаимоотношения растений друг с другом	25
Лекция 4. Взаимоотношения между растениями и их консортами	31
Лекция 5. Совокупное воздействие растений, входящих в фитоценоз, на экотоп	44
МОДУЛЬ 2: ОРГАНИЗАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ	51
Лекция 1. Состав фитоценозов. Фитоценотические популяции	51
Лекция 2. Возрастная структура ценопопуляции	58
Лекция 3. Роль жизненных форм в фитоценозе. Экологическая форма	62
Лекция 4. Горизонтальная структура фитоценоза. Синузии. Мозаичность	66
Лекция 5. Вертикальная структура фитоценозов	70
Лекция 6. Изменчивость фитоценозов	73
Лекция 7. Смены фитоценозов во времени (сукцессии). Первичные сукцессии	80
Лекция 8. Вторичные сукцессии. Типы сукцессий	84
МОДУЛЬ 3: КЛАССИФИКАЦИЯ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	96
Лекция 1. Классификация растительности. Ассоциация – основная единица растительности	96
Лекция 2. Экологические классификации. Физиономически-экологические классификации. Филоценогенетические (историко-генетические) классификации. Флористические классификации	99
Лекция 3. Методы изучения растительности	104
Лекция 4. Геоботаническое описание фитоценоза	107
ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	123

ВВЕДЕНИЕ

Курс лекций «Фитоценология» состоит из введения и трех разделов и списка литературы. В первом разделе «Взаимоотношения между растениями и их консортами» рассматриваются вопросы введения в фитоценологию, истории развития фитоценологии в Беларуси. Показаны такие понятия, как фитоценоз, биоценоз, биогеоценоз, экосистема. Рассматриваются вопросы взаимосвязи компонентов биогеоценоза, взаимоотношения растений и их консортов: между растениями и грибами-паразитами, симбиоз растений с грибами (симбиотрофия).

Во втором разделе «Организация фитоценозов» освещаются вопросы флористического состава. Изучаются различия ценотической значимости видов в фитоценозах: доминанты, эдификаторы, ассектаторы. Представлен подход Л.Г. Раменского к выделению фитоцено типов. В данном разделе показаны структура фитоценозов, вертикальное распределение органов растений в пространстве, а также большое внимание уделяется изменчивости фитоценозов. Раскрыты вопросы сезонной изменчивости структуры и динамики фитоценозов, причины смены фитоценозов во времени.

В третьем разделе «Классификация и методы изучения растительности» сделан акцент на значении классификации растительных сообществ. Показаны различные подходы к классификации: экологические и физиономические, динамически-генетические, филоценогенетические, флористические. Приведены особенности изучения растительности лугов и водной макрофитной растительности, продуктивность и продукция фитоценоза, освещены современные методы изучения различных фитоценозов, используемых белорусскими учеными, в том числе и учеными ВГУ имени П.М. Машерова.

Представленный курс лекций построен на основании учебной программы учебной дисциплины.

Цель: познакомить студентов с системой закономерностей организации и функционирования растительных сообществ; их структуры; взаимоотношений между растениями, с другими компонентами биогеоценозов; динамики растительного покрова и определения способов повышения их устойчивости; сохранения и восстановления; рационального их использования.

Задачи учебной дисциплины:

- сформировать у студентов понятия о системе организации и функционирования растительных сообществ;
- сформировать представление о системе понятий, терминов, методов исследования в фитоценологии;
- в процессе контроля и самоконтроля, лабораторных занятий осуществить закрепление знаний студентов по фитоценологии.

Место учебной дисциплины в системе подготовки специалиста с высшим образованием

Учебная дисциплина «Фитоценология» является одной из важнейших фундаментальных дисциплин в системе высшего образования. Фитоценология тесно связана с ботаникой (строение растений, систематика растений), химией (геохимия почв, химический состав растений), физиологией растений (особенности роста, развития растений, минеральное питание) и другими науками и выступает как методологическая основа для изучения структуры и функциональной активности растительных и животных систем на всех уровнях их организации. Изучение данной учебной дисциплины позволит приобрести студентам современные знания об особенностях организации, закономерностях функционирования и способах регуляции биологических процессов ор-

ганизмов, необходимые будущим высококвалифицированным специалистам. Освоение программы курса будет способствовать их развитию как профессионалов, обладающих фундаментальными знаниями и практическими навыками, необходимыми при проведении исследований на современном научно-методическом уровне.

Требования к освоению учебной дисциплины

Освоение учебной дисциплины должно обеспечить формирование следующих компетенций:

СК Разрабатывать пути решения глобальных и региональных агроэкологических проблем на основе современных методов экологической оценки агроландшафтов и методических подходов молекулярной паразитологии.

В результате усвоения дисциплины студент должен:

знать:

- современные методы исследований в области фитоценологии;
- базовые концепции в области фитоценологии;
- современные достижения в области фитоценологии;
- закономерности распределения растительности Земли;

уметь:

- работать со специальной литературой в области фитоценологии;
- определять диагностические виды в составе фитоценозов конкретных синтаксонов;

- определять принадлежность фитоценозов к ситаксонам разного уровня;
- разрабатывать и работать с определителем растительных сообществ;
- оценивать динамику процессов в разных эколого-динамических рядах;
- строить эколого-динамические ряды растительности;

владеть (иметь навыки):

- основными приемами обработки экспериментальных данных;
- научными и профессиональными знаниями в области фитоценологии; методами комплексных фитоценологических исследований.

МОДУЛЬ 1: ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ И ИХ КОНСОРТАМИ

Лекция 1. Введение в фитоценологию. Взаимоотношения растений с грибами и прокариотами

План лекции:

1. Введение в фитоценологию.
2. История развития фитоценологии.
3. История изучения растительного покрова Беларуси.

1. 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.

Термин «фитоценология» предложен Х. Гамсом (1918), который теперь часто употребляется как синоним термина «геоботаника». Одни учёные считают эти два названия синонимами, обозначающими одно и то же научное направление, другие полагают, что содержание геоботаники более широкое. В последнем случае геоботаника воспринимается как наука о растительном покрове Земли, в то время как фитоценология считается более узким направлением, связанным с изучением состава, структуры и динамики отдельных фитоценозов и их комплексов.

Перед тем как перейти к рассмотрению структуры геоботаники, следует остановиться на некоторых терминах и, в первую очередь, на таких, как «флора» и «растительность».

Флора – исторически сложившаяся совокупность видов растений на определенной территории. Флористика изучает флоры, историю их формирования, распределение отдельных видов (ареалы видов) на определенной территории, их распространение и т.д. При этом основной единицей флористики является вид как таксономическая категория.

Растительность – это совокупность растительных сообществ (фитоценозов) на какой-либо территории, то есть совокупность растений, произрастающих на какой-либо площади, вне зависимости от того, насколько сомкнуты растения и насколько сильны взаимодействия между ними (Василевич, 1983). Растительность характеризуется не только видовым составом, а, главным образом, обилием видов, их пространственной структурой, динамикой и возникающими внутри сообществ экологическими связями.

Являясь комплексной наукой, геоботаника подразделяется на ряд частных дисциплин (рис. 1).

Фитоценохорология (география растительности, хорологическая геоботаника) – раздел геоботаники, изучающий закономерности географического распределения различных синтаксономических единиц растительности на поверхности Земли;

включает в себя:

геоботаническое картографирование – составление геоботанических карт растительности различного масштаба;

геоботаническое районирование – выявление территориальной дифференциации растительности на внутренне однородные районы, обладающие индивидуальными свойствами;



Рисунок 1. Структура геоботаники как комплексной науки.

Фитоценология – раздел геоботаники, изучающий взаимодействие растений друг с другом и с окружающей средой, формирование структуры растительных сообществ и их комплексов, динамику этих процессов.

Она подразделяется:

на общую, в которой рассматриваются общие закономерности структуры растительных сообществ (синморфология), закономерности их формирования и динамики (синдинамика), взаимоотношение компонентов растительных сообществ с окружающей средой и друг с другом (синэкология), а также классификация растительных сообществ (синтаксономия);

специальную, в которой используются данные фитоценологии применительно к отдельным типам растительности. Разделами специальной геоботаники являются лесоведение, луговое ведение, болотоведение и т.д., которые, в свою очередь, служат теоретической основой прикладных наук агрономического цикла: лесоводства, луговодства, культуры болот и др.

Историческая геоботаника – раздел геоботаники, исследующий изменение растительности в геологических масштабах времени в связи с изменением климата и поверхности Земли. При изучении изменений растительности под воздействием антропогенного фактора масштабы времени сопоставимы со временем существования человеческой цивилизации – до нескольких столетий.

Таким образом, геоботаника является синтетической наукой. Так, фитоценология очень тесно связана с комплексом географических наук и ботанической географией, историческая геоботаника частично перекрывается с палеоботаникой; а фитоценология пересекается с флористикой и экологией растений.

2. История развития фитоценологии (геоботаники).

При рассмотрении истории развития геоботаники как науки можно, следуя Х.Х. Трассу (Трасс, 1976), выделить шесть периодов.

Первый период – подготовительный, продолжался с XVI в. до начала XIX в. В это время появляются, главным образом, ботанико-географические работы, несущие

в себе лишь отдельные элементы геоботаники. Так, в работах К. Гесснера, Ж.П. де Турнефора, К. Линнея и других рассматривается явление поясности растительности гор. Д. Рей, К. Линней, Ш.Ф. Бриссо-Мирабель и др. рассматривают вопросы приуроченности видов к определенным типам местообитаний, а также разрабатывают вопросы, связанные с типологией местообитаний. Рядом исследователей проводится ботанико-географическое деление некоторых районов планеты – С.П. Крашенинников описывает растительность Камчатки, П.С. Паллас разрабатывает схему районирования растительности Крыма, Х. Валенберг производит геоботаническое районирование Лапландии.

Второй период – период формирования основ науки, приходится на XIX в. Его начало связано с возникновением первоначальной идеи о растительном сообществе. Так, немецкие естествоиспытатели К.Л. Вильденов и А.Гумбольдт первыми указывают на общественный характер произрастания растений в определенных группировках. А. Гумбольдт дает общую картину распределения растительности по земному шару, указывает на связь между распределением некоторых типов растительности и количеством тепла на поверхности Земли, отмечает сходство растительности верхних поясов гор с растительностью северных равнин. О. Декандоль создает первый учебник экологии растений, развивает идею о борьбе за существование между растениями, о влиянии одного растения на другое при их совместном произрастании, дает определение двух важнейших понятий – местообитания и местонахождения. А. Декандоль изучает причины и законы распределения растений на земном шаре и пытается установить зависимость этого процесса от условий внешней среды в настоящем и геологическом прошлом Земли.

Следует отметить, что в этот период еще не разработано общепринятой терминологии, многие явления в природе называются разными учеными по-разному. Геоботаника при этом еще не признается в качестве самостоятельной науки, и исследования, по сути геоботанические, называются ботанико-географическими или фитогеографическими.

Третий период – период оформления геоботаники как отдельной науки, продолжался с конца XIX в. до 20-х гг. XX в. В это время геоботаника формируется как отдельная наука со своим объектом исследования, собственной методологией и теорией. Одним из первых, кто обосновал целесообразность выделения науки о растительности, был известный ученый И.К. Пачоский.

К. Раункиер разрабатывает оригинальную систему жизненных форм растений. Кроме этого, он был одним из первых ученых-геоботаников, кто целеустремленно внедрял точные методы анализа растительности и статистической обработки данных.

Учение о типах леса разрабатывается лесоводом-практиком Г.Ф. Морозовым. В дальнейшем идеи Морозова развивались одним из самых известных геоботаников СССР В.Н. Сукачевым.

Очень важным этапом в развитии геоботаники явился состоявшийся в 1910 г. в Брюсселе III Международный ботанический конгресс, на котором проблемы геоботаники, в частности фитоценологии, обсуждались особенно активно. Было решено узаконить основную классификационную единицу растительности – растительную ассоциацию.

В целом, подводя итог развитию геоботаники в конце XIX – начале XX в., следует сказать, что в это время начинают формироваться основные геоботанические школы. Растительное сообщество подавляющим числом ученых рассматривается как дискретное явление, границы между соседними растительными сообществами в большинстве случаев рассматриваются как четкие и легко определяемые. Непрерывность растительных сообществ при этом практически полностью отрицается, несмотря на то что начинают появляться работы, доказывающие наличие и широкое распространение этого явления в природе.

Четвертый период – активного расширения и углубления изучения растительных сообществ, продолжался с начала 20-х по начало 50-х гг. XX в. Геоботаника полностью завоевывает признание как самостоятельная наука и полностью обособляется от близких, родственных дисциплин (экологии, экологического ландшафтоведения). Продолжается развитие основных геоботанических школ.

В Ленинграде академик В.Н. Сукачев на примере лесов таежной зоны разрабатывает детальную классификацию типов сукцессий. В начале 40-х гг. В.Н. Сукачевым было создано биогеоценологическое направление, которое в значительной степени продвинуло знания о функции растительного сообщества как части всего природного единства живого и неживого – биогеоценоза.

Л.Г. Раменский развивает комплексное направление изучения растительности, среды и земель.

Подводя итог развития геоботаники в данный период, можно сказать, что в это время были достигнуты значительные успехи в изучении растительности, были созданы теоретические и практические основы различных систем классификации растительности, сформировались картографические школы и были созданы довольно детальные карты растительности. Но при этом практически всеми исследователями абсолютизируется дискретность, целостность фитоценозов, они представляются более или менее четко отграниченными друг от друга в пространстве. Основным же фактором организации сообщества считаются преобладающие по массе виды. Несмотря на то, что наряду с теорией дискретности растительных сообществ развивается и теория непрерывности растительности, последняя еще не получает признания и зачастую несправедливо критикуется.

Пятый период – период переоценок и внедрения новых методов, продолжался с начала 50-х до начала 60-х гг. XX в. Он характерен тем, что количество информации, противоречащей теории дискретности фитоценозов, становится настолько значительным, что ее уже нельзя игнорировать. Все это приводит к тому, что формируется система понятий о континууме растительности.

Свое прежнее значение и место постепенно утрачивают крупные и влиятельные школы динамической экологии (Ф.Э. Клементса) и уппсальская (Г. Э. Дю Ри), но в то же время укрепляет свое положение школа Й. Браун-Бланке.

Шестой – современный синтетический период, который начался с 60-х гг. XX в. Современное развитие геоботаники идет в нескольких направлениях:

классификационном (изучение дифференцированности растительного покрова в пространстве, его разбиение на единицы различного масштаба и построение иерархических систем выделенных единиц, а также выявление закономерностей размещения выделенных единиц в пространстве и их причины);

структурно-функциональном (изучение различных аспектов строения и функционирования фитоценоза);

динамическом (изучение изменения растительного покрова во времени и его причины);

экологическом (изучение взаимоотношений фитоценоза с окружающей средой);

продукционно-энергетическом (изучение переноса и превращения энергии в фитоценозе, анализ продуктивности растительных сообществ);

экспериментально-биоценотическом (экспериментальное изучение влияния факторов среды, внутри- и межвидовых взаимоотношений путем активного вмешательства в изучаемые сообщества, создание искусственных фитоценозов и т.д.);

синсозологическом (разработка научных основ сохранения редких и уникальных растительных сообществ).

3 История изучения растительного покрова Беларуси.

Растительный покров Беларуси по сравнению с сопредельными территориями начал исследоваться довольно поздно. Несмотря на то что первые сведения о флоре республики относятся к концу XVIII в., началом целенаправленных работ по изучению растительности Беларуси можно считать лишь конец XIX в. В это время выходят работы А. Ремана, Г.И. Танфильева, в которых оценивается влияние проводившегося в 1873-1898 гг. осушения болот на растительный покров Полесской низменности. В 1900 г. выходит в свет работа И.К. Пачоского «О растительных формациях и происхождении флоры Полесья», которая подводит итог многолетнего изучения флоры и растительности Полесья этим известным ученым. В 1902-1903 гг. публикуется «Характеристика Беловежской пуши и исторические данные о ней» Н.К. Генко, в которой автор излагает одну из первых типологических классификаций лесов. Стоит отметить, что эти работы содержат не только информацию о растительности изучаемых районов, но и крупные теоретические обобщения, которые в дальнейшем использовались исследователями растительного покрова Беларуси при изучении различных типов растительности. В целом, несмотря на приведенные выше работы, исследование растительности республики в дореволюционный период носило фрагментарный, отрывочный характер и территория Беларуси, по сути, являлась в этом отношении «белым пятном».

Активизация исследований растительного покрова восточных регионов Беларуси приходится на 20-е гг. XX ст. Это связано, главным образом, с тем, что ученые, работающие в созданных в это время высших учебных заведениях и научно-исследовательских учреждениях, начинают целенаправленно и как можно более полно обследовать растительность республики в различных районах. При этом производится, в первую очередь, оценка растительных ресурсов республики, их размещение и продуктивность, возможные пути использования, а также решается ряд научных проблем. Для выполнения этой работы организуется серия экспедиций по изучению флоры и растительности Беларуси, в работе которых, помимо белорусских исследователей, принимает участие значительное число ученых из России, преимущественно из Санкт-Петербурга. В ходе проводимых работ, выполненных В.В. Адамовым, Г.И. Васильковым, З.Н. Денисовым, Н.А. Збитковским, В.А. Михайловской, О.С. Полянской, Н.А. Пряхиным, Н.М. Савич и другими исследователями, была обследована почти вся территория восточной части Беларуси.

Одновременно с геоботаническими исследованиями на территории БССР польские исследователи изучают растительный покров Западной Беларуси. В начале 20-х гг. в Польшу возвращается И.К. Пачоский, который в то время являлся уже известным ученым. Помимо И.К. Пачоского, изучением растительного покрова Западной Беларуси занимались такие ученые, как В. Шафер, А. Козловская, В. Едлиньский, С. Тышкевич, И. Домбковская, Б. Гриневецкий и др.

В конце 20-х гг. XX в. начинается научная деятельность одного из самых крупных исследователей растительности нашей республики – И.Д. Юркевича. С 1930 г. под его руководством проводятся обширные лесотипологические исследования, результатом которых является разработанная к 1940 г. первая общая классификация типов леса и лесорастительное районирование территории Беларуси. В послевоенное время именно И.Д. Юркевич явился организатором геоботанических исследований в республике. Под его руководством коллективом ученых (Д.С. Голод, В.С. Гельтман, В. С. Адериho, В.И. Парфенов и др.) были изучены структура, распространение, продуктивность, экологическая приуроченность основных лесных формаций Беларуси.

Изучению болотной растительности в Беларуси уделялось большое внимание: изучались особенности формирования и распространения болот Беларуси, их классификация и районирование. При этом главным образом исследовалось происхождение и

запасы торфяных залежей, влияние мелиорации на болотные массивы, а также особенности хозяйственного использования мелиорированных земель.

Луга были предметом изучения многих исследователей растительного покрова нашей республики.

Своеобразным итогом изучения растительности Беларуси в этот период явилась среднемасштабная карта растительности нашей республики, составленная в 1979 г. под руководством И.Д. Юркевича коллективом авторов.

В то же время, наряду с традиционно развиваемыми направлениями исследований, в Беларуси начинают развиваться синтаксономические и синэкологические исследования. Так, классификация пойменных лугов юго-востока Беларуси на основе метода Браун-Бланке проведена Л.М. Сапегиным, общая классификация природной травянистой растительности нашей республики выполнена И.М. Степановичем. Первые шаги делаются во флористической классификации лесной, болотной и прибрежно-водной растительности.

Контрольные вопросы:

1. Фитоценология как наука. Дайте определения следующим терминам: флора, растительность, фитоценохорология, геоботаническое картографирование и районирование, фитоценология и др..
2. Назовите основные этапы развития фитоценологии (геоботаники), охарактеризуйте этапы. Назовите белорусских ученых и их достижения.
3. Расскажите историю изучения растительного покрова Беларуси.

Лекция 2. Влияние основных экологических факторов на растения и растительные сообщества

План лекции:

1. Общее представление об экологических факторах.
2. Абиотические факторы.
3. Биотические факторы.

1. Общее представление об экологических факторах.

Растения, не говоря уже о растительных сообществах, не могут существовать в отрыве от факторов внешней среды, которые в той или иной степени постоянно воздействуют на все организмы. Каждый фактор, как правило, является не постоянной величиной (хотя такие, несомненно, также есть – например сила гравитации), а варьирует в определенных пределах, причем в большинстве случаев варьирование это будет не дискретным, а более или менее постепенным, то есть каждый фактор будет изменяться по градиенту.

Экологические факторы, воздействующие на растения, можно разделить на **абиотические**, т.е. факторы неживой природы, и **биотические**, являющиеся следствием взаимоотношений организмов. Факторы, связанные с влиянием человека, иногда выделяют в отдельную группу **антропогенных** факторов. Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется **экотопом**, а вся совокупность факторов, включая биотические – **биотопом**.

Абиотические факторы подразделяются:

на климатические – свет, тепло, воздух, вода (включая осадки в различных формах и влажность воздуха);

эдафические, или почвенно-грунтовые (химические, физические и механические свойства почв и грунтов);

орографические – условия рельефа (характер рельефа, высота над уровнем моря, протяженность, характер склонов и др.).

Биотические факторы можно разделить на 2 группы:

взаимоотношения растений с консортами;

взаимоотношения растений друг с другом.

Каждый фактор обладает определенной амплитудой значений, причем для каждого вида растений и определенного растительного сообщества диапазон толерантности (набор значений фактора, при которых он может существовать) неодинаков. Наименьшее значение фактора, при котором может существовать тот или иной вид или сообщество, называется **минимумом**, а наибольшее – **максимумом**. Наиболее благоприятный для организма или сообщества диапазон значений фактора называется **оптимумом** или оптимальным значением. Те значения фактора, при которых организм или сообщество существует, но в той или иной степени угнетен, называются **пессимальными значениями** или **пессимумом** (рис. 2.1).

Виды, могущие существовать при широкой амплитуде факторов, называют **эвритопными** (виды с широкими экологическими амплитудами), а виды, существование которых возможно только при узкой амплитуде факторов, называются **стенотопными** (виды с узкими экологическими амплитудами). Естественно, что эвритопные виды при прочих равных условиях будут занимать гораздо более обширные территории, чем виды стенотопные. Такие же подразделения видов возможны и по отношению к любому отдельному экологическому фактору: виды могут быть эври- и стенотермными (по отношению к температурам среды), эври- и стеногалинными (по отношению к солености) и т.д. То есть можно говорить о видах, имеющих широкую или узкую экологическую амплитуду по отношению ко всем или к одному из факторов.



Рисунок 2.1. Изменение жизнедеятельности организмов или сообществ в зависимости от дозировки фактора

В природе экологические факторы действуют не изолированно друг от друга, а совместно. С одной стороны, это может приводить к сужению синэкологической амплитуды вида по многим экологическим факторам в том случае, когда для вида условия по одному экологическому фактору будут пессимальными. С другой стороны, экологические факторы могут в той или иной степени замещать друг друга. К примеру, растения, которые в умеренном поясе не могут жить под пологом леса из-за недостатка света, в тропическом лесу, при более высоких температурах, перено-

сят значительно больший недостаток освещения. То есть в данном случае высокая температура «заместила» недостаток света.

Подавляющее большинство как биотических, так и абиотических факторов имеют клинальную изменчивость, то есть значение фактора постепенно изменяется от минимального значения к максимальному. В этом случае говорят о **градиенте** того или иного фактора. В природе имеются природные экологические градиенты различных типов, и их совместное действие определяет структуру экологических условий биосферы в целом и любой конкретной местности.

Можно выделить четыре основных типа градиентов экологических факторов среды:

широтно-зональный градиент формируется под воздействием различий в количестве солнечного тепла, поступающего на разные участки планеты;

высотно-поясной градиент формируется под влиянием изменения температуры, влажности, атмосферного давления и других факторов по мере подъема от поверхности земли;

градиент континентальности возникает вследствие изменения атмосферного давления и характера циркуляции атмосферных масс по мере удаленности территории от центра континента к океанам;

катенный градиент является результатом перераспределения влаги и химических веществ почв по мезорельефу в рамках конкретной местности.

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называется **комплексным градиентом**. Комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру фитоценозов в большей степени, чем другие, называются **ведущими**. Ведущие комплексные градиенты всегда включают в свой состав **лимитирующие факторы** среды, то есть те факторы, которые находятся в максимуме или в минимуме и поэтому сильнее прочих воздействуют на распределение и развитие растений.

Так, в тундровой зоне основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, поскольку влаги там достаточно, а обеспеченность элементами питания зависит от тепла. Чем теплее субстраты, тем активнее в них идет процесс минерализации и меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

2 Абиотические факторы.

Свет. Свет является одним из основных абиотических факторов, влияющих на жизнедеятельность растений. Только на свету происходит фотосинтез и, следовательно, могут существовать фотосинтезирующие растения.

Следует помнить, что в растениях непрерывно, вне зависимости от условий освещенности идет процесс дыхания, противоположный ассимиляции. При слабой интенсивности освещения количество энергии, затрачиваемое растением на дыхание, превышает то количество солнечной энергии, которое может быть связано растением в процессе фотосинтеза. Та интенсивность освещения, при которой расход энергии при дыхании полностью компенсируется энергией, запасаемой в процессе фотосинтеза, носит название **компенсационной точки**. У разных видов растений, в зависимости от их приспособленности к условиям окружающей среды, значение компенсационной точки может сильно различаться.

В зависимости от требовательности растений к количеству света, а также от влияния света на анатомо-морфологические особенности растительного организма выделяются 4 экологические группы растений.

Гелиофиты – светлюбивые растения, у которых компенсационная точка находится высоко, то есть процесс фотосинтеза начинает преобладать над процессом дыхания только при высокой интенсивности освещения и при этом не происходит его инги-

бирования при избыточном освещении. Для гелиофитов характерен замедленный рост побегов, низкая активность роста почек возобновления, в результате чего формируются низкорослые, компактные растения, а в горах – подушковидные. Листья, как правило, толстые, плотные, клетки эпидермиса не имеют хлоропластов, верхний эпидермис с толстой кутикулой, у горизонтально расположенных листьев мезофилл листа четко дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму, межклетники небольшие, хлоропласты в клетках мелкие, многочисленные.

Сциофиты – тенелюбивые растения, у которых процесс фотосинтеза преобладает над процессом дыхания уже при слабой освещенности, тогда как высокая интенсивность солнечного света приводит к ингибированию фотосинтеза. Эти растения, как правило, могут довольствоваться короткими промежутками времени, когда интенсивность фотосинтеза возрастает благодаря падению на растение солнечного блика, тогда как все остальное время освещенность может быть ниже компенсационной точки.

Для сциофитов характерны тонкие листья, клетки эпидермиса, которые часто содержат хлоропласты, верхний эпидермис с тонкой кутикулой, мезофилл листа очень слабо или вообще не дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму, межклетники крупные, хлоропласты в клетках крупные, их немного.

Умбропатенты (факультативные сциофиты) – теневыносливые растения, которые находятся в оптимальных условиях при достаточно высокой интенсивности освещения, но тем не менее способные в течение длительного времени выносить сильное затенение. В большинстве своем это виды, обладающие высокой экологической пластичностью. Фотосинтез у таких растений начинает преобладать над дыханием уже при низких значениях освещенности, но при увеличении интенсивности света не происходит ингибирования фотосинтеза, в отличие от типичных сциофитов.

Агелиофиты – растения, не нуждающиеся в свете (некоторые паразиты, сапротрофы).

Помимо общего количества света, получаемого в течение дня, для растений также очень важно чередование дня и ночи в течение суток (фотопериодизм). Фотопериодизм закономерно меняется от экватора к умеренным и холодным зонам. Так, в районе экватора день практически равен ночи в течение всего года, тогда как в высоких широтах летом день значительно превышает ночь, а зимой – наоборот. Растения умеренных и холодных зон (растения длинного дня) в период своего роста нуждаются в высокой продолжительности светлого периода, для того чтобы накопить достаточное количество органического вещества. Если их поместить в условия короткого дня, то они будут вегетировать, но не смогут перейти к цветению и плодоношению, так как будут испытывать постоянный недостаток в пластических веществах для образования цветков и плодов. Растения короткого дня, перенесенные в условия длинного светового дня, также не смогут перейти от вегетативного развития к генеративному. Это связано с тем, что в данном случае короткого темного периода будет недостаточно для оттока всех накопленных органических веществ из листьев и подготовки ассимиляционного аппарата к фотосинтезу. При этом продолжительность дня и ночи может быть одним из факторов, определяющих северную и южную границы распространения некоторых видов.

Тепло. Тепло является одним из наиболее важных экологических факторов, который определяет распределение растений по земному шару. Общий температурный диапазон активной жизни для растений на поверхности нашей планеты колеблется в довольно узких рамках – от +55 °C до –70 °C. Причем, помимо общего количества тепла, очень важное значение имеет также распределение его во времени, т.е. **температурный режим**. На суше температурный режим сравнительно постоянен лишь в тропиках, на остальной же территории планеты он изменяется в двух направлениях: от тропиков к полярным широтам уменьшается общее количество тепла, поступающего на

поверхность Земли, а при продвижении от побережья вглубь континентов возрастают амплитуды колебаний суточных и годовых температур.

Все растения по отношению к температуре окружающей среды можно разделить на две группы: эвритермные и stenотермные. **Эвритермные** растения имеют широкую экологическую амплитуду по отношению к этому фактору и, следовательно, способны существовать при больших колебаниях температуры среды. Способствуют этому, как правило, различные физиологические механизмы адаптации. Это выражается в особенностях химического состава протоплазмы (в частности, в ее способности изменять концентрацию растворимых веществ в широких пределах), теплоустойчивости ферментов, положении оптимума их активности и др.

Stenотермные растения приспособлены к относительно постоянным температурным условиям и не переносят их сильного колебания. Stenотермными являются многие тропические растения. Так банан (*Musa x paradisiaca*) при понижении температуры ниже +16 С° практически прекращает свой рост.

Растения и, тем более, растительные сообщества зачастую способны оказывать существенное влияние на суточный, сезонный и годовой ход температур. Особенно сильно подобное влияние выражено в лесных сообществах. Так, под пологом леса уменьшаются суточные и сезонные амплитуды температур, то есть температурный фон становится более ровным. По сравнению с открытыми пространствами в лесах несколько ниже средние суточные и годовые температуры, что связано, в первую очередь, с перехватом и отражением значительной части солнечной энергии кронами деревьев.

Вода. Вода как экологический фактор для растений может иметь значение в виде атмосферных осадков (их количества, формы (дождь, туман, роса, снег и др.), продолжительности, распределения во времени), а также в виде содержания водяного пара в атмосфере. Не следует забывать и о том, что лимитирующее воздействие на растения фактора влажности может в очень сильной степени зависеть от воздействия других абиотических факторов, особенно если они имеют критические значения. К примеру, низкая температура может препятствовать всасыванию воды из почвы, тогда как излишне высокая – приводить к чрезмерной ее транспирации растениями.

По отношению к воде как к экологическому фактору выделяются следующие группы растений:

- **ксерофиты** – растения сухих местообитаний, которые могут переносить перегрев и обезвоживание. Ксерофиты в зависимости от способа перенесения неблагоприятных условий подразделяются на несколько подгрупп:

- **зуксерофиты** хорошо переносят длительное обезвоживание и перегрев, так как их протоплазма имеет очень высокое осмотическое давление, а обмен веществ малоинтенсивен. Они имеют сравнительно неглубоко расположенную корневую систему и ксероморфное строение надземных органов (опушение, плотные сильно кутинизированные покровные ткани, в различной степени редуцированные листья и др.);

- **гемиксерофиты** устойчивы к засухе благодаря мощной корневой системе, достигающей грунтовых вод, интенсивным процессам транспирации и обмена веществ; не выносят обезвоживания;

- **суккуленты** устойчивы к засухе благодаря сильному развитию водозапасающей паренхимы в стебле, листьях или корне, клетки которой имеют большую вязкость протоплазмы и содержат большое количество связанной воды, а также плотным, часто кутинизированным покровным тканям; не выносят обезвоживания;

- **пойкилоксерофиты** при обезвоживании впадают в анабиоз;

- **криофиты** – растения, приспособленные к сухим холодным местообитаниям, например, высокогорьям;

○ **психрофиты** – ксероморфные растения, произрастающие на влажных холодных почвах; дефицит влаги у них связан с низкими температурами;

• **мезофиты** – растения, обитающие в условиях с более или менее достаточным, но не избыточным количеством воды в почве. Среди мезофитов выделяют особую группу **эфемеров** (однолетние растения) и **эфемероидов** (многолетники), вегетация которых длится всего несколько недель, и они, зачастую обитая в засушливых зонах, для вегетации используют период с достаточной водообеспеченностью;

• **гигрофиты** – сухопутные растения, произрастающие в условиях высокой влажности грунта и воздуха; у них отсутствуют приспособления, ограничивающие расходование воды, и слабо развитая корневая система, поэтому даже незначительный недостаток воды вызывает их увядание;

• **гидрофиты** – водные растения, прикрепленные к грунту и погруженные в воду только нижними частями, с хорошо развитыми корнями, механическими тканями и сосудами.

• **гидатофиты** – водные растения, целиком или большей частью погруженные в воду, с очень слабо развитыми или иногда отсутствующими корневой системой, механическими тканями и сосудами.

При анализе распределения осадков на поверхности нашей планеты выявляются определенные закономерности. Так, наибольшее количество осадков выпадает на экваторе, по направлению к тропикам и субтропикам их количество падает, затем вновь возрастает в умеренных зонах и вновь падает в Арктике и Антарктике. Это зависит от характера циркуляции атмосферы на нашей планете: устойчивый восходящий ток теплого и влажного воздуха в районе экватора, нисходящий ток жаркого сухого воздуха в тропиках, а также ход циклонов в умеренных зонах. Помимо характера циркуляции атмосферы, значительную роль в определении количества годовых осадков играет расстояние от теплого моря: чем оно ближе, тем больше осадков выпадает. Немаловажную роль в перераспределении осадков играют горные системы, которые способны препятствовать нормальной циркуляции атмосферы над сушей. Результатом этого часто бывает чрезмерное количество осадков с одной стороны горной системы и недостаток – с другой.

Осадки, выпадающие над сушей, могут образовывать поверхностный и внутрипочвенный сток, испаряться, а также транспирироваться растениями. На все эти процессы растения оказывают существенное влияние. Так, в различных типах растительности с поверхности почвы испаряется различное количество влаги. В лесных сообществах по сравнению с открытыми участками испарение с поверхности почвы значительно уменьшается, чему в значительной степени способствует лесная подстилка. Однако если сравнивать общее количество влаги, возвращающееся в атмосферу, то закономерность будет прямо противоположной. Дело в том, что в лесу значительная доля осадков вообще не достигает поверхности почвы, задерживаясь кронами деревьев. Вода, испаряясь с поверхности листьев, ветвей и стволов, увеличивает относительную влажность воздуха в лесу по сравнению с открытыми пространствами. Именно поэтому в лесных сообществах до 1/3 влаги, выпадающей над ними в виде осадков, может возвращаться в атмосферу, вообще не попадая в почву. Кроме того, деревья, имея, по сравнению с травянистыми растениями, большую листовую поверхность, транспирируют значительно большее количество воды, понижая при этом уровень грунтовых вод.

Воздух. Для растений наиболее важны такие характеристики воздушного режима, как температура, влажность, химический состав и скорость движения воздушных масс. Первые две характеристики нами уже кратко рассматривались выше.

Химический состав воздуха. Наибольшее влияние на растения оказывает содержащийся в воздухе углекислый газ и различные примеси. Загрязнение воздуха может быть очень важным для растений в районах с высокоразвитой индустрией. Так,

крайне негативное влияние на рост и развитие растений оказывает содержание в воздухе соединений серы (чаще всего оксидов). Отрицательное влияние может оказывать и степень запыленности атмосферы, так как пыль, покрывающая листья растений, может препятствовать нормальному протеканию фотосинтеза. Повышенная концентрация в воздухе некоторых соединений азота (например, аммиака), наоборот, может стимулировать рост растений, но только в том случае, если она не слишком большая и не превышает порога токсичности.

Движение воздуха (ветер). Влияние ветра на жизнь и развитие растений сложно и многообразно. Ветер является важным фактором распространения: он переносит споры, семена, плоды растений. Очень важна роль ветра в процессах опыления, так как именно с помощью ветра переносится пыльца всех голосеменных и многих покрытосеменных растений. Ветер приводит к тому, что вокруг растения постоянно происходит смена воздуха. С одной стороны, это полезно для растения, так как к нему приносятся новые дозы углекислого газа. С другой стороны, ветер действует на растения иссушающе, так как воздух вокруг растения, обогащенный выделенным им водяным паром, заменяется более сухим. Постоянное однонаправленное действие ветра значительной силы может приводить к значительному изменению внешнего облика растений. Особенно ярко это проявляется у одиночно стоящих деревьев, произрастающих на берегу моря или в горах, где преобладают ветры одного направления и зачастую значительной силы. В таком случае иссушающее действие ветра будет значительно сильнее проявляться с наветренной стороны кроны, где происходит замедление роста ветвей или они вообще не развиваются. При этом у деревьев формируется односторонняя, асимметричная крона. Сильный ветер способен обламывать отдельные ветви деревьев и даже выворачивать их с корнем из земли. Это приводит к изменению светового режима внутри растительного сообщества и формированию новых экологических ниш.

Растения в свою очередь также существенно изменяют движение ветра, действуя как механическое препятствие при перемещении воздушных масс. Это в первую очередь сказывается на изменении скорости ветра. К примеру, в лесу уже на расстоянии 90 м от опушки скорость ветра составляет лишь несколько процентов от первоначальной, хотя стоит отметить, что это расстояние может очень сильно варьировать в зависимости от строения опушки: чем она плотнее, тем быстрее замедляется скорость ветра. Действие трав и кустарничков на ветер в принципе имеет тот же характер, но они гасят ветер в припочвенном слое.

Растения, замедляя движение воздуха, препятствуют также переносу ветром снега. Это приводит к тому, что снег, сдуваемый с открытых пространств, скапливается в приопушечной зоне. Таким образом, весной запасы влаги на опушке леса будут значительно больше, чем на открытом пространстве или же в глубине лесного массива.

Почвы и грунты. Эдафические условия определяются свойствами субстрата, на котором произрастают растения. Субстрат может быть лишь незначительно затронут процессами почвообразования (скалы, подвижные пески), или же в результате действия физического выветривания и живых организмов поверхностный слой горной породы может превратиться в почву.

Почвы играют для растений крайне важное значение. Во-первых, в большинстве случаев почвы являются тем субстратом, в котором происходит механическое закрепление растений. Во-вторых, именно почвы обеспечивают водоснабжение и минеральное питание растений. В-третьих, через почвы осуществляются многие типы взаимодействий растений друг с другом, а также с другими организмами (почвенными микроорганизмами, грибами, животными). Почвы характеризуются рядом физико-химических характеристик, имеющих существенное значение для роста и развития растений, а также для формирования того или иного типа растительного сообщества.

Воздушный режим почв определяет обеспеченность корней растений кислородом, необходимым для дыхания. Он зависит от механического состава почв: чем большие размеры имеют частицы субстрата, тем большая воздухопроницаемость. К примеру, высокая воздухопроницаемость характерна для песчаных грунтов, а для глинистых – значительно более низкая.

Водный режим грунтов определяет запасы доступной для растения почвенной влаги. Всю воду, находящуюся в почве, можно разделить на две категории: доступная для растений капиллярная влага и недоступная физически и химически связанная влага. Но даже если в почве имеется влага в достаточном или избыточном количестве, она не всегда может быть доступна для растений. В этом случае говорят о так называемой **физиологической сухости почвы**. Вызывать это явление могут несколько абиотических факторов. Так, физиологически сухими являются богатые влагой, но имеющие очень низкую температуру почвы тундр. На верховых болотах с обильным сфагновым покровом вода оказывается недоступной для многих видов из-за ее низкой температуры, высокой кислотности, слабой аэрации и наличия токсических веществ. Все это в совокупности нарушает функционирование корневой системы растений. Физиологически сухими являются также и засоленные почвы, в которых влага благодаря высокому осмотическому давлению почвенного раствора не может быть использована растениями. Физиологически сухие местообитания экстремальны, и поэтому произрастающие в них растения должны быть приспособлены либо к повышенному содержанию в почве легкорастворимых солей, либо к очень низкой температуре почвы.

Кислотность почвы, так же как и ее физические особенности, сильно влияет на рост и развитие растений. Кислотность почвы выражается отрицательным логарифмом концентрации водородных ионов pH. При pH почвы в диапазоне 2,4–6,7 она считается кислой, 6,7–7,0 – нейтральной, выше 7,0 – щелочной. Большинство почв Беларуси являются кислыми.

Кислотность грунтов может быть вызвана многими причинами: химическим составом материнских пород, выделений растений и растительных остатков, степенью аэрации и др. Так, кислые грунты формируются в условиях чрезмерного увлажнения. На гранитах, гнейсах, андезитах также формируются кислые почвы, тогда как на лесах, мелах, мергелях – нейтральные или щелочные. Почвы под еловыми лесами, по сравнению с широколиственными, будут иметь более кислую реакцию, так как продукты разложения растительных остатков хвойных пород (хвоя, древесина) имеют более кислую реакцию.

По отношению к кислотности почвы как к экологическому фактору выделяются следующие группы растений:

- **ацидофилы** – растения, предпочитающие кислые почвы (pH 2,4–6,7). В пределах этой группы выделяются экологические подгруппы с более узкими значениями, которые точнее характеризуют природные условия: **крайние ацидофилы** (pH 2,4–5,0), **умеренные ацидофилы** (pH 5,0–6,2) и **слабые ацидофилы** (pH 6,2–6,7);
- **нейтрофилы** – растения нейтральных почв (pH 6,7–7,0). Это чина луговая (*Lathyrus pratensis*), тимopheевка луговая (*Phleum pratense*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*) и др.;
- **базифилы** – растения щелочных почв (pH 7,0 и выше). Их можно разделить на **слабые базифилы** (pH 7,0–8,0) и **выраженные базифилы** (pH 8,0–14,0, как правило, это растения, произрастающие на мелах и имеющие довольно узкое распространение);
- **индифферентные виды** не имеют определенной приуроченности к тому или иному значению pH почвы и встречаются в очень широких пределах pH – начиная от щелочных и кончая сильнокислыми. Типичными представителями этой группы яв-

ляются ландыш майский (*Convallaria majalis*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), дуб черешчатый (*Quercus robur*) и др.

Валовое содержание питательных веществ (богатство почвы) определяет плодородие почвы и, следовательно, уровень обеспечения растений питательными веществами. Отсутствие или недостаток того или иного элемента питания (азота, калия, фосфора, кальция, железа, магния, других макро- и микроэлементов) приводит к нарушениям метаболизма растений. К примеру, при недостатке магния, являющегося структурным компонентом хлорофилла, последний разрушается, что приводит к нарушениям процессов фотосинтеза.

По отношению к богатству почвы как к экологическому фактору выделяются следующие группы растений:

- **эвтрофы** – растения, нормально развивающиеся только на почвах, богатых питательными веществами. Индикаторами богатства грунта могут служить крапива двудомная (*Urtica dioica*), чистотел большой (*Chelidonium majus*), липа (*Tilia cordata*), ясень (*Fraxinus excelsior*) и т.д. К этой группе относятся также **нитрофилы** – растения, нуждающиеся в повышенном содержании в почве азота. Они поселяются на свалках у жилья человека, около животноводческих ферм, на перегное в широколиственных лесах и др. Типичными нитрофилами являются многие виды лебеды (*Atriplex*), мари (*Chenopodium*), бузина красная (*Sambucus racemosa*);

- **мезотрофы** – растения, обитающие на почвах с умеренным содержанием элементов минерального питания. К мезотрофам относятся многие культурные растения: морковь (*Daucus sativus*), яблоня (*Malus domestica*), картофель (*Solanum tuberosum*) и др., а также большая часть дикорастущих видов растений;

- **олиготрофы** – растения, мало требовательные к плодородию почвы и поэтому могущие произрастать на грунтах с минимальным содержанием доступного азота и зольных элементов. К олиготрофам относятся растения экстремальных местообитаний – верховых болот, песков, скал. Во флоре Беларуси типичными олиготрофами являются многие виды сфагновых мхов, овсяниц, булавоносец седой (*Corynephorus canescens*), вереск (*Calluna vulgaris*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), сосна (*Pinus sylvestris*) и др.

Содержание солей в почве. Процессы засоления почв могут идти в различных природно-климатических условиях при преобладании в почве восходящего тока воды, несущего с собой легкорастворимые соли, над нисходящим током. Благодаря этому перемещение солей из верхних горизонтов в нижние становится невозможным, и легкорастворимые соли постепенно накапливаются в верхних горизонтах грунта. Эти процессы характерны для сухих областей земного шара, где испарение резко превышает количество выпадающих осадков, а также по берегам океанов и морей.

Растения, приспособленные к высокому содержанию солей в почве, носят название **галофитов**. Они характеризуются высоким осмотическим давлением клеточного сока (у некоторых видов до 100 атм. и выше), что дает им возможность извлекать воду из концентрированного солевого раствора почвы. Большинство галофитов либо имеет суккулентное, либо ксероморфное строение. Растения незасоленных почв называются **гликофитами**.

Среди легкорастворимых солей, участвующих в засолении грунта в аридных областях, наиболее обычны соли натрия (NaCl , Na_2SO_4 , NaHCO_3 и Na_2CO_3), хлориды и сульфаты кальция и магния. Значительно реже встречаются соли калия и азотнокислые соли. На морских и океанических побережьях основным фактором засоления является хлорид натрия, количество которого в различных географических зонах может варьировать в широких пределах.

Засоленные почвы делятся на два типа: солончаки и солонцы. Солончаки характеризуются высоким содержанием легкорастворимых солей у самой поверхности. На солончаках произрастают преимущественно типичные галофиты. В отличие от солончаков солонцы содержат легкорастворимые соли на некоторой глубине (20–50 см и глубже), верхние же горизонты их промыты атмосферными осадками и почти лишены легкорастворимых солей. На солончаках произрастают главным образом растения-ксерофилы, приспособленные к существованию на сухих почвах. Типичные же галофиты на солонцах встречаются довольно редко.

От **механического состава субстрата**, на котором растут растения, в значительной степени зависят его воздушный, водный, температурный режимы и др. Так, песчаные почвы воздухо- и водопроницаемы, легко прогреваются и также легко остывают. Это приводит к тому, что органика в таких почвах быстро минерализуется, и питательные вещества вместе с нисходящим током воды вымываются в нижние горизонты почвы. Глинистые почвы, наоборот, обладают сильной водоудерживающей способностью, их температурный режим более стабилен, восходящий и нисходящий ток более или менее уравновешен, и основная масса питательных веществ сохраняется в верхних слоях почвы. Как мы видим, механический состав субстрата играет для растений чаще всего опосредованную роль. Однако существуют субстраты, где механический состав является основным лимитирующим фактором для растений: открытые пески и скалы.

Псаммофиты (растения подвижных песков) обладают целым рядом приспособлений, обеспечивающих им возможность произрастания на подвижных субстратах, имеющих рыхлую структуру. Они способны образовывать придаточные корни на засыпанных песком стеблях и придаточные почки на корнях, оказавшихся на поверхности в связи с выдуванием песка. У некоторых кустарников побеги способны очень быстро расти и ускользать от заноса песком. Многие виды имеют длинные быстрорастущие корневища, что позволяет им быстро расселяться и закреплять песок. Корни псаммофитов имеют многочисленные корневые волоски и одеты чехликами из частиц песка, надежно защищающими их от высыхания. Листья псаммофитов узкие, жесткие, а у многих видов полностью отсутствуют, что облегчает сопротивление ветру, нередко несущему тучи песка. Тем не менее многие псаммофиты очень сильно транспирируют, что позволяет им уменьшать нагрев зеленых фотосинтезирующих частей. Воду при этом они получают за счет сильно развитой корневой системы. Плоды и семена псаммофитов имеют различные придатки, которые обеспечивают их распространение, быстрое заглубление в грунт, прорастание и укоренение молодых проростков.

Литофиты (петрофиты) – растения, приспособленные к жизни на камнях, скалах или в их трещинах. Обычно на камне сначала поселяются бактерии и водоросли, затем накипные лишайники, потом листоватые лишайники и мхи, и наконец, высшие растения. Литофиты могут поселяться на поверхности камня, не разрушая его (**эпилифиты**), способны разрушать горные породы химическими выделениями (особенно кислотами) своих ризоидов или корней (**литофагофиты**), или же поселяться на детрите и первичной почве в углублениях и трещинах скал (**хазмофиты**). В любом случае эти растения имеют ряд общих приспособлений, которые им позволяют расти в подобных экстремальных условиях. Так, подавляющее большинство литофитов – суккуленты (камнеломки), эуксерофиты (эдельвейсы, овсяницы, колокольчики и др.) или пойкилоксерофиты (большинство видов лишайников и мхов), зачастую способные впитывать воду всей поверхностью своего тела. Практически все литофиты являются олиготрофами, причем многие растения способны получать минеральные вещества прямо из камня, растворяя материнскую породу выделениями своих корневых волосков или ризоидов. Литофиты играют в природе очень важную роль, так как они являются пионерами,

способствующими разрушению горных пород, их отмершие остатки создают основу для формирования гумуса и образования полноценной почвы.

Выше кратко рассмотрено, как почвы влияют на рост, развитие растений и их распределение на поверхности планеты. Но не следует забывать и о том, что растения тоже влияют на почвы. Растительные остатки, перегнивая, формируют основу гумуса – бесструктурную органическую составляющую почвы. Возникновению структуры почвы во многом способствуют корни растений. Пронизывая толщу субстрата, они оказывают механическое давление и уплотняют его, то есть сеть корней в определенной мере способствует обособлению структурных частиц почвы. Постоянное потребление воды растениями приводит к изменению водного режима почвы, дыхание корней растений влияет на состав почвенного воздуха и, следовательно, на состав почвенного раствора. Минеральное питание растений является обменным процессом: избирательно поглощая из почвы те или иные минеральные вещества в виде ионов, растение выделяет в почву эквивалентное количество других ионов (чаще всего H^+ и HCO_3^-). Кроме того, корни растений выделяют в почву большое количество органических веществ. Все это приводит к тому, что растения в процессе жизнедеятельности в той или иной степени меняют химический состав почвы. Поглощенные растениями минеральные вещества вместе с опадом (отмершие ветви, листья, плоды и др.) попадают на поверхность почвы или в самые верхние ее слои в составе сложных органических соединений, где они разрушаются сапротрофными организмами. Это приводит к перераспределению минеральных веществ в почве, то есть обогащению верхних слоев за счет более глубоких.

Как мы видим, почва с поселением на ней растений изменяется при активном воздействии последних. Причем различные виды растений и, следовательно, различные растительные сообщества в различной степени изменяют почвы. Это приводит к тому, что под разными растительными сообществами формируются почвы, различающиеся своим составом и структурой. Так, в условиях Беларуси в лесных сообществах без избыточного увлажнения формируются, как правило, подзолистые почвы. В то же время в аналогичных условиях на лугах формируются дерново-подзолистые почвы.

Рельеф. Орографические факторы (характер рельефа, высота над уровнем моря, протяженность, характер склонов и др.) – очень сложно, косвенно действующие факторы. Они не являются экологическими факторами в узком смысле, так как непосредственно на растительные сообщества влияния не оказывают. Тем не менее роль рельефа как фактора, очень сильно влияющего на климатические и эдафические факторы, чрезвычайно велика. С рельефом связана вертикальная поясность растительного покрова. В большинстве случаев именно разнообразие условий рельефа обеспечивает разнообразие растительных сообществ в пределах одной климатической зоны.

Принято различать четыре категории рельефа – макрорельеф, мезорельеф, микрорельеф и нанорельеф.

Макрорельеф – это крупные формы рельефа (горные хребты, плоскогорья, равнины, низины), образованные эндогенными процессами и определяющие основные особенности растительности крупного региона. Элементы макрорельефа создают на относительно небольшой площади настолько большую амплитуду высот, что возникает целая серия климатических комплексов. Это связано в первую очередь с тем, что при подъеме на каждые 100 м температура понижается в среднем на 0,5–0,6 °С. Одновременно с изменением температуры меняются также режим осадков и условия освещения. Все это приводит к тому, что при подъеме в горы можно наблюдать такое явление, как **вертикальная поясность**. Вертикальная поясность часто схожа с изменениями растительности на равнине, которые можно наблюдать по мере движения от подножия данной горной системы в сторону полюса того же полушария (**широтная зональность**). Однако эта закономерность не абсолютна, так как в горах можно довольно ча-

сто наблюдать выпадение того или иного пояса растительности, инверсию поясов и др. Кроме того, распределение растительности на склонах разной экспозиции даже на одной и той же горе будет очень сильно отличаться.

Помимо формирования вертикальной поясности, макрорельеф также оказывает очень сильное влияние на растительность, преграждая путь ветрам, обладающим определенными свойствами (например, сухим или богатым влагой, теплым или холодным). Такое влияние может распространяться очень далеко за пределы расположения горной системы. Так, преграждающие путь влажным западным ветрам Кордильеры являются причиной того, что на Североамериканском континенте природные зоны, начиная с широколиственных лесов, располагаются не с севера на юг, а с востока на запад. Кавказский хребет делает возможным существование в Закавказье субтропиков, препятствуя распространению холодных северных ветров и т.д.

Мезорельеф – средние по размерам формы рельефа с колебаниями высот, как правило, не более нескольких десятков метров (долины малых рек, овраги, второстепенные отроги хребтов, моренные холмы, дюны и др.). Элементы мезорельефа образованы главным образом внешними процессами (деятельность текучих вод, ветра, ледников).

Мезорельеф играет очень важную роль в дифференциации экологических условий в пределах того или иного элемента макрорельефа. Так, при рассмотрении участка равнины, прорезанного рекой, сразу бросается в глаза разница в экологических условиях на плакоре, по склонам коренных берегов реки и непосредственно в речной долине. Северный и южный склоны холма будут очень сильно различаться целым комплексом экологических факторов: температурным режимом, водным режимом, почвами. Зачастую это позволяет сосуществовать на относительно небольшой территории растительным сообществам, представляющим различные зональные типы растительности.

Это свойство мезорельефа позволило В. В. Алехину и Г. Вальтеру в 1951 г. сформулировать **правило предварения**. Согласно этому правилу, склоны северной экспозиции несут на себе растительные группировки, свойственные более северной растительной зоне или подзоне, а склоны южной экспозиции – растительные группировки, характерные для более южной растительной зоны или подзоны. Это происходит из-за того, что гораздо более сильно прогреваемый склон южной экспозиции будет более благоприятен для формирования более теплолюбивых растительных сообществ, характерных для более южных районов. Склон северной экспозиции, наоборот, будет представлять подходящие условия для северных более влаголюбивых растений.

Микрорельеф – мелкие формы рельефа, размеры которых обычно не превышают нескольких метров (степные блюдца, приречные валы, суффозионные западины и др.). Они, как правило, имеют эрозионное или антропогенное происхождение. Наличие микрорельефа приводит к тому, что в пределах того или иного участка местности происходит более тонкая дифференциация экологических условий и формируются различающиеся по составу и строению растительные сообщества. Примером такой дифференциации может служить распределение растительных сообществ в пределах речной поймы.

Речная пойма представляет собой пониженную часть речной долины, которая заливается водой во время паводка. Почвы речной поймы имеют аллювиальное (наносное) происхождение. Весной, во время паводка, вместе с водой река переносит большое количество минеральных и органических частиц, которые ежегодно смываются с плакора и откладываются в пойме. Скорость течения воды во время паводка в разных частях затопленной поймы очень сильно различается: наибольшей она будет в прирусловой части и наименьшей – в притеррасной части поймы. Это приводит к тому, что в прирусловой части поймы происходит отложение лишь самых крупных частиц, переносимых водой. Но так как таких частиц в любом случае по объему будет больше всего, в прирусловой части поймы за счет песчаных наносов формируется береговой вал –

наиболее возвышенная часть поймы. В средней части поймы откладываются более мелкие пылеватые частицы и, наконец, до притеррасной части поймы, там, где течение воды во время паводка наиболее медленное, доносятся лишь самые мелкие илистые частицы. Это приводит к различиям в составе почв: у берега реки почвы наиболее бедные, но наиболее влагопроницаемые, так как состоят главным образом из песка, тогда как вблизи террасы – наиболее плодородные, так как состоят большей частью из мелких органических частиц. Объем наносов, откладываемых рекой во время паводка, также закономерно уменьшается от прирусловой части к притеррасной, что приводит к образованию перепада высот в пойме и, соответственно, разнице в водном режиме почв. Это приводит к тому, что в речной пойме формируется серия растительных сообществ, сильно различающихся своими экологическими условиями, хотя абсолютный перепад высот в пойме реки редко составляет более одного метра.

Нанорельеф – очень мелкие (несколько десятков сантиметров, иногда до 1–2 м по горизонтали и вертикали) формы рельефа, часто имеющие биогенное происхождение. К элементам микрорельефа относятся кочки, кротовины, гниющие стволы поваленных деревьев, крупные камни и др. Нанорельеф приводит к расширению экологической емкости конкретного местообитания и, следовательно, к обогащению его видового состава. Очень часто нанорельеф является одной из причин, приводящих к мозаичности фитоценозов, что будет рассматриваться ниже.

3 Биотические факторы

Как говорилось выше, биотические факторы являются следствием взаимоотношений организмов. В результате жизнедеятельности растений, входящих в состав фитоценоза, и связанных с ними гетеротрофных организмов экотоп трансформируется в биотоп. При этом входящие в состав фитоценоза растения, с одной стороны, взаимодействуют друг с другом на уровне так называемых **фитогенных полей**, а с другой – находятся в сложных многогранных отношениях с гетеротрофными компонентами биоценозов, формируя **консорции**.

Фитогенное поле означает сферу влияния одного растения на окружающую его среду и соответственно на занимающие эту среду растения. Растение может по-разному воздействовать на среду. Формируя надземные органы (листья, стебли), оно тем самым затеняет нижележащее пространство. Расходуя воду на транспирацию и обеспечение процессов жизнедеятельности, растение иссушает почву. В результате расходования растением элементов минерального питания происходит уменьшение их концентрации или же, наоборот, увеличение за счет разложения поступающего в почву опада и высвобождения извлекаемых корнями растения из более глубоких горизонтов почвы соединений азота, фосфора, калия, кальция и др.

Радиус фитогенного поля может меняться от нескольких сантиметров у трав до нескольких метров у крупных деревьев. При этом один и тот же вид в различных частях своего ареала может формировать фитогенные поля различного размера: большие в области эколого-фитоценотического оптимума и меньшие в периферической части ареала вида, там, где условия для него будут пессимальными.

Ярким примером изменений условий среды в пределах фитогенного поля могут служить фитогенные поля единичных особей ели в сосновом лесу. При удалении от ствола ели меняется целый комплекс экологических факторов: освещенность, температура, влажность, толщина подстилки, pH почвы и др.

Консорция – это такая совокупность особей различных видов, в центре которой находится особь автотрофного или гетеротрофного вида, компоненты которой связаны с центром трофически, топически, форически (распространение) или фабрически, и под влиянием которой формируется специфическая микросреда (Голубец, Чернобай, 1983).

Консорция является элементарной структурной единицей биоценозов, в которой различные организмы объединены друг с другом. Представление о консорциях в их современном понимании было введено В.Н. Беклемишевым (1951) и Л.Г. Раменским (1952).

Центральная особь консорции называется **центральным ядром (детерминантом консорции)**, а связанные с ней организмы – **консортами**. В консорции объединяются все трофические группы организмов: автотрофы, фитофаги, зоофаги, сапрофаги, некрофаги, копрофаги, редуценты. Таким образом, консорцию можно рассматривать как структурную единицу биогеоценоза; она имеет свои пространственные и функциональные параметры.

Детерминантом консорции может быть, как автотрофный, так и гетеротрофный организм. Соответственно, консорции можно разделить на две группы: автотрофно детерминированные и гетеротрофно детерминированные. Если ядром консорции является отдельная особь, то такие консорции называются индивидуальными. Индивидуальные консорции являются элементарными структурными единицами биогеоценоза. Они, в свою очередь, объединяются в популяционные консорции (совокупность организмов, связанных с популяцией детерминанта консорции), видовые консорции и т.д. Все это не что иное, как объединение (типизация) индивидуальных консорций.

Консорты образуют ряд **концентов** (рис. 2.2). В **первый концентр** входят консорты, непосредственно связанные с детерминантом консорции или только трофически (животные-фитофаги, сапротрофы, эккрисотрофы), или и трофически и топически (паразитные организмы, симбионты), или только топически (эпифиты, лианы, животные, гнездящиеся на детерминантах). Консорты, входящие в состав **второго концентра** консорций, используют в качестве источника энергии и веществ консортов первого порядка, как в живом, так и в отмершем состоянии, а также экскременты животных-фитофагов и сапрофагов. В соответствии с этим в состав второго концентра входят зоофаги, зоопаразиты, микофаги, бактериофаги, сапротрофы второго порядка, в том числе копротрофы. Аналогична структура последующих концентров консорций.

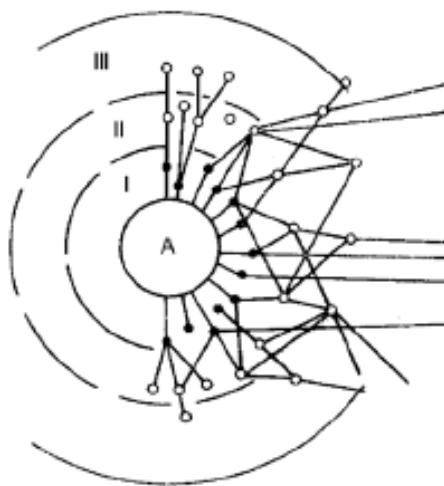


Рисунок 2.2. Схема консорции (по В.В. Мазингу, 1966):

А – детерминант консорции; I, II, III – концентры.

Рассматривая структуру консорции, не следует забывать о том, что большинство видов второго и третьего концентров не взаимодействуют непосредственно с центральным ядром консорции. Так, во второй и третий концентры консорции растений входит большое количество хищников первого и второго порядка, которые гораздо подвижнее и менее специализированы в пище. Поэтому они объединяют большое количество кон-

сорций, тогда как в каждой конкретной консорции они будут являться случайным элементом. Тем не менее консорты второго и последующих концентров могут оказывать на детерминанта консорции косвенное, нередко значительное влияние, регулируя численность фитофагов и фитопаразитов. Кроме того, стоит отметить тот факт, что некоторые организмы могут одновременно входить в состав нескольких концентров. Так, например, некоторые хищники, являясь организмами второго и третьего концентров, могут поедать плоды растений, то есть входить в состав организмов первого концентра.

Следует подчеркнуть, что консортные отношения нельзя сводить только к цепям питания, поскольку они включают не только трофические, но и топические связи, а также попутное воздействие консортов на детерминанта консорции: выделение метаболитов в их ткани паразитными организмами, опыление цветков, перенос семян и плодов и др.

В состав любой консорции помимо ее детерминанта входит различное число видов-консорттов, которое может быть довольно значительным. Так, в состав видовой консорции березы входит 91 вид паразитных и 36 – микоризообразующих грибов, 46 видов эпифитных лишайников, 7 – эпифитных печеночников и 16 – листовых мхов, 8 видов клещей, 574 – насекомых, 8 – птиц, 9 видов млекопитающих – всего 803 вида, не считая эпифитных водорослей и бактерий (Работнов, 1978). Сюда не включены многочисленные организмы сапротрофного звена. Хотя следует отметить и то, что имеются виды (плауны, хвощи) с довольно малым числом консорттов.

Контрольные вопросы:

1. Представьте общее представление об экологических факторах.
2. Перечислите и дайте характеристику абиотическим факторам.
3. Перечислите и дайте характеристику биотическим факторам.

Лекция 3. Взаимоотношения растений друг с другом

План лекции:

1. Формы взаимодействий растений между собой.
2. Классификация взаимоотношений между растениями.
3. Типы взаимодействий между видами.

1. Формы взаимодействий растений между собой.

Взаимоотношения растений между собой имеют многообразный характер и, соответственно, имеется довольно большое количество систем классификации взаимодействий растений. Их можно классифицировать по субъектам, по способам воздействия, по участию среды, по роли среды в питании растений и т.д.

Так, к примеру, В.Н. Сукачев (1956) предложил все формы взаимодействий растений между собой разделить на три большие группы:

контактные взаимодействия, возникающие при полном контакте растений, при их соприкосновении, срастании или даже при проникновении одного растения в тело другого. Это может быть паразитизм и полупаразитизм, срастание корней, влияние лиан, охлестывание ветвями или же давление корневищ и корней при их срастании;

трансабиотические взаимоотношения, возникающие в результате изменения растениями условий существования сообитателей (конкуренция, выделение растениями в окружающую их среду различных веществ, формирование мертвого опада, а также изменение растением условий окружающей его среды);

транслиотические взаимоотношения, возникающие в результате косвенного влияния одного организма на другое через изменение условий существования третьего организма.

2. Классификация взаимоотношений между растениями.

Ввиду многообразия и сложности взаимоотношений между растениями В.С. Ипатовым и Л.А. Кириковой (1999) была предложена двухуровневая система классификации.

I. По субъектам:

- индивидуальные;
- коллективные.

II. По способам воздействия:

- механические;
- физические;
- экологические;
- ценотические;
- химические (аллелопатия);
- информационно-биологические.

III. По участию среды:

- непосредственные;
- топические.

IV. По роли среды в питании растений:

- трофические;
- ситуационные.

V. По последствиям для растений:

- конкуренция и взаимоограничение;
- приспособительные (адаптационные);
- изживание – ограничение, изживание – элиминация;
- недопущение;
- самоограничение и самоблагоприятствование.

При этом одно и то же взаимодействие в зависимости от аспекта рассмотрения может квалифицироваться по-разному, то есть попадать в различные классы. К примеру, конкуренция (по последствиям для растения) может быть прямой и опосредованной (по участию среды), индивидуальной и коллективной (по субъектам) и др.

Б.М. Миркин с соавторами (Миркин и др., 2001) выделяют следующие типы взаимоотношения растений:

- паразитизм и полупаразитизм;
- конкуренция;
- неконкурентное средообразование (биотическая трансформация экотопа);
- положительные взаимодействия;
- аллелопатия.

При этом авторы отмечают, что если исключить паразитизм и полупаразитизм, то все взаимоотношения растений сводятся к многообразным, но неравнозначным горизонтальным отношениям организмов одного трофического уровня. Главными типами горизонтальных отношений являются конкуренция и биотическая трансформация экотопа. Остальные типы отношений – положительные влияния и особенно аллелопатия – менее значимы.

3. Типы взаимодействий между видами.

Исходя из характера взаимодействий растений между собой, а также с консортами, выделяются 7 типов взаимоотношений (табл. 3.1). Нейтрализм, как вариант взаимоотношений, при котором растения не взаимодействуют между собой и не влияют друг на друга, не играет никакой роли в формировании фитоценоза и поэтому нами не рассматривается. Хищничество и паразитизм являются отношениями организмов различных трофических уровней.

Таблица 3.1

Различные типы взаимодействий между видами

Тип взаимоотношения	Вид А	Вид Б
Конкуренция	—	—
Нейтрализм	0	0
Мутуализм	+	+
Комменсализм	+	0
Аменсализм	—	0
Хищничество	+	—
Паразитизм	+	—

Примечание. «0» – нет влияния на данный вид; «+» – благоприятное влияние; «–» – неблагоприятное влияние.

Конкуренция

Конкуренция – важный биологический фактор, оказывающий влияние на растения. По определению Т.А. Работнова, конкуренция – это «состояние, возникающее между растениями при их совместном произрастании, когда какого-либо ресурса или каких-либо ресурсов, необходимых для их нормальной жизнедеятельности, не хватает для удовлетворения потребности в них всех особей, входящих в состав фитоценоза. В результате каждое растение, используя какой-либо ресурс, снижает обеспечение им совместно произрастающих растений». Другими словами, конкуренция – это соревнование организмов за потребление одного или нескольких ресурсов, находящихся в дефиците. Такими ресурсами для растений являются элементы минерального питания, вода, свет, углекислый газ вокруг фотосинтезирующих органов, кислород вокруг корней. Кроме того, возможна конкуренция за некоторые биотические факторы – насекомых-опылителей и распространителей плодов. Как уже было сказано выше, ресурс обязательно должен находиться в недостаточном количестве. Так, между растениями озера нет конкуренции за воду, в то время как степные растения борются за этот ресурс. В разреженных сообществах пустынных растений нет конкуренции за свет, но злаки в густом травостое пойменного луга находятся в состоянии острой конкуренции за него.

Если процесс конкуренции длится достаточно долго, то он, как правило, приводит к тому, что более угнетенные и, как следствие этого, менее жизнеспособные особи постепенно элиминируются. Однако у многолетних растений, особенно древесных, процесс элиминации может быть очень сильно растянут во времени.

Различают несколько видов конкуренции.

Симметричная и асимметричная конкуренция. Симметричная конкуренция возникает между особями одного или разных видов с примерно одинаковыми конку-

рентными способностями, а асимметричная – между растениями с разными конкурентными способностями (например, между процветающими и угнетенными экземплярами деревьев одного или разных видов). В первом случае вещество и энергия, находящиеся в ограниченном количестве, распределяются между взаимодействующими субъектами пропорционально их потребностям. Такой вариант взаимодействий некоторыми исследователями исключается из конкуренции и рассматривается как самостоятельный вариант взаимоотношений – **взаимоограничение**. При симметричной конкуренции дифференциация растений на угнетенные и господствующие особи не происходит и не может появиться в принципе. В случае же ассиметричной конкуренции ресурсы среды, находящиеся в дефиците, распределяются между конкурирующими растениями непропорционально их потребностям. Обычно со временем асимметричность внутривидовой конкуренции усиливается и более слабый конкурент в конце концов погибает, то есть асимметричная конкуренция ведет к конкурентному исключению особей.

Внутривидовая и межвидовая конкуренция. Внутривидовая конкуренция – это конкуренция между особями одного вида, тогда как межвидовая – между особями разных видов. В настоящее время накоплен огромный фактический материал по выращиванию различных видов (особенно сельскохозяйственных культур) при различной плотности посева, а также по росту их в монокультуре и в смеси друг с другом, который позволяет сделать несколько выводов.

Примером результата внутривидовой конкуренции может служить дифференциация в лесу растений на так называемые классы Крафта. Как давно известно лесоводам, деревья одного вида в лесу никогда не бывают одинаковых размеров и, соответственно, играют различную роль в формировании растительного покрова. Соответственно мощности растения разделяются на 5 классов: I класс включает в себя особенно высокие и толстые деревья, исключительно хорошо развитые и возвышающиеся над остальными; V же класс – это очень сильно угнетенные тонкоствольные, почти лишенные живых ветвей, отмирающие и отмершие деревья. Помимо различий в степени влияния на фитоценоз, растения различных классов в различной степени участвуют в воспроизводстве: так, деревья I класса, хотя их совсем немного, образуют 40–45 % семян, тогда как III класса – лишь 15 %, а V класса – не плодоносят совсем и постепенно отмирают.

Межвидовая и внутривидовая конкуренция принципиально не различаются друг от друга. Различия же в силе меж- и внутривидовой конкуренции и ее роли в формировании фитоценозов будут в значительной степени зависеть от конкурентной мощности растений, определяемой их жизненной стратегией и условиями окружающей среды. Так, в случае примерно одинаковой конкурентной мощности видов сила меж- и внутривидовой конкуренции будет в большинстве случаев примерно одинаковой или же будет незначительно различаться. В то же время для конкурентно-мощных растений, таких, как например виоленты, образующих древостой в лесу (дуб, бук, ель и др.), определяющую роль будет играть внутривидовая конкуренция, а межвидовая будет в большинстве случаев менее значима. Эксплеренты же, наоборот, во многих случаях способны выдерживать очень сильную внутривидовую конкуренцию, но оказываются крайне чувствительными к межвидовой, особенно с растениями, имеющими черты виолентности. Некоторые комбинации видов в определенных условиях способны в смешанных посевах благоприятно влиять друг на друга. При посевах в смеси друг с другом они развиваются лучше, чем в чистых посевах, что говорит о более жесткой внутривидовой конкуренции по сравнению с межвидовой.

Парциальная и интегральная конкуренция. Парциальной называется конкуренция за один фактор среды, а интегральной – за несколько. Так, к примеру, на богатых почвах формируются сомкнутые травостой, и растения конкурируют главным образом за свет, причем чем оптимальнее обеспеченность растений элементами мине-

рального питания и водой, тем острее конкуренция. На бедных же почвах (сухих или засоленных, на которых поступление воды и питательных веществ в растения затруднено) формируются разомкнутые травостой и растения конкурируют не за свет, а за почвенные ресурсы. Причем в крайне экстремальных условиях, когда численность растений низка и сами растения имеют низкую жизнеспособность, конкурентные взаимоотношения между ними могут вообще не возникать. При среднем богатстве почвы растения одновременно конкурируют как за элементы почвенного питания, так и за свет.

Диффузная конкуренция. Это борьба растений нескольких видов одновременно за несколько ресурсов. По образному выражению Б.М. Миркина «такая ситуация напоминает переполненный автобус, в котором пассажиры толкают друг друга» (Миркин и др., 2001, с. 34). Диффузная конкуренция – основной тип конкурентных взаимоотношений в природе.

Комменсализм

Комменсализм – такой тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид (комменсал) извлекает пользу из сосуществования, а второй вид не имеет от этого никакой выгоды, но и вреда от подобного сожительства тоже не получает.

Примером этого типа взаимоотношений могут служить бобовые (например, клевер) и злаки, совместно произрастающие на почвах, бедных доступными соединениями азота, но богатых соединениями калия и фосфора. При этом если злак не подавляет бобовое, то оно в свою очередь обеспечивает его дополнительным количеством доступного азота. Но подобные взаимоотношения могут продолжаться только до тех пор, пока почва бедна азотом и злаки не могут сильно разрастаться. Если же в результате роста бобовых и активной работы азотфиксирующих клубеньковых бактерий в почве накапливается достаточное количество доступных для растений соединений азота, этот тип взаимоотношений сменяется конкуренцией. Результатом ее, как правило, является полное или частичное вытеснение менее конкурентоспособных бобовых из фитоценоза.

Очень интересен еще один вариант комменсализма: односторонняя помощь **растения-«няни»** другому растению. Так, береза или ольха могут быть няней для ели: они защищают молодые ели от прямых солнечных лучей, без чего на открытом месте ель вырасти не может, а также защищают всходы молодых елочек от выжимания их из почвы морозом. Здесь следует отметить тот факт, что такой тип взаимоотношений характерен лишь для молодых растений ели. Как правило, при достижении елью определенного возраста она начинает вести себя как очень сильный конкурент и подавляет своих нянь.

Мутуализм

Мутуализм – вариант взаимоотношений между растениями, когда оба сосуществующих организма или популяции получают от подобного типа взаимодействий обоюдную пользу. Этот тип взаимоотношений растений в фитоценозе играет несравненно меньшую роль, чем конкуренция, но тем не менее он все же достаточно широко распространен в природе. К мутуализму, например, можно отнести различные варианты взаимопомощи между растениями, а также трансбиотические положительные взаимоотношения.

Как результат взаимопомощи рассматривается так называемый **эффект группы** – случай, когда растения, высеянные группой, развиваются лучше, чем растения, выращиваемые порознь. Причиной этого чаще всего является то, что у группы растений легче формируется симбиоз с бактериями и грибами, образующими микоризу и ризосферу. Однако при достижении определенного возраста эффект группы сменяется конкуренцией, и растения в центре группы начинают развиваться значительно хуже, чем расположенные по периферии. Кроме того, произрастающие группой растения полнее опыляют-

ся насекомыми, так как повышается вероятность переноса пыльцы с цветков одного растения на другое, а яркое цветковое пятно из нескольких цветущих и выделяющих ароматические вещества растений привлекает насекомых.

Очень интересны **транслиотические положительные взаимоотношения** между растениями, которые еще очень слабо изучены, хотя, по-видимому, играют в природе большую роль. Так ель влияет на мхи через посредника – кислицу. Когда в эксперименте обрубались корни ели и кислица получала возможность без конкуренции захватить большее количество почвенных ресурсов, она подавляла мхи, которые практически выпадали из фитоценоза. В то же время в еловом лесу, где корни не обрубались, разрастание кислицы сдерживалось конкуренцией с елью, корни которой расположены в том же приповерхностном слое, что и у кислицы. Таким образом, ель благоприятствует развитию мхов, подавляя их конкурента – кислицу.

Аналогично дуб влияет через сныть на эфемероиды (ветреницы, хохлатки, гусиные луки и др.): в период вегетации эфемероидов листья на деревьях еще не распустились, но летом они через режим освещенности влияют на распределение сныти. Сныть начинает вегетировать рано, и потому на освещенных участках леса, где ее меньше затенял дуб, она подавляет эфемероиды. Таким образом, транслиотически дуб способствует развитию эфемероидов.

Аменсализм

Аменсализм – такой вариант межвидовых взаимоотношений, при котором один вид, именуемый аменсалом, претерпевает угнетение роста и развития, а второй, именуемый ингибитором, таким испытаниям не подвержен. Это довольно широко распространенная в природе ситуация и ингибирующим фактором в данном случае является либо отрицательное средообразование (одностороннее или же, реже, взаимное), либо выделение ингибитором в окружающую среду каких-либо прижизненных выделений, отрицательно воздействующих на растение-аменсал (аллелопатия).

Примером **одностороннего отрицательного средообразования** может служить влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного ярусов. Под пологом деревьев уменьшается освещенность, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев почвы обедняются, поскольку при этом образуются кислоты, способствующие вымыванию элементов минерального питания в глубь почвенного слоя. Этот процесс особенно активен в таежном еловом лесу, так как ель – сильный средообразующий вид. Выносливые виды, участвующие в напочвенном покрове, компенсируют пагубность этого влияния и обеспечивают экологическое равновесие в таком лесу. При этом деревья (ингибиторы) не вступают в конкурентные отношения с видами напочвенного покрова (аменсалами), так как конкуренция подразумевает соревнование между видами при использовании определенного ресурса среды.

Пример **взаимного отрицательного средообразования** – отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Между сфагновыми мхами, неограниченно растущими вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (багульник, болотный мирт, андромеда, клюква), сосной и некоторыми осоками – складываются отношения взаимного аменсализма без конкуренции. Сфагновые мхи довольно быстро растут, повышают уровень поверхности болота и постепенно погребают в своей толще многолетние живые органы цветковых растений, выступая как ингибиторы. Это приводит к угнетению цветковых растений, которые вынуждены перемещать свои корневища и корни как вверх, так и к участкам болота, где поверхность нарастает не столь быстро. В свою очередь цветковые растения затемняют мхи опадом листьев, что приводит к замедлению их роста. Таким образом, между сфагновыми мхами и цветковыми растени-

ями устанавливается равновесие «умеренного взаимоугнетения» без возникновения конкурентных отношений.

Аллелопатия – это взаимное влияние растений через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности. Это могут быть либо летучие или растворенные в стекающей с листьев или омывающей корни воде вещества, либо вещества, образующиеся или высвобождающиеся в результате распада отмирающих частей растений.

Аллелопатические эффекты наглядно проявляются в экспериментах в замкнутых искусственных системах – чашках Петри, под стеклянными колпаками, в вегетационных сосудах с использованием концентрированных вытяжек из растений или смывов с них. Однако в природных фитоценозах аллелопатические влияния, как правило, существенной роли не играют, так как там нет условий для накопления действующих веществ. Дело в том, что большинство из них являются летучими терпенами или фенольными соединениями, и их концентрация постоянно понижается ветром, водой, микроорганизмами. Кроме того, в природе практически невозможно разграничить аллелопатию и конкурентные отношения между растениями. Из-за того, что аллелопатия традиционно изучалась главным образом в лабораторных условиях, сегодня нет однозначного ответа на вопрос о том, каков же ее вклад в организацию естественных и полустественных фитоценозов. По-видимому, в разных ситуациях он различен. Очевидно, что подавляющее число естественных фитоценозов, возникших в результате длительной сопряженной эволюции многих видов, представляют собой «аллелопатически гомеостатические биотические системы» (Работнов, 1992). Аллелопатическое воздействие одних видов на другие в таких системах отсутствует или настолько слабое, что не играет существенной роли при определении состава и структуры фитоценозов. Когда же между собой взаимодействуют эволюционно несопряженные виды, например, интродуцированные растения и растения местной флоры, тогда аллелопатические взаимодействия могут быть весьма существенны. В научной литературе имеются также данные о том, что между корнями растений также возможны аллелопатические взаимоотношения. Это приводит к тому, что корни растений разных видов равномерно распределяются в объеме почвы и практически не сталкиваются друг с другом. При этом предполагается, что роль сигнала «занято» могут выполнять выделяемые из корней в почву органические кислоты, хотя в то же время имеются данные и о том, что эту роль играют и электрические сигналы.

Контрольные вопросы:

1. Перечислите и дайте характеристику форм взаимодействий растений между собой.
2. Приведите классификацию взаимоотношений между растениями.
3. Приведите типы взаимодействий между видами, дайте характеристику типам.

Лекция 4. Взаимоотношения между растениями и их консортами

План лекции:

- 1 Фитоценоз.
- 2 Взаимоотношения между растениями с грибами.
- 3 Взаимоотношения растений с прокариотами.
- 4 Консортивные связи сосудистых растений с другими сосудистыми растениями.
- 5 Взаимоотношения между растениями и животными

1 Фитоценоз.

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 климатопы (атмосферы) и эдафотопы (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 результате жизнедеятельности растений, входящих в состав фитоценоза, и связанных с ними гетеротрофных организмов экотоп трансформируется в биотоп. При этом входящие в состав фитоценоза растения, с одной стороны, взаимодействуют друг с другом на уровне так называемых фитогенных полей, а с другой – находятся в сложных многогранных отношениях с гетеротрофными компонентами биоценозов, формируя консорции.

Фитогенное поле означает сферу влияния одного растения на окружающую его среду и соответственно на занимающие эту среду растения.

Консорция – это такая совокупность особей различных видов, в центре которой находится особь автотрофного или гетеротрофного вида, компоненты которой связаны с центром трофически, топически, форически или фабрически, и под влиянием которой формируется специфическая микросреда (Голубец, Чернобай, 1983). Консорция является элементарной структурной единицей биоценозов, в которой различные организмы объединены друг с другом.

2 Взаимоотношения между растениями с 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.

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.
- 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.

Различия в поражении растений паразитическими грибами зависят от времени года, влажности воздуха и почвы, температуры, освещения, реакции почвы, аэрации, обеспеченности растения элементами минерального питания.

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.

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. 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, роговых. 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).

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. 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). 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.

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;

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

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

Взаимоотношения растений с сапротрофными грибами. Почвенные сапротрофные животные, грибы и бактерии принимают участие в разложении ежегодно поступающего на поверхность почвы и в почву растительного опада (отмерших органов растений). Образую последовательно сменяющий друг друга ряд организмов, они осуществляют разложение и минерализацию органических остатков, а также образуют гумус почвы. При этом для растений делаются доступными те вещества, которые в них содержатся. Это тоже можно рассматривать как вариант мутуалистических взаимоотношений, так как в данном случае налицо взаимная выгода: грибы и микроорганизмы получают энергию для своего роста и развития, используя растительные остатки, а для растений в процессе минерализации становится доступен целый комплекс минеральных и органических веществ. 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.

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

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

3 Взаимоотношения растений с прокариотами.

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

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, экзудатов 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.

Азотфиксирующие симбиотические бактерии, актиномицеты и цианобактерии служат одним из существенных источников азота для растения. Так, у подавляющего большинства представителей семейства Бобовых (*Fabaceae*) на корнях обнаружены клубеньки, образованные бактериями рода *Rhizobium*.

Образуя клубеньки на корнях растений, бактерии и актиномицеты, во-первых, получают от растений защиту, питательные вещества и целый спектр биологически активных веществ, необходимых для роста. Во-вторых, в клубеньках создаются практически полностью анаэробные условия, необходимые для нормального роста и, что самое главное, для активной фиксации молекулярного азота. Для растений такое сожительство также очень выгодно, поскольку прокариоты способны полностью обеспечивать их потребности в соединениях азота. Это позволяет таким растениям поселяться на почвах, бедных свободными формами азота. Поселяясь на бедных почвах, такие растения постепенно обогащают их соединениями азота, что в дальнейшем обеспечивает возможность роста других, более требовательных к обеспеченности доступными формами азота растений. В дальнейшем это может приводить к смене растительных сообществ.

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.

Консортивные связи растений со свободноживущими азотфиксирующими бактериями. К мутуалистическим можно отнести также взаимоотношения растений со свободноживущими азотфиксирующими микроорганизмами, живущими в почве. Используя в качестве источника энергии различные прижизненные выделения растений (экссудаты корней, мелкие отмирающие корешки, разрушающуюся ризодерму, отмирающие корневые волоски и др.), азотфиксаторы в основном привязаны к ризосфере растений. Установлено, что видовой состав и степень участия различных видов азотфиксаторов в ризосферах разных видов растений могут в значительной степени различаться даже в пределах одного фитоценоза. Эти различия могут быть обусловлены как количеством корневых выделений, так и их составом. Несмотря на то что процесс фиксации азота у свободноживущих микроорганизмов требует значительно больших затрат энергии (в среднем в 10 – 50 раз больше, чем у клубеньковых бактерий и актиномицетов), общее количество азота, фиксируемого ими, может быть довольно значительным. Так, в условиях умеренного климата, в зависимости от экологических условий, оно может колебаться от нескольких килограммов до 40 – 50 кг/га в год.

Симбиоз растений с азотфиксирующими актиномицетами. Азотфиксирующие актиномицеты рода *Frankia* способны образовывать клубеньки на корнях более чем 200 видов преимущественно древесных растений из различных семейств. Такими растениями являются ольха, облепиха, куропаточья трава, казуарина. Количество фикс-

сируемого 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.

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.

Диазотрофные цианеи вступают в мутуалистические отношения со многими видами печеночников, мхов, папоротников и саговников. Количество фиксируемого азота при этом может колебаться в очень широких пределах: от 2 – 10 кг/га у различных видов мхов и печеночников до 200 – 250 кг/га у клеверов, ольхи (*Alnus glutinosa*, *A. crispa*) и даже до 300 кг/га (*Anabaena* в полостях листьев водного папоротника *Azolla*).

4 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.

Консортивные связи автотрофных растений с паразитными цветковыми растениями. Среди цветковых растений известно свыше 2500 видов полупаразитов. 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. 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. 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, заразиха подсолнечниковая, паразитирующая в дикой природе на польнях, привела к массовой гибели посевы подсолнечника на Украине и юге России, пока не были разработаны агроприемы выращивания и заразихостойкие сорта.

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 грибки (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, 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 рассматриваются 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.

Однако в ряде случаев безвредность организмов-комменсалов для растений относительна. Так, к примеру, поселяясь на ветвях и стволах деревьев и образуя сомкнутые покровы, эпифиты способны изменять температурный режим, химизм и влажность коры, причем в ряде случаев этим они могут создавать благоприятные условия для различных паразитов и фитофагов. Поглощая воду, стекающую по ветвям и стволам, они уменьшают ее поступление в почву и препятствуют использованию деревьями вымытых из их крон веществ. Поселяясь на зеленых стеблях и листьях, особенно в тропиках, эпифиты снижают способность растений к фотосинтезу. В некоторых случаях эпифиты

и особенно гнезда птиц могут создавать сильную нагрузку на ветви деревьев и даже приводить к их обламыванию.

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. Для прикрепления к опоре у лиан имеются приспособления в виде усиков, зацепок, а также выющаяся 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.

Взаимоотношения между лианами и другими растениями, являющимися для них опорой, рассматриваются как комменсализм. В тропических лесах лианы рассматриваются как сорняки и подвергаются уничтожению, поскольку могут быть удушителями деревьев. Представителями растений-удушителей являются некоторые фикусы. Обвивая опору, они, нередко, приводят к гибели другие растения. Ротанговые пальмы (лианы) могут обламывать ветви деревьев-опор.

5 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.

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 энергии 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.

Влияние фитофагов, поедающих 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.

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

Влияние опылителей. Как мутуалистические следует рассматривать и взаимоотношения растений с животными-опылителями или распространителями семян и плодов. Так, насекомые участвуют в опылении довольно большого количества видов растений, взамен получая нектар, а иногда и часть пыльцы в виде пищи. Причем иногда этот тип взаимоотношений может быть настолько тесным, растения могут быть настолько сильно специализированы по отношению к тому или иному виду опылителя, что его исчезновение может приводить к исчезновению из фитоценоза того или иного вида растений. Например, почти полное исчезновение шмелей на тех территориях, где проводились массовые обработки сельхозугодий инсектицидами, в конечном итоге привело к резкому уменьшению доли бобовых (особенно клеверов) в составе травостоев сенокосов и пастбищ. Это явилось результатом того, что цветки многих видов бобовых специализированы к опылению почти исключительно шмелями.

Семенная продуктивность растений, а значит и устойчивость фитоценоза, напрямую зависят от наличия опылителей и их численности, которая может изменяться по годам.

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.

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 элайомы, поедаемые муравьями.

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. 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.

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 полупустынях. 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 надземными 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.

Влияние животных на растения в результате отложения экскрементов. Экскременты животных минерализуются быстрее отмерших растительных остатков, благодаря чему почва обогащается минеральными веществами, что способствует лучшему раз-

витию 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, сапроризозофаги – 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, последовательно 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.

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.

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 (*Gillepina 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 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.

Контрольные вопросы:

1. Дайте определение «фитоценоз». Приведите примеры фитоценозов.
2. Объясните и охарактеризуйте взаимоотношения между растениями с грибами.
3. Объясните и охарактеризуйте взаимоотношения растений с прокариотами.
4. Охарактеризуйте консортивные связи сосудистых растений с другими растениями.
5. Объясните взаимоотношения между растениями и животными.

Лекция 5. Совокупное воздействие растений, входящих в фитоценоз, на экотоп

План лекции:

1. Специфичность видов по воздействию на среду.
2. Эколого-фитоценотические стратегии растений.
3. Конкурентное исключение и формирование экологической ниши.
4. Совокупное воздействие растений, входящих в фитоценоз, на экотоп.

1. Специфичность видов по воздействию на среду.

Говоря о взаимодействии видов растений друг с другом и с окружающей средой, нельзя забывать о том, что они не только изменяются под действием абиотических и биотических факторов, но и сами способны трансформировать окружающую их среду. При этом каждый вид растений специфичен по способности изменять среду. Средообразующая роль растений, помимо этого, зависит также и от их количественного участия в фитоценозах, и от взаимодействия с организмами-консортиями.

Основой для формирования системы фитоценозов послужила специфичность видов в трансформации окружающей среды. Растения, по В.Н. Сукачеву, разделяются на:

эдификаторы – созидатели, строители сообщества, то есть обильные виды, формирующие внутреннюю среду сообщества и в значительной мере определяющие появление в нем других видов;

ассектаторы – виды, мало влияющие на создание фитоценоза сообщества.

В роли эдификатора, помимо отдельных видов, могут выступать и группы, состоящие из растений разных видов, но одной жизненной формы, а главное сходно, специфично в конкретном сообществе и существенно трансформирующие среду. Виды, входящие в такую группу, называются **созидификаторами**. Примером созидификаторов могут являться береза и осина в смешанном лесу, когда невозможно выделить вклад в воздействие на среду отдельных видов.

Среди эдификаторов нередко наблюдается иерархия. Наряду с эдификаторами, определяющими состав и состояние видов в сообществе, могут быть и **субэдификаторы** (или эдификаторы низших рангов), находящиеся под влиянием эдификатора и даже обязанные ему своим существованием. Примером субэдификаторов (точнее, субсозидификаторов) могут служить зеленые мхи в сосновом лесу. Выполняя эдификаторную роль по отношению ко многим кустарничкам и травам, они тем не менее сами в своем развитии зависят от притенения пологом сосны.

Здесь стоит сказать несколько слов о соотношении понятий **доминант** и **эдификатор**. В наиболее общем случае доминирующий вид, или доминант, – это вид, преобладающий по проективному покрытию, числу особей или массе. Как правило, количественная граница между доминантом и недоминантом устанавливается произвольно. Если доминантным считать вид, имеющий не только относительное (по сравнению с другими видами в сообществе), но и значительное абсолютное проективное покрытие, высокую сомкнутость, образующий большую массу, то такой доминант практически всегда проявляет себя как эдификатор или субэдификатор. Однако вид-эдификатор, представленный отдельными особями, может и не быть в сообществе доминантом. Например, не являются доминантами, но в то же время оказываются сильными эдификаторами единичные ели в мелколиственном лесу, дернины белоуса или щучки на лугу.

Доминирующие виды играют очень важную роль в сообществах, образуя основную массу органического вещества и занимая больший объем пространства. Однако доминанты весьма неравноценны из-за разной длительности их доминирования, места в сообществе (доминанты господствующего или подчиненных ярусов) и, главное, эдификаторной способности. Как мы уже сказали, доминанты большей частью являются эдификаторами, хотя, конечно, у разных видов и в разных условиях эдификаторная мощь выражена неодинаково. Это обстоятельство привело А.А. Ниценко к мысли составить комбинированную классификацию фитоцено типов. При оценке цено тических позиций он исходил из потенциальных возможностей растений того или иного вида. Данная классификация насчитывает семь групп фитоцено типов.

1. Доминанты-эдификаторы первого ранга. Это виды, господствующие в главном ярусе сообщества и оказывающие существенное воздействие на весь строй и состав фитоценоза, а также на среду. Это – эдификаторы в полном смысле слова, они определяют состав спутников и после их удаления состав сообщества сильно меняется. При чем главным ярусом не обязательно должен быть первый. Так, например, в сфагновом болоте эта роль несомненно принадлежит нижнему ярусу.

2. Доминанты-эдификаторы второго ранга. Также свойственны главному ярусу, но слабее воздействуют на состав, структуру фитоценоза и его среду.

3. Доминанты-субэдификаторы. Это доминанты второстепенных ярусов. В сущности, все они второстепенны, поскольку воздействуют в основном на состав и структуру только своего яруса.

4. Доминанты-неэдификаторы. Доминируют в основных ярусах, но не определяют их структуру, состав или свойства.

5. Субдоминанты в пространстве. Доминанты-неэдификаторы второстепенных ярусов.

6. Субдоминанты во времени. Виды, доминирующие в определенные сезоны, которые не могут являться эдификаторами и даже субэдификаторами.

7. Спутники. Виды, встречающиеся в сообществе единично или рассеянно, то есть не являющиеся доминантами.

2. Эколого-фитоцено тические стратегии растений.

Каждый вид растений влияет на среду произрастания. У особей 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 фито климат 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 растений водой.

Описание системы стратегий было выполнено Л.Г. Раменский в 1935 г. разделил все виды растений на три «цено биотических типа», которые назвал виолентами, патиентами и эксплерентами.

«Виды типа “V” (виолентов, силовиков) можно образно уподобить льву: энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды...

Растения типа “P” (пациенты, выносливцы) уподобляются верблюду: в борьбе за существование они берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям, постоянным или временным, – к засолению, кислой реакции почвы, резкой переменности увлажнения и т.д. В мезофильных местообитаниях они нередко прекрасно развиваются, но в природе заглушаются растениями первой группы (виолентами)...

Растения типа “E” (эксплеренты, выполняющие), фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними. Очевидно, эксплеренты достигают господства в условиях более или менее пионерных, с резко ослабленной конкуренцией...» (Раменский, 1938, с. 279-280).

Его работа осталась практически незамеченной даже в России, и поэтому неудивительно, что 40 лет спустя английский эколог Дж. Грайм описал аналогичные группы, но назвал их по-другому. В отличие от Л.Г. Раменского, посвятившего данному вопросу несколько страниц, он изложил его в двух монографиях (Grime, 1979; Grime et al., 1988), что сделало его одним из наиболее цитируемых геоботаников.

Виоленты (С, конкуренты в терминологии Грайма) – растения богатых и стабильных местообитаний, как правило, доминанты сообществ высокой биологической продуктивности. Это наиболее малочисленная и гомогенная группа растений. В ее составе – деревья (бук), реже крупные корневищные злаки (канареечник в поймах рек лесной зоны, тростник в сообществах плавней в низовьях южных рек). Это конкурентномощные растения, их реализованная и фундаментальная ниши практически полностью совпадают. Виоленты в равной степени неустойчивы как к ухудшению условий (просыхание почвы, засоление и т.д.), так и к нарушениям (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары и т.д.). Под воздействием этих факторов виоленты, как правило, погибают, так как лишены специальных приспособлений для поддержания устойчивости в таких условиях. Чистый виолент – редкость, чаще встречаются вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

Пациенты (S, стресс-толеранты) – достаточно гетерогенная в морфологическом и ценотическом отношении группа видов. В ее составе есть растения как экстремальных местообитаний (пустынь, солончаков, тенистых расщелин скал, интенсивно используемых пастбищ), то есть экотопические пациенты, так и растения сомкнутых продуктивных сообществ, где на долю пациентов остается очень мало ресурсов, так как основная их часть потребляется виолентами. Таких пациентов называют фитоценотическими пациентами, и их примером могут служить, например, растения напочвенного покрова лесов.

Эксплеренты (R, рудералы) – как и виоленты, это растения богатых местообитаний, но произрастающие в условиях низкой конкуренции. Эти растения замещают виоленты при сильных нарушениях местообитаний (истинные эксплеренты) или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в период, когда они оказываются невостребованными доминантами (так называемые ложные эксплеренты). Большинство эксплерентов – однолетники или реже малолетники с высокими энергетическими расходами на размножение (репродуктивным усилием). Они способны формировать банк семян в почве или имеют приспособления для распространения плодов и семян. К ин-

тенсивному семенному размножению нередко добавляется вегетативное, например, корневищами и корневыми отпрысками у многих видов осотов.

Истинные эксплеренты – это сорные растения, которые первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в семенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами.

К ложным эксплорентам относятся виды, которые постоянно присутствуют в фитоценозах в покоем состоянии и периодически дают вспышки численности либо в тот период, когда при обильных ресурсах временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах конкурентно сильных видов (например, весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях), либо тогда, когда внезапно резко увеличивается количество ресурса (например, пустынные однолетники-эфемеры, которые за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром).

Эксплеренты одинаково неустойчивы как к абиотическому стрессу, так и к биотическому (влиянию конкурентов и фитофагов), и поэтому их реализованная ниша приближается к нулю. В то же время их фундаментальные ниши очень широкие, и при отсутствии конкуренции эксплеренты могут занимать обширный спектр местообитаний, что особенно наглядно проявляется у синантропных видов с космополитными ареалами – полевых сорняков и растений пустырей.

У видов с разными типами стратегий различаются способы регулирования плотности популяций – зависимость плотности от смертности у виолентов, непосредственно экотопическое регулирование у пациентов и «оппортунистический» тип регулирования плотности (то есть формирование популяций, плотность которых не зависит от смертности, и при загущении уменьшается размер растений) у эксплерентов.

Первичные стратегии всегда связаны между собой вторичными переходными типами. Так, например, многие луговые злаки сочетают в своем поведении черты виолента, пациента и эксплорента, хотя и представленные в разном соотношении у разных видов. Кроме того, многие виды обладают пластичностью стратегии, когда при дефиците ресурса у некоторых виолентов или видов с вторичными стратегиями проявляются черты пациентности и формируется природный «бонсай». Примером этого могут служить миниатюрные сосны на верховых болотах, стелющиеся узколистные формы тростника на солончаках, кустарниковые формы дуба и осины на южной и северной границах ареала и т.д. Кроме того, особи одного и того же вида, но разного возраста также чаще всего различаются по стратегиям. Так, понятие «виолент» применимо лишь к взрослым растениям, тогда как молодые индивидуумы тех же видов чаще всего являются пациентами.

3. Конкурентное исключение и формирование экологической ниши.

Конкуренция – основной тип взаимоотношений растений при их совместном произрастании. Уровень ее может быть снижен, если у обитающих совместно видов будут разные экологические ниши.

Ниша – это диапазон всех факторов среды, в пределах которых возможно существование и воспроизведение вида в природе. Иными словами, экологическая ниша – это совокупность всех требований организма к условиям существования: занимаемому пространству (пространственная ниша), функциональной роли в сообществе (трофическая ниша) и диапазону факторов среды (многомерная ниша).

Разный тип распределения корневых систем. Ярким примером в данном случае могут служить, например, сообщества из тростника и саксаула в пустыне Гоби. Так,

первый вид – гигрофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8 – 10 м, тогда как саксаул – типичное пустынное дерево с приповерхностным укоренением в верхних слоях почвы.

Разное время вегетации. Цветение в разное время зачастую снижает конкуренцию между различными видами, так как в период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов. Классический пример экологических ниш такого рода – ниши эфемеров и эфемероидов, которые используют ресурсы среды ранней весной, то есть тогда, когда другие растения использовать их еще не способны.

Разная требовательность к свету связана с различиями в приспособительных реакциях различных видов растений по отношению к данному фактору. Так, сциофиты имеют целый комплекс физиологических приспособлений к существованию в затененных местах (копытень, вороний глаз, кислица в лесу) и не могут существовать при избыточном освещении, тогда как гелиофиты требуют большое количество света.

Разная требовательность к элементам минерального питания. Например, многие злаки растут только на почвах, достаточно богатых азотом, тогда как бобовые могут практически не получать азота из почвы. Дело в том, что у них в корнях живут азотфиксирующие бактерии, которые и снабжают растения азотом.

Различают два основных вида ниш – фундаментальную и реализованную.

Фундаментальная ниша – это та ниша, которую может занять вид при отсутствии конкуренции. **Реализованная ниша** – это та ниша, которую вид занимает при наличии конкуренции с прочими видами. Образно говоря, это та часть фундаментальной ниши, которую виду удастся отстоять от конкурентов.

Фундаментальные ниши растений в большинстве случаев очень широкие, хорошей иллюстрацией чего являются ботанические сады, где при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения, произрастающие в различных почвенно-климатических условиях. Но при этом они нуждаются в защите от более конкурентноспособных в данных условиях растений местной флоры.

С понятием фундаментальной и реализованной ниши очень тесно связаны такие понятия, как аут- и синэкологический ареал вида.

Ареал – это часть земной поверхности или акватории, в пределах которой встречается та или иная систематическая группа живых организмов или сообщество. Аутэкологический ареал – это максимальное пространство, которое может быть занято видом, его потенциальный ареал. Фактически аутэкологический ареал вида определяется шириной его фундаментальной ниши. В противоположность этому синэкологический ареал – это то пространство, которое вид реально занимает в природе, и он зависит, в первую очередь, от реализованной ниши вида.

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

Каждый вид растений влияет на среду произрастания. У особей 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 обеспечение растений 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 радиации 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.

В листопадных лесах в течение вегетационного сезона различают четыре периода: 1) ранневесенний до олистения 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.

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.

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.

Контрольные вопросы:

1. Охарактеризуйте специфичность видов по воздействию на среду.
2. Охарактеризуйте эколого-фитоценотические стратегии растений.
3. Что собой представляет конкурентное исключение и формирование экологической ниши.
4. Опишите совокупное воздействие растений, входящих в фитоценоз, на экотоп.

МОДУЛЬ 2: ОРГАНИЗАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ

Лекция 1. Состав фитоценозов. Фитоценоотические популяции

План лекции:

1. Структура ценопопуляций.
2. Флористический состав фитоценозов.
3. Экобиоморфный состав 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.

Для характеристики состава фитоценоза имеет значение флористический, экобиоморфный, фитоценоотический и ценоотический состав.

1. Структура и динамика ценопопуляций.

Любой вид растений в природе обычно представлен не одним единственным растением, а большим числом особей, которые отличаются друг от друга по ряду показателей и составляют популяции. Популяция – это совокупность особей одного вида, обмен генами, между которыми более вероятен, чем между ними и организмами другой совокупности, также представляющей популяцию. В пределах такой популяции осуществляется та или иная степень панмиксии, или свободного обмена генами.

Однако такое определение популяции (ее называют менделевской популяцией) неудобно для геоботаников и экологов, так как установление генетической общности совокупности растений – дело слишком сложное и трудоемкое. Поэтому фитоценологи пользуются таким понятием, как ценопопуляция. Ценопопуляция, или локальная (фитоценоотическая) популяция – это группа особей одного вида на определенной экологически однородной территории, то есть в пределах одного растительного сообщества.

Ценопопуляция, как и любая другая биологическая система, имеет свой состав, структуру и определенные закономерности изменения во времени, то есть определенную динамику. Ценопопуляции между собой могут различаться по плотности, массе, распределению особей в пространстве, соотношению полов (для двудомных растений), виталитету (жизненности), генетической и возрастной структуре.

Плотность ценопопуляции. Плотность ценопопуляции – это количество особей, приходящихся на единицу площади. Определение плотности ценопопуляций легко осуществляется у растений, размножающихся только семенным путем. Но у многих видов так называемых клональных растений, помимо семенного, происходит активное вегетативное размножение. Новые побеги, образующиеся вегетативным путем, называются **раметами** в отличие от всего генетически уникального растения, образовавшегося из семени, которое называется **генетой**.

Раметы могут быть связаны с материнским растением или со временем отделяются от него и становятся самостоятельными растениями, то есть формируется **клон** – генетически однородное потомство одного растения. В результате бывает трудно определить, какие побеги самостоятельны, а какие являются частями одного растения. В таких случаях счетной единицей при определении плотности ценопопуляции служит не особь, а побег.

Масса ценопопуляции. Масса популяции, как и ее плотность, определяется на единицу площади. Популяции разных видов могут существенно различаться по массе.

Виды, популяции которых в сообществе преобладают по массе, называются доминантами, виды с малой массой популяции – второстепенными, а виды, занимающие промежуточное положение – содоминантами.

Выраженность доминантов в различных растительных сообществах неодинакова. Иногда, особенно в лесных сообществах умеренного климата, даже при сравнительном богатстве видового состава в покрове доминируют, преобладают один или два-три вида, тогда как остальные виды представлены в малом количестве, часто как примесь. Такие сообщества называют моно- или олигодоминантными. Но чаще, особенно на лугах, в степях, тропических лесах и др. формируются многовидовые сообщества, в которых достаточно большое количество видов имеет примерно одинаковое и сравнительно небольшое обилие. Такие сообщества называются полидоминантными.

Существует несколько способов определения массы ценопопуляции. Это учетные площадки, модельные деревья, и наконец, количественное участие растений популяции в сообществе может определяться косвенными методами. Чаще всего для этого используется показатель проективного покрытия, которое справедливо названо наиболее осязаемым и реальным свойством растительности. **Проективное покрытие** – это та часть поверхности почвы, которую занимают проекции особей ценопопуляции. Проективное покрытие тесно связано с другими признаками обилия вида, в частности с массой растений.

Распределение особей в пространстве.

Особи популяций различных видов распределены в пространстве поразному. Различают 4 основных способа распределения.

Регулярное распределение – особи ценопопуляции расположены примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. В природе такое распределение встречается редко, но часто встречается в растительных сообществах, созданных человеком (например, в посевах пропашных культур, в сквере с регулярно посаженными деревьями).

Случайное распределение – расстояние между особями подчиняется закону случайного распределения и положение каждой особи не зависит от положения других особей. Случайное распределение возникает при следующих обстоятельствах: равномерное распределение зачатков, однородность экотопа и биотопа, равномерное распределение особей других видов, либо находящихся в равноправных конкурентных отношениях с особями рассматриваемой ценопопуляции, либо не зависящих от них.

Групповое распределение (пятнистое, контагиозное) – особи в пространстве распределены группами (куртинами). Пятнистое распределение в сообществах у многих растений определяют такие их биотические особенности, как, например, осыпание плодов вблизи материнского растения, вегетативное размножение и др. Кроме того, при неблагоприятных условиях многие растения могут образовывать группы в тех участках фитоценоза, где слабее конкуренция и легче выжить.

Клинальное распределение выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей на определенной территории. По-видимому, главная причина такого размещения состоит в постепенном изменении в пространстве условий произрастания (например, при движении по склону). Возможны разные варианты клинального распределения. Так, распределение может быть **случайно-клинальным**, когда вероятность появления особи в определенной точке постепенно меняется на территории (увеличивается или уменьшается), и **контагиозно-клинальным** – при постепенном изменении числа и размеров скоплений.

Случайное, групповое и клинальное распределение растений в ценопопуляции широко распространено в природе, причем тип распределения зависит от особенностей биологии видов, экологических условий и популяций других видов, с которыми данная ценопопуляция взаимодействует.

Наиболее простым показателем пространственного распределения вида является его **встречаемость**, метод изучения которой разработан К. Раункиером. Для оценки встречаемости вида в ценопопуляции регулярно или в случайном порядке закладывается серия пробных площадок. Затем рассчитывают отношение числа площадок, на которых встречен вид, к их общему числу и выражают его в долях единицы или в процентах.

Соотношение полов в ценопопуляции.

У двудомных растений соотношение мужских и женских особей в среднем составляет 1:1. Однако в тех случаях, когда для ценопопуляции ухудшаются экологические условия, увеличивается доля мужских особей, более устойчивых к действию неблагоприятных факторов. Дело в том, что регуляция плотности зависимостью от смертности у разных полов часто происходит по-разному.

Виталитет (жизненность) ценопопуляции.

Виталитет – это жизненность (степень процветания или угнетения) организма. Виталитет выражается и в интенсивности цветения и образования семян, то есть, в так называемом репродуктивном усилии.

Определение виталитета ценопопуляции может проводиться по-разному в зависимости от характера выбранного признака. Вначале выбирается признак, отражающий виталитет (масса, высота растения, площадь фотосинтезирующей поверхности, размер соцветия, количество образующихся плодов и семян и др.) и получается выборка из нескольких десятков результатов измерений растений по выбранному признаку. Затем полученную выборку ранжируют от минимума к максимуму и делят вариационный ряд на три равные части – крупные, промежуточные и мелкие особи (а, b и с). По соотношению участия этих групп растений в ценопопуляции оценивается ее виталитет.

По соотношению участия крупных, промежуточных и мелких особей растений в ценопопуляции оценивается ее виталитет.

Прцветающие ценопопуляции характеризуются преобладанием особей первого (а) класса. Критическое условие их выделения: $(a+b)/2 > c$.

Равновесные ценопопуляции характеризуются равенством встречаемости особей разных классов, при этом $(a+b)/2 = c$.

Депрессивные ценопопуляции характеризуются преобладанием особей третьего (с) класса виталитета. Критическое условие для их выделения: $(a+b)/2 < c$.

Иными словами, чем больше доля крупных и средних по размеру особей в ценопопуляции, тем выше ее виталитет.

Причины гетерогенности ценопопуляции по признакам размеров, массы растений и др. могут быть разными. Это может быть разнокачественность семян, варьирование условий прорастания семян, экологически или генетически обусловленная разница в темпах роста различных растений, деятельность фитофагов или паразитов, асимметричность конкуренции и др.

Виталитетный спектр ценопопуляции – важная оценка ее состояния. Например, если редкий или исчезающий вид представлен депрессивной ценопопуляцией, то возможно его полное исчезновение.

Генетическая структура ценопопуляции.

Ценопопуляция может быть генетически однородной, что, по-видимому, встречается довольно редко, или, что гораздо чаще, генетически гетерогенной. Дело в том, что гетерогенность ценопопуляции повышает ее устойчивость к биотическому и абиотическому стрессу, а также увеличивает полноту использования ресурсов. Так, к примеру, ценопопуляции таких злаков, как *Agrostis gigantea*, *Elytrigia repens* или *Festuca pratensis*, на пойменных лугах чаще всего состоят из 3 – 8 **экотипов** – генетически обусловленных свободно скрещивающихся вариантов вида, которые по-разному развиваются в разные по климатическим условиям годы. Это генетическое разнообразие растений повышает их устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды.

Наблюдая за изменчивостью растений в природе, следует иметь в виду, что не всякое изменение является наследственно закрепленным. Существуют и **модификации** – отклонения от «нормальных» по своим особенностям особей, происходящие под воздействием условий существования и не наследуемые. Модифицированное растение, приспособленное к определенным условиям местообитания, называется **экадой**. Экада может быть **эдафической** или **климатической** в зависимости от факторов, играющих основную роль в ее возникновении. Хороший пример эдафической экады – болотные формы сосны. В зависимости от быстроты нарастания сфагновых мхов и степени обводненности болота у сосны меняются характер кроны, размеры ствола, длина хвои и многие другие признаки растения. К климатическим экадам можно отнести, например, флаговидные сосны, растущие на крутых горных склонах.

Следует еще раз отметить основное различие между экотипом и экадой – при изменении условий существования растений в сообществе экотипы, если они не погибнут, останутся неизменными, в то время как экады через некоторое время изменят свои признаки.

2. 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 м² или 100 м² – 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.

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.

Рассмотрим основные факторы, влияющие на видовое богатство фитоценоза.

Флора, или пул видов. Это тот набор видов, из которого могут отбираться виды для формирования того или иного сообщества. Для естественных и большинства полуестественных сообществ этот фактор является определяющим при формировании сообществ. Но в то же время на рудеральные сообщества, которые возникают в условиях интенсивных и постоянных нарушений, этот фактор влияет относительно слабо, так

как их основу составляют главным образом адвентивные виды, имеющие широкий ареал, иногда даже почти или полностью космополитный.

Возможность поступления диаспор. Любую часть растения, служащую для его распространения, называют **диаспорой**. Поступление диаспор зависит, с одной стороны, от состава местной флоры. С другой стороны, на возможность поступления диаспор очень сильное влияние оказывает вероятность их заноса из других регионов, которая, в свою очередь, зависит от деятельности агентов переноса и отсутствия преград к поступлению диаспор. Особенно сильно этот фактор влияет на видовой состав изолированных сообществ, таких, как например высокогорные луга или удаленные друг от друга поляны в большом массиве леса. Интенсивность поступления диаспор в подобные сообщества связана с количеством семян, образуемым различными видами, и, как следствие этого, с вероятностью их заноса в подобное изолированное местообитание. При этом доминирующие виды, образующие семена в большом количестве, имеют большую вероятность формирования полноценных популяций, чем редкие виды со слабой семенной продуктивностью.

Экотоп. Это экологический объем местообитаний, который определяется благоприятностью условий для произрастания растений, формирующих фитоценоз. Как было сказано ранее, каждый вид экологически индивидуален и характеризуется уникальным диапазоном толерантности по отношению к каждому экологическому фактору. Это приводит к тому, что конкретное местообитание могут населять лишь те виды растений, чьи диапазоны толерантности перекрываются с границами условий данного экотопа. Если местообитание благоприятно, почвы достаточно влажные, богаты элементами минерального питания и имеют нейтральную реакцию среды, а климат мягкий, то такое местообитание имеет большой экологический объем, то есть в одном фитоценозе потенциально могут произрастать многие виды. В экстремальных же условиях (пустыня, солончак, арктическая пустыня и т. д.) потенциально может расти лишь небольшое количество видов-пациентов, специально приспособленных к подобным условиям.

Стратегический спектр видов. Это фактор, в очень сильной степени зависящий от условий местообитания. Если условия суровые и, следовательно, экологический объем местообитания невелик, то в фитоценозе будут преобладать пациенты. Если же условия среды благоприятны, то в составе фитоценоза с определенной долей вероятности может быть виолент. При его наличии видовое богатство резко снижается, так как мощный виолент практически полностью использует ресурсы среды. Примером этого могут быть буковые и еловые леса, тростниковые заросли в поймах рек и др. Если же виолент отсутствует, то экологические ресурсы могут быть разделены между разными видами за счет дифференциации их экологических ниш. Это приводит к тому, что видовое богатство в подобных сообществах будет высоким.

По мере удаления от области благоприятных условий среды к области их пессимальных значений число видов в фитоценозах снижается. Подобное снижение в наибольшей степени выражено там, где некоторые виды способны абсолютно доминировать, так как это ограничивает возможность произрастания других видов. Примером могут быть результаты наблюдений в альпийском поясе Восточных Карпат, где в местах скопления экскрементов (стойбища) образуются заросли мощно развитого щавеля альпийского, где, помимо него, произрастает всего лишь 1 – 2 вида высших растений. В то же время в подобных условиях, но на бедной почве без скоплений экскрементов формируются фитоценозы с преобладанием белоуса, включающие более 30 видов.

Режим нарушений. Умеренный режим нарушений может несколько, а иногда и довольно значительно повышать видовое разнообразие сообщества, но только в том случае, если он препятствует усилению роли виолентов. Так, к примеру, травяной покров умеренно посещаемого отдыхающими широколиственного леса богаче видами по сравнению с заповедным лесом, где большую часть пространства ниш захватывает

снуть. Видовой состав пойменных лугов, используемых в качестве сенокосов, всегда гораздо выше, чем некосимых, где формируются сообщества из нескольких доминирующих видов, а остальные вытесняются. Но если нагрузка нарушающего фактора будет высокой, то видовое богатство фитоценоза резко снизится, причем при периодическом действии фактора (вспашка, проход техники с нарушением растительного покрова и др.) преобладание получают эксплеренты, а при постоянном нарушении (интенсивный выпас скота) – пациенты.

Антропогенный фактор. Под влиянием человека флористический состав фитоценозов претерпевает очень сильные изменения, причем как в сторону увеличения видового богатства, так, что гораздо чаще, в сторону его обеднения.

Так, человек нередко создает новые фитоценозы путем посева или посадки растений, нередко чуждых местной флоре. Примером этого могут служить картофельные поля в Беларуси, лесные насаждения из североамериканских хвойных в Западной Европе, Новой Зеландии и др.

Зачастую человек преднамеренно вводит в уже существующие фитоценозы новые виды, иногда завезенные из других регионов. Примером этого может быть посев *Lupinus polyphyllus* и *Sarothamnus scoparius* в наших сосновых лесах.

При непосредственном участии человека нередко происходит случайный занос растений из других мест, причем эти растения начинают успешно внедряться в местные фитоценозы. Таким образом занесены на территорию Беларуси *Acorus calamus* (Центральная Азия), *Elodea canadensis* и *Conyza canadensis* из Америки и др.

Иногда растения вначале интродуцируются в сады и парки в качестве декоративных или хозяйственно-полезных культур, откуда они успешно и, зачастую, массово расселяются в местные фитоценозы. Примером этого в Беларуси могут быть североамериканские виды: *Amelanchier spicata*, в настоящее время активно внедряющаяся в лесные ценозы, и *Echynocystis lobata*, зачастую массово произрастающий в поймах рек.

Очень часто в природные фитоценозы с полей поступают диаспоры сорных растений, которые способны, как правило, переноситься на большие расстояния ветром или водой.

Зачастую человек намеренно уничтожает растения, которые он считает нежелательными, но борьба с сорняками, как правило, приводит лишь к сокращению числа особей таких видов, а не к полному исключению их из состава фитоценозов. Использование лугов в качестве сенокосов может обуславливать исчезновение видов, размножающихся исключительно семенами, если сроки и кратность скашивания мешают их обсеменению. Воздействие человека на экотоп (иссушение, орошение, известкование, внесение удобрений) ведет к ограничению произрастания одних видов и к созданию условий, благоприятных для других. Велико значение в определении флористического состава фитоценозов такого фактора, как выпас скота, особенно интенсивный. Это, как правило, приводит к резкому сокращению количества видов, так как очень небольшое их количество способно существовать в таких условиях.

Время (возраст сообщества). Время является универсальным фактором, проявляющимся в любом сообществе. Однако значение данного фактора может сильно варьировать при формировании различных фитоценозов, как различной может быть и шкала времени. К примеру, в рудеральных сообществах, образованных главным образом видами-эксплорантами, видовое богатство нарастает по шкале месяцев и лет, в то время как в естественных климаксовых сообществах – по шкале геологического времени. Примером может служить видовое богатство сообществ-аналогов на серпентиновых почвах в горах Северной Америки, изученное Р. Уиттекером. Эти сообщества расположены на территориях, которые подвергались и не подвергались оледенению. Как оказалось, видовое богатство сообществ в районах, не испытывавших влияния ледника, было в 2 раза выше, чем у аналогичных сообществ, но сформировавшихся на территориях,

подвергавшихся оледенению. Это связано в первую очередь с тем, что с увеличением длительности существования фитоценоза возрастают шансы поступления в него диаспор большего количества видов растений.

С понятием возраста фитоценоза очень тесно связано введенное Л.Г. Раменским в 1924 г. представление 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. Раменским были выделены фитоценозы абсолютно полночленные, туземно полночленные, практически полночленные и явно неполночленные. Абсолютно полночленных фитоценозов в природе, вероятно, не существует, но проверить это невозможно, поскольку необходимо было бы провести посев всех видов растений, способных произрастать в условиях данного экотопа. Внедрение в фитоценозы случайно занесенных человеком из других регионов растений, а также сознательное введение в естественные сообщества многих видов (например, люпина многолистного в сосновые леса) дают основание говорить о широком распространении флористически неполночленных фитоценозов.

В то же время многие давно сформировавшиеся фитоценозы являются **туземно полночленными**, то есть в их состав входят все виды местной флоры, способные произрастать в данных условиях. Чтобы выявить флористическую неполночленность, необходимы длительные наблюдения, так как зачастую особи вида, случайно внедрившегося или сознательно введенного экспериментатором, существуют всего 1 – 2 года, а затем погибают, поскольку для них среда обитания в данном фитоценозе неблагоприятна. Необходимо также принимать во внимание, что некоторые виды в определенных условиях представлены лишь особями, находящимися в состоянии покоя (жизнеспособные семена, покоящиеся подземные органы). Установленная в отношении таких видов неполночленность является, таким образом, кажущейся (так называемая **ложная неполночленность** или **скрытая полночленность фитоценозов**). Чаще всего она является временным явлением. В этом случае покоящиеся особи переходят в активное состояние, как только для этого создаются благоприятные условия. Подобное иногда происходит периодически или эпизодически, а иногда – лишь при сплошном или локальном нарушении фитоценоза в результате сильного отклонения от средних метеорологических и гидрологических условий, а также при массовом размножении землероев.

Можно различать **первичную и вторичную, или антропоически обусловленную, неполночленность**. Первичная неполночленность фитоценоза возникает при его формировании и постепенно ликвидируется по мере развития и усложнения структуры сообщества. Примером антропоически обусловленной неполночленности может быть неполночленность, связанная с отсутствием обсеменения некоторых видов растений, размножающихся исключительно семенами, при переходе от одноукосного к двухукосному использованию лугов. Стоит отметить, что отсутствие обсеменения растений может происходить как без изменения экотопических условий (при сенокосном использовании), так и при их изменении (например, при выпасе скота).

Помимо флористической, различают еще так называемую **фитоценотическую неполночленность**, то есть то состояние, когда в фитоценозе некоторые виды присутствуют в количестве, меньшем минимально возможного для обеспечения их семенного размножения. Так, к примеру, перекрестно опыляющиеся растения могут находиться в фитоценозе в столь небольшом количестве и располагаться столь редко, что вероятность их опыления будет приближаться к нулевой. Как правило, фитоценотическая неполночленность фитоценозов через некоторое время переходит во флористическую, так как ценопопуляции таких видов растений просто вымирают.

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, что объясняет сложность прогноза этой характеристики сообществ. Тем не менее если отвлечься от частных и рассматривать общие тенденции изменения видового

разнообразие в глобальном масштабе, то можно говорить о некоем **главном градиенте разнообразия**. Р. Уиттекер определил его как изменения сообществ от высоких широт Арктики к тропикам на равнине и от высокогорий к равнинам. Самые богатые видами сообщества – тропические леса, саванны, в то время как самые бедные – сообщества альпийских и арктических пустынь.

3. 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 частично 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.

Контрольные вопросы:

1. Расскажите о структуре ценопопуляций.
2. Опишите флористический состав фитоценозов.
3. Дайте характеристику экобиоморфного состава фитоценозов.

Лекция 2. Возрастная структура ценопопуляции

План лекции:

1. Возрастная структура ценопопуляции.
2. Латентный период.
3. Виргинильные особи.
4. Генеративные особи.
5. Сенильные особи.
6. Онтогенетический состав ценопопуляций.

1. Возрастная структура ценопопуляции.

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.

Особи растений, входящие в состав ценопопуляции, как правило, различаются по возрасту. Но, к сожалению, определить абсолютный возраст растений по их внешнему виду достаточно сложно, зачастую и вовсе невозможно. Поэтому у большинства растений устанавливается их относительный возраст, то есть тот, на который растение «выглядит». В этом случае говорят о выделении онтогенетических групп растений

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).

2. Латентный период (период первичного покоя) (обозначение sm).

Семена, плоды, луковицы, клубни и споры определенное время могут находиться в почве в состоянии покоя. Наличие или отсутствие 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 относится деятельность землероев и копытных животных, накопление семян на поверхности почвы в растительных остатках, а также вымывание семян по трещинам в почве дождевыми потоками. Наиболее важным 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.

3. Виргинильные особи (девственный).

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.

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

Проростки (обозначение p), характеризующиеся смешанным питанием за счет питательных веществ семени и собственной ассимиляции, а также наличием структур семени (семядолей, первичного корня);

Ювенильные растения (обозначение j), имеющие несформированные признаки взрослых особей, наличие листьев иной формы и расположения, чем у взрослых растений, иной тип нарастания и ветвления побегов, потеря связи с семенем, отсутствие семядолей;

Имматурные растения (обозначение im), характеризующиеся развитием листьев и корневой системы переходного типа; у растений появляются некоторые взрослые черты в структуре побегов, но в то же время еще сохраняются отдельные элементы первичного побега;

Виргинильные растения (обозначение v) – растения, у которых появляются основные черты типичного взрослого растения (характерные листья, побеги и корни), но генеративные органы еще отсутствуют.

Особь многолетних растений, возникающие из семян, испытывая воздействие взрослых растений (затенение, корневая конкуренция), могут в течение 2-10 лет находиться в ювенильном состоянии.

4. Генеративные особи.

Период, когда растение размножается семенами. 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:

Молодые генеративные растения (обозначение g1), характеризуются появлением генеративных органов; процессы новообразования у таких растений преобладают над отмиранием, у них также окончательно формируются взрослые структуры;

Средние генеративные растения (обозначение g2), имеют уравновешенные процессы новообразования и отмирания, у них наблюдается максимальный прирост биомассы и семенной продуктивности;

Старые генеративные растения (обозначение g3), характеризуются преобладанием процессов отмирания над процессами новообразования, у подобных растений резко снижаются генеративные функции, а также происходит ослабление процессов корне- и побегообразования.

5. 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. Растения, находящиеся в сенильном периоде, разделяются:

На **субсенильные растения (обозначение ss)**, которые уже совершенно не плодоносят, процессы отмирания у них резко преобладают над новообразованием, упрощается жизненная форма, зачастую характерно вторичное появление листьев переходного (имматурного) типа;

Сенильные растения (обозначение s), характеризуются накоплением отмерших частей растений, полным отсутствием почек возобновления и других новообразований;

Отмирающие растения (обозначение sc), имеют немного живых корней и подземных побегов, иногда сохраняют спящие почки, но не имеют живых надземных побегов.

6. Онтогенетический состав ценопопуляций.

По соотношению групп особей различного онтогенетического состояния можно говорить об онтогенетическом составе, или спектре, ценопопуляций. При этом выделяются три основных типа ценопопуляций.

Инвазионные ценопопуляции. В ценопопуляции подобного типа основную часть растений представляют собой виргинильные особи. Растения приживаются в фитоценозе, еще только обосновываются в нем, и потому не совершают своего полного цикла развития. Отсутствие плодоносящих особей при этом может быть связано с несколькими причинами. Во-первых, период внедрения растений в сообщество может быть еще слишком малым, и они просто еще не успели перейти к плодоношению. Во-вторых, в данном местообитании могут быть крайне неблагоприятные условия для развития данных растений, и поэтому они не переходят в генеративное состояние. Причем

условия могут быть настолько плохими, что растение погибает уже в состоянии всходов. Такие ценопопуляции иногда выделяются в отдельную группу и называются **инвазионно-регрессивными**. Но даже в таких условиях могут формироваться ценопопуляции, существующие достаточно длительное время. Это возможно в том случае, если будет осуществляться постоянное поступление семян растений извне.

Ценопопуляции нормального типа. В ценопопуляциях этого типа представлены особи всех возрастных групп, то есть в данном случае растения проходят весь цикл своего развития. При этом процент генеративных особей будет очень сильно зависеть от степени благоприятности условий окружающей среды. Так, в том случае, если ценопопуляция находится в оптимальных условиях, то процент генеративных особей в ценопопуляции будет наиболее высоким, тогда как при неблагоприятных условиях их будет очень мало.

Ценопопуляции регрессивного типа. В ценопопуляциях этого типа генеративное возобновление растений прекратилось. При этом растения могут еще цвести и плодоносить, но появляющиеся проростки очень быстро гибнут. Растение может цвести и плодоносить, но не образовывать жизнеспособных семян, или же цвести, но не плодоносить. И наконец, растения в ценопопуляции могут вообще утратить способность к цветению и лишь вегетировать. Кроме этих основных типов, которые очень удобны для оценки положения вида в сообществе и прогноза его дальнейшего поведения в сообществе, иногда выделяется еще один специальный тип – **ложноинвазионные ценопопуляции**. Они образуются у тех видов растений, которые имеют в почве банк семян или вегетативных зачатков (корневищ, клубней, луковиц и т. д.). Обычно эти растения находятся в состоянии покоя и отсутствуют в составе травостоя. Но если на покоящиеся зачатки растений подействует какой-либо фактор, способный вывести их из покоящегося состояния, то происходит массовое развитие растений и вид может стать доминантом в сообществе.

Фактором, выводящим зачатки растений из состояния покоя, может быть, например, нарушение целостности верхнего слоя почвы. При этом усиливается аэрация почвы и аэробные микроорганизмы переводят аммонийные формы азота в нитратные. Это приводит к прорастанию семян и почек на вегетативных органах у растений-нитрофилов, к числу которых относятся многие эксплеренты. Именно поэтому в луговых сообществах при нарушениях развиваются ложноинвазионные ценопопуляции рудеральных видов. Эти же виды могут появиться и в лесу на месте вывороченного ветром старого дерева. В целом ложноинвазионные ценопопуляции играют важную роль, так как со вспышек обилия рудералов начинается процесс восстановления сообществ при различных нарушениях.

Ценопопуляцию, в которой представлены растения всех возрастных групп, называют **полночленной**, а при отсутствии определенных групп – **неполночленной**. Как правило, ценопопуляции инвазийного или регрессивного типа будут неполночленными, то есть будут отсутствовать либо виргинильные особи (в регрессивных ценопопуляциях), либо генеративные и сенильные (в инвазийных ценопопуляциях). В то же время нормальные ценопопуляции могут быть как полночленными, так и неполночленными. При этом неполночленность ценопопуляции будет временной и обусловленной, к примеру, перерывом в плодоношении или циклическим влиянием экологических факторов.

Так, далеко не всегда отсутствие виргинильных и обилие генеративных особей в ценопопуляции будет свидетельствовать о ее деградации. У многих растений могут наблюдаться «волны» развития (так называемые **«популяционные волны»** или **«волны жизни»**), когда ценопопуляция целиком переходит в генеративное и сенильное состояния, с последующим возобновлением за счет ранее воспроизведенных зачатков. Такие флуктуации, к примеру, происходят с некоторыми клеверами на лугах. В лесах, образованных мощными эдификаторами (например, бук, ель), популяции этих видов долгое время могут быть представлены только генеративными особями. Подрост, если он и появляется, оказывается в основном нежизнеспособным и не может обеспечивать смену предыдущего

поколения. Однако при разрушении древостоя возникают условия для появления ювенильных особей и, в конце концов, формируется новый древостой.

Кроме того, ценопопуляции растений могут находиться в очень сильной зависимости от колебаний численности других организмов. Так, к примеру, если в растительном сообществе доминирующий вид растений испытывает депрессию, то его основные конкуренты будут, наоборот, иметь пик своей численности (клевер и злаки). «Волны жизни» у растений могут быть также связаны и с их взаимоотношениями с фитофагами и фитопаразитами.

Контрольные вопросы:

1. Дайте характеристику возрастной структуре ценопопуляции.
2. Дайте характеристику латентного периода.
3. Опишите виргинильные особи.
4. Опишите генеративные особи.
5. Опишите сенильные особи.
6. Дайте характеристику онтогенетическому составу ценопопуляций.

Лекция 3. Роль жизненных форм в фитоценозе. Экологическая форма

План лекции:

1. Биоморфа.
2. Жизненные формы растений по К. Раункиеру.
3. Жизненные формы растений по И.Г. Серебрякову.

Эффективное использование ресурсов среды и нормальное развитие растений обеспечивается их морфологическим и анатомическим строением, специфическими физиологическими и биохимическими процессами, адекватными экологической обстановке. **Жизненная форма растения** – это его внешний облик, комплекс морфологических, анатомических и физиологических признаков, отражающий приспособленность вида к условиям среды. В сходных условиях среды организмы даже из систематически далеких групп могут иметь сходную жизненную форму (например, суккулентные кактусы и молочаи, растения-подушки из бобовых, сложноцветных, гвоздичных, зонтичных и др.). Термин «Жизненная форма» был предложен в 1884 г. датским ботаником Э. Вармингом.

1. Биоморфа.

По общепринятой классификации жизненных форм растения подразделяются на:

1. Деревья;
2. Кустарники;
3. Полукустарники;
4. Кустарнички;
5. Полукустарнички;
6. Многолетние травы;
7. Однолетние травы.

Дерево – жизненная форма деревянистых растений с единственной, отчётливо выраженной, многолетней, в разной степени одревесневшей, сохраняющейся в течение всей жизни, разветвленной или неветвящейся главной осью – стволом.

Кустарник – жизненная форма растений; многолетние деревянистые растения высотой 0,8 – 6 метров, в отличие от деревьев не имеющие во взрослом состоянии главного ствола, а несколько или много, часто существующих бок о бок и сменяющих друг друга; продолжительность жизни 10 – 20 лет. Представители: малина, боярышник, барбарис.

Полукустарник – жизненная форма растений; многолетнее полудревесное-полутравянистое растение, у которого, в отличие от кустарников и кустарничков, только нижняя часть побегов, несущая почки возобновления, деревенеет и сохраняется зимой на протяжении многих лет, а верхняя – травянистая – ежегодно с наступлением холодов отмирает, а с наступлением тепла вновь отрастает.

Почки возобновления полукустарников, как правило, располагаются в 5 – 20 см над землёй, в этом их отличие от многолетних травянистых растений.

Полукустарники обычно не бывают выше 80 см, редко они достигают 150 – 200 см.

Полукустарники обычны для аридных областей – пустынь и полупустынь: терескен, некоторые виды полыней, солянок, астрагалов. Надземное положение почек предохраняет полукустарники от перегрева в раскалённой почве.

Некоторые недолго живущие многолетние растения могут показаться двулетними, главным отличием настоящих двулетников является то, что они цветут лишь один раз за свою жизнь, в то время как многолетники цветут каждый год. Однако существуют многолетние растения – монокарпики, цветущие и плодоносящие лишь на последнем году жизни. Это говорит о том, что различие между двулетними и многолетними растениями не так велико.

Однолетник – жизненная форма растений. Однолетнее растение – растение, жизненный цикл которого, включая созревание, цветение и смерть, занимает один вегетационный период. Пример – горох, цветная капуста, укроп. Однолетние растения – всегда травянистые, и почти никогда не размножаются вегетативно.

2. Жизненные формы растений по К. Раункиеру.

«Отцом» современной системы жизненных форм считается датский ботаник К. Раункиер. В 1905 г. им была предложена система жизненных форм. Раункиер свел все разнообразие внешнего облика растений к небольшому числу групп, выделенных по критерию положения и способа защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого).

Раункиер выделил 5 основных типов жизненных форм, многие из которых, в свою очередь, подразделены на подтипы.

1. Фанерофиты – растения, у которых почки и концевые побеги, предназначенные для переживания неблагоприятного периода, расположены высоко над землёй. Этот тип разделяется на 15 подтипов и включает в себя деревья, кустарники и лианы.

2. Хамефиты – растения, у которых предназначенные для перенесения неблагоприятного периода почки и концевые побеги развиваются на побегах, лежащих на поверхности земли или расположенных настолько близко к ней, что в областях, где зимой поверхность земли покрыта снегом, он закрывает их, а в теплых областях их частично закрывают отмершие остатки растений, лежащие на поверхности земли.

3. Гемикриптофиты – растения, побеги которых в начале неблагоприятного периода отмирают до уровня почвы, поэтому в течение этого периода остаются живыми только нижние части растений, защищенные землей и отмершими листьями. Они-то и несут почки, предназначенные для образования побегов следующего сезона с листьями и цветами.

4. Криптофиты – растения, у которых почки или окончания побегов, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода, расположены под поверхностью почвы или на дне водоема. Эта жизненная форма подразделяется на 3 подтипа:

Геофиты (корневищные, клубневые, клубнелуковичные, луковичные, корневые геофиты).

Клубневые геофиты, имеющие клубни, служащие как для запаса питательных веществ, так и для перенесения неблагоприятных условий.

Луковичные геофиты запасают питательные вещества в чешуйчатых листьях, образующих луковицу. Луковица несет и почки, предназначенные для перенесения неблагоприятного периода.

Гелофиты. К этому подтипу отнесены виды, которые растут в почве, насыщенной водой, или в воде, над которой поднимаются их листоносные и цветоносные побеги. К их числу относятся ежеголовка (*Sparganium*), рогоз (*Typha*), камыш (*Scirpus*), частуха (*Alisma*), стрелолист (*Sagittaria*) и др.

Гидрофиты. В этот подтип входят растения, живущие в воде и переносящие неблагоприятный период при помощи почек на корневищах или почек, свободно лежащих на дне водоема. Листья этих растений погруженные или плавающие; над поверхностью воды поднимаются (и то не у всех видов) только цветки или соцветия.

5. Терофиты – растения, переживающие неблагоприятный сезон исключительно в виде семян. Неблагоприятный период года переживают на стадии семян. Все терофиты – однолетние растения (маки, марьянник розовый). Ими сравнительно богаты степи, полупустыни и пустыни. К этой группе, кроме обычных однолетников, относятся и зимующие однолетники, которые, начав развитие осенью, зимуют в вегетативном состоянии и будущей весной или летом заканчивают свой цикл развития, давая семена.

Спектры жизненных форм отражают разнообразие экологических условий, в которых сформировалась растительность.

Подсчитывая процент видов, относящихся к той или иной жизненной форме, получают так называемые спектры жизненных форм в различных областях земного шара или в различных типах растительности планеты. Примеры таких спектров приведены в табл. 2.

Как мы видим, спектр жизненных форм той или иной области достаточно четко отражает ее климатические особенности. Так, в дождевом тропическом лесу явно преобладают фанерофиты, в сухом климате жарких пустынь – терофиты, а в степной, лесной и тундровой зонах господствуют гемикриптофиты. Стоит отметить и тот факт, что характерные различия спектров жизненных форм имеются и в пределах одной климатической зоны, но в разных фитоценозах.

Таблица 2

Спектры жизненных форм флор основных биомов мира (в %, по Уиттекеру, 1980)

Биомы	Фанеро- фиты	Хаме- фиты	Гемикрип- тофиты	Геофи- ты	Терофи- ты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	66	17	2	5	10
Лес умеренно-теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно-холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	30
Пустыня	0	4	17	6	73
Глобальный, или нормальный, спектр	46	9	26	6	13

Система жизненных форм Раункиера получила широкое распространение в геоботанических исследованиях.

3. Жизненные формы растений по И.Г. Серебрякову.

Крайне интересна система жизненных форм, разработанная И.Г. Серебряковым. Эта система иерархична и достаточно сложна, имеет подразделение до 8 рангов: отдел – тип – класс – подкласс – группа – подгруппа – секция – жизненная форма. Так, все формы растений им разбиваются на 4 отдела: древесные растения, полудревесные растения, наземные травы, водные травы (рис. 3.1). Отделы разбиты на типы. Первый – на деревья, кустарники, кустарнички; второй – на полукустарники и полукустарнички; третий – на поли- и монокарпические травы; четвертый – на земноводные, планктонные и водные травы. Каждый тип в свою очередь разделен на множество более дробных единиц.

И.Г. Серебряков обосновывал свою систему огромным фактическим материалом, и потому все приводимые им единицы, от высших до низших, реально существуют. Эта система удобна для использования на ограниченных территориях, когда из нее отбираются лишь те жизненные формы, которые встречаются в изучаемом регионе. Для обзоров же в глобальном масштабе или масштабе целых материков она не совсем удобна в силу своей большой громоздкости. В таких случаях удобнее либо компактная система Мюллера-Дембуа-Элленберга, либо еще более обобщенные системы жизненных форм.



Рисунок 3.1. Соотношение отделов и типов жизненных форм покрытосеменных растений (по И.Г. Серебрякову)

Контрольные вопросы:

1. Дайте определение и охарактеризуйте понятие «биоморфа».
2. Опишите и приведите примеры жизненных форм растений по К. Раункиеру.
3. Опишите и приведите примеры жизненных форм растений по И.Г. Серебрякову.

Лекция 4. Горизонтальная структура фитоценоза. Синузии. Мозаичность

План лекции:

1. Горизонтальная структура фитоценоза.
2. Мозаичность.
3. Функциональная структура фитоценоза.

1. Горизонтальная структура фитоценоза.

Как уже было сказано выше, регулярное распределение особей растений в пределах одной ценопопуляции – крайне редкое явление. Также редко можно встретить и регулярное или случайное распределение ценопопуляций в фитоценозе. Все это приводит к тому, что горизонтальная структура растительности – очень сложное явление как по своей природе, так и по методам ее установления. Для объяснения природы горизонтальной структуры сообщества очень удобна несложная модель вариации растительности, разработанная В.И. Василевичем. В основе этой модели лежит закон разложения дисперсии, на котором основан метод дисперсионного анализа:

$$s^2 = s_a^2 + s_b^2 + sz^2,$$

где s_a^2 – это доля вариации растительности, которая порождена изменениями условий среды. В этом случае чередуются разные сообщества и их сочетание называется **комплексом**. Комплексность порождает **бета-разнообразие** растительности.

s_b^2 – это доля дисперсии, которая вызвана непосредственно эффектами взаимодействия растений (конкуренция, взаимное средообразование и др.). В результате действия этих внутренних факторов, если они достаточно сильны, формируются закономерно повторяющиеся пятна растительности, которые называют микрогруппировками, а их сочетание называется **мозаичностью**. При этом повышается **альфа-разнообразие**.

s_z^2 – это так называемый шум, то есть случайные изменения растительности, связанные с малоуловимыми вариациями условий среды, случайностями при разбросе семян и т.д. При этом возникает **пестротность** фитоценозов.

Таким образом, изучая горизонтальную неоднородность растительного покрова, следует различать как минимум три понятия – **пестротность**, **мозаичность** и **комплексность**.

2. Мозаичность.

Обычно фитоценоз бывает неоднороден на своем протяжении. В лесу встречаются участки более освещенные, 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.

Пестротность фитоценозов – случай, когда микрогруппировки не выражены и неоднородность носит случайный характер.

Но, как уже было сказано выше, регулярное и, отчасти, случайное распределение особей в ценопопуляциях встречается довольно редко. В большинстве фитоценозов ценопопуляции разных видов также распределены не случайно и образуют группы. При этом в большинстве случаев в горизонтальной структуре фитоценоза выявляются закономерно повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, связанным с фитоценотическими причинами. Это явление называется **мозаичностью** фитоценозов, а элементы мозаики – **микрогруппировками**.

Мозаичность может быть **плавной**, с нерезкими границами между микрогруппировками, и **контурной**, с относительно резкими границами. В настоящее время различают несколько типов мозаичности по ее происхождению.

Фитогенная мозаичность обусловлена конкуренцией, изменением фитосреды или спецификой жизненных форм растений. Вариантом фитогенной мозаичности может служить формирование **клоновых мозаик** – неоднородностей фитоценоза, связанных с вегетативным размножением растений. Клоны очень часто образуются у плаунов и корневищных растений.

Мозаичность связана с образованием многими растениями кочек, подушек и др. Кочкообразующие растения, особенно при большом их числе (например, осоки и пушицы на болотах), создают резко дифференцированные условия произрастания растений на кочках и между ними.

Довольно редко, но все же в природе встречаются **аллелопатические мозаики**, примером которых могут служить шалфейные скрэбы в Северной Америке. Скрэбы – это особый тип фитоценозов, где среди пышной травяной растительности разбросаны куртины колючих кустарников. В шалфейном скрэбе, изученном Г. Мюллером, вокруг кустов шалфея, который выделяет большое количество эфирных масел, образуются незанятые растительностью «пролысины». Периодически в скрэбе происходят пожары, что приводит к формированию равномерного травяного покрова. Однако через 5 – 7 лет из сохранившихся в почве корневищ восстанавливается шалфей, и вокруг его разрастающихся куртин образуются новые «пролысины».

К фитогенным мозаикам можно также отнести мозаичность, возникающую при неравномерном обсеменении растений или неравномерном поступлении диаспор извне, а также с неравномерным приживанием всходов.

Эдафотопическая мозаичность связана с неоднородностями почвы как среды обитания (неровности микрорельефа, различный дренаж, неоднородность почв и подстилки, их мощности, гумусированности, гранулометрического состава и т.д.).

Зоогенная мозаичность вызывается влиянием животных, как прямым, так и косвенным, – выеданием, вытаптыванием, откладыванием экскрементов, деятельностью землероющих животных и т.д.

Антропогенная мозаичность связана с деятельностью человека – вытаптыванием вследствие рекреационной нагрузки, выпасом сельскохозяйственных животных, выкашиванием травяных и вырубкой лесных растительных сообществ, ресурсными заготовками и т.д.

Экзогенная мозаичность обусловлена внешними абиотическими факторами среды – влиянием ветра, воды и т.д.

Очень широко в природе распространена **демутационная мозаичность**, связанная с восстановлением растительности в нарушенных местах. По происхождению демутационная мозаичность может быть различной – нарушение целостности фитоценозов может происходить в результате деятельности животных, особенно землероев, деятельности человека (вырубка лесов, вспашка, кострища и т. д.), а также в результате воздействия внешних факторов – например ветровал. В дальнейшем в таких местах происходит зарастание нарушенных участков. Обычно при смене растительных микрогруппировок, характеризующих отдельные фазы демутации, то есть восстановление растительного покрова, создается сложная мозаичность, характерная для данного типа фитоценоза, для каждой фазы демутации, для определенного типа нарушений. В некоторых случаях мозаичность усложняется тем, что в результате нарушения создается комплекс различных условий произрастания растений.

В отличие от мозаичности, которая характеризует внутриценотическую горизонтальную неоднородность, **комплексность** – это неоднородность растительного покрова

на надфитоценоотическом уровне. Она проявляется в закономерном чередовании в пределах одного ландшафта отдельных фитоценозов.

Комплексность растительного покрова определяется микро- или мезорельефом, который служит своеобразным перераспределителем нагрузки основных экологических факторов и тем самым дифференцирует ландшафт на местообитания с различными экологическими режимами.

Основным критерием при разграничении мозаичности и комплексности фитоценозов является их самостоятельность. В том случае, если растительность на выделенном участке способна существовать в том же виде на значительной территории, достаточной для определения всех ее морфологических и функциональных особенностей, такой участок следует считать фитоценозом, даже если на данной территории он имеет очень маленькую площадь. В том же случае, если выделенный участок не способен к самостоятельному существованию, он будет являться микрогруппировкой.

Вообще стоит сказать, что разграничение растительных сообществ – это, пожалуй, самый сложный и самый спорный вопрос геоботаники. Дело в том, что, в отличие от организмов, которые дискретны по своей природе, поскольку представляют отграниченные в природе и во времени (т.е. смертные) особи, фитоценозы образуют сплошной ковер на земном шаре, который прерывается лишь там, где он уничтожен человеком или где условия крайне неблагоприятны. В связи с этим довольно затруднительно даже само выделение единиц растительного покрова, не говоря уже об установлении границ между ними.

Первоначально, как уже говорилось, существование дискретных единиц растительности (еловый лес, сосновый лес, верещатник и т.д.) не вызывало сомнений, и расчленение растительного покрова на сообщества было необходимо для того, чтобы разобраться в его многообразии. Такие сообщества затем объединялись по сходству в типологические единицы, получившие название ассоциаций, формаций и др. Но в ходе дальнейших исследований постепенно накапливалась информация о том, что растительный покров по своей сути представляет собой непрерывное явление, или континуум.

В качестве основных факторов, приводящих к континууму, могут выступать следующие причины, которые уже обсуждались выше:

- 1) экологическая специфичность видов;
- 2) постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве;
- 3) «растекание» видов в пространстве.

Эти причины действительно приводят к тому, что растительный покров представляет собой непрерывное явление. Но в то же время на растительный покров воздействует целый ряд причин, которые приводят к его относительной дискретности, или квантованности. К этим причинам можно отнести:

- 1) дифференцированность экотопов;
- 2) трансформация среды растениями-эдификаторами;
- 3) катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов (например, пожары);
- 4) деятельность животных;
- 5) деятельность человека.

Перечисленные выше причины могут приводить к формированию участков растительного покрова с разными закономерностями пространственного сложения. Эти участки – кванты – могут быть разными: однородными, клинальными или гетерогенными, то есть состоящими из более мелких квантов.

Сопоставляя причины квантованности с причинами континуума, мы видим, что между ними нет взаимозависимости в том смысле, что чем сильнее выражены одни, тем слабее другие, и в крайнем своем выражении они не исключают друг друга. Контину-

нуум и квантованность – это коренные свойства растительного покрова и выражены они одновременно и повсюду. Следует особо подчеркнуть, что континуум имеет место не только на границах квантов, но и внутри их. Из этого следует, что границу в виде четкой линии между квантами установить в принципе невозможно, так как положение ее всегда неопределенно.

Это обстоятельство привело к тому, что в природе очень часто выделяются так называемые **экотоны (зоны напряжения)** – переходные зоны между двумя фитоценозами, где происходит их взаимопроникновение. Экотон может иметь значительную линейную протяженность, но, как правило, бывает уже соседних сообществ. Экотон имеет также ряд особенностей, отличающих его от соседних сообществ. Так, в экотоне имеется тенденция к повышению видовой насыщенности вследствие перекрытия экологических амплитуд видов разных экологических групп, то есть возникает так называемый **экотонный**, или **краевой, эффект**. Следует заметить, что выраженный экотонный эффект проявляется в достаточной степени лишь в зоне перехода между экологически контрастными местообитаниями (например, между лесом и лугом, лесом и болотом). Как правило, в этих условиях снижается конкуренция со стороны эдификаторов как одного, так и другого местообитания, что дает возможность произрастать гораздо большему числу видов. Причем некоторые виды специально приспособились к жизни в таких условиях и кроме экотонов нигде больше практически не встречаются. Это так называемые **экотонные**, или **краевые, виды**. Как правило, к экотонам оказываются приуроченными и многие виды, находящиеся на границах своих ареалов.

3. Функциональная структура фитоценоза.

Функциональная структура фитоценозов – это совокупность связей между элементами фитоценоза. Она определяется характером взаимоотношений между растениями в фитоценозе. Единицами функциональной структуры фитоценоза являются **ценоэлементы**.

Ценоэлемент – это совокупность растений, обязанная существованием их взаимодействиями между собой. Важным признаком ценоэлемента является его несамостоятельность, то есть неспособность существовать без связей с иными ценоэлементами, вне влияния окружающих растений. В этом смысле он не может рассматриваться как «представитель» растительного покрова. Основными ценоэлементами являются ценоячейка и синузия.

Ценоячейка – это элементарная единица функциональной структуры фитоценоза, включающая группу непосредственно взаимодействующих между собой растений. Иными словами, ценоячейка – группа растений, объединенных индивидуальными топическими и трофическими конкурентными отношениями. Примером ценоячейки может служить, например, дерево в лесу и все растения в сфере его фитогенного поля. В молодом лесу, в котором еще не наблюдается сильной дифференциации древостоя и за центр ценоячейки можно принять любое дерево, в ее состав войдут все растения, непосредственно взаимодействующие с центральным, а ее граница будет определяться крайними растениями, еще связанными с центральным. В сформировавшемся же древостое, где организующим началом выступают господствующие особи деревьев, именно они становятся центрами ценоячеек, куда входят окружающие их угнетенные и подчиненные растения (Ипатов, Кирикова, 1999).

Ценоячейки морфологически неуловимы, и их перекрытие служит источником возникновения фитоценотического континуума, то есть непрерывности растительного покрова.

Синузия. Давно было обнаружено, что некоторые ярусы, например, образованные черникой, брусникой и др., входят в состав разных фитоценозов. Это послужило основой для выделения Р. Гультом связующих ярусов и близнецовых групп лесных фи-

тоценозов, в которых все ярусы сходны, кроме древесного. Представление об относительной самостоятельности ярусов наибольшее развитие получило в учении о синузиях как элементарных структурных и функциональных единицах фитоценозов.

Синузия – это структурно-функциональная часть фитоценоза, которая обособлена в пространстве по вертикали или во времени и отличается, кроме этого, морфологической, флористической, экологической и фитоценотической обособленностью. Синузии образованы растениями одной или близких жизненных форм, поэтому входящие в их состав растения обладают, как правило, сходными потребностями и сходно трансформируют среду в благоприятную для себя и своих партнеров сторону. Полисинузальность (то есть существование в фитоценозе одновременно нескольких синузий) характерна для сложных ярусно дифференцированных сообществ, сформированных различными жизненными формами (например, леса). В таких случаях синузия представляет собой не что иное, как ярус или его часть (например, сезонные синузии). Травяные сообщества, как правило, моносинузальны.

По признаку автономности выделяют различные типы синузий – как тесно связанные с определенными типами фитоценозов, так и сравнительно самостоятельные, зависящие в основном от условий экотопа. Например, в Беларуси синузия напочвенных лишайников формируется почти исключительно в сосновых лесах, в то время как синузия черники – в лесах, образованных рядом видов деревьев (сосной, елью, дубом, грабом, березой).

Различают синузии пространственные и временные. К пространственным синузиям относят напочвенные, эпифитные, эпиксильные (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.

Контрольные вопросы:

1. Опишите горизонтальную структуру фитоценоза.
2. Что собой представляет мозаичность. Дайте характеристику мозаичности.
3. Опишите функциональную структуру фитоценоза.

Лекция 5. Вертикальная структура фитоценозов

План лекции:

1. Вертикальное распределение массы органов растений в фитоценозе.
2. Ярусность.
3. Фитоценотические горизонты.

Как уже неоднократно говорилось, фитоценоз представляет собой сложную систему. Морфологическая структура любой системы определяется пространственным расположением отдельных структурных элементов.

Как правило, фитоценозы могут быть расчленены на достаточно хорошо отграниченные в пространстве (по вертикали и горизонтали), а иногда и во времени элементарные структуры. Их принято называть

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.

1. Вертикальное распределение массы органов растений в фитоценозе.

Вертикальная структура фитоценозов характеризуется объемом среды, в котором размещены органы растений, и особенностями размещения 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.

2. Ярусность.

Вертикальная структура фитоценозов характеризуется объемом среды, в котором размещены органы растений, и особенностями размещения в отдельных горизонтах среды их массы, объема, поверхности соприкосновения со средой. Объем используемой среды определяется высотой надземных органов растений и варьирует в широких пределах. Используемый объем может быть однородным в пределах всего фитоценоза или изменяться в вертикальном направлении. При этом возможны два полярных варианта, связанные плавными переходами: **ярусность** и **вертикальный континуум**.

Существуют два подхода к выделению ярусов. В пояснение **первого подхода** сформулировано положение о том, что «...включать в каждый ярус надо все надземные части входящих в него растений. Приняв это, приходится признать, что ярусы в лесу не располагаются один над другим, а они как бы вставлены один в другой... В нижнюю часть древесного яруса вставлен ярус кустарников, а в еще ниже расположенную часть древесного яруса и нижнюю часть кустарникового яруса вставлен травяно-кустарничковый и т.д.» (Корчагин, 1976).

При таком подходе к выделению ярусов возникает ряд трудно разрешимых вопросов. К примеру, не совсем ясно, к каким ярусам следует относить эпифиты и лианы, а также молодые растения (подрост) деревьев, кустарников, кустарничков и трав? Так, эпифиты и лианы часто рассматривают как межъярусные растения. Подрост же, а также угнетенные взрослые особи некоторые исследователи рассматривают как полог того яруса, который данные растения могли бы образовать с течением времени или же в благоприятных условиях, то есть относят их к ярусу, образованному взрослыми нормально развитыми особями того же вида.

При **втором подходе** ярусы рассматриваются как отграниченные друг от друга горизонты фитоценоза, в которых сосредоточена основная масса ассимилирующих органов растений. При этом именно неравномерность распределения фотосинтезирующих органов растений и будет служить основанием для выделения ярусов. При таком подходе ярусы представляет собой ни что иное, как фитоценотические горизонты –

структурные части биогеоценотических горизонтов, выделение которых в биогеоценозах обосновано Ю. П. Бялловичем (1960).

3. Фитоценотические горизонты.

По Ю.П. Бялловичу, «биогеоценотический горизонт есть вертикально обособленная и по вертикали далее не расчлененная структурная часть биогеоценоза. Сверху донизу биогеоценотический горизонт однороден по составу биогеоценотических компонентов, по взаимосвязи их, происходящим в нем превращениям веществ и энергии и в этих же отношениях отличается от соседних биогеоценотических горизонтов, служащих ему кровлей и постелью».

Каждый фитоценотический горизонт характеризуется не только составом видов, но и составом органов этих растений. Кроме того, каждый горизонт будет характеризоваться свойственными ему средой и взаимоотношениями с консортами (фитофагами, паразитными грибами, эпифитами и др.). Так, в лесах можно выделить следующие фитоценотические горизонты:

- 1) кроновый, включающий кроны деревьев (ветви, листья) совместно с эпифитами;
- 2) стволовой, включающий стволы деревьев с эпифитами и лианами, а также подлесок;
- 3) травяной, травяно-кустарничковый или кустарничковый, включающий прикорневую часть стволов с эпифитами, травами и кустарничками, а также нижнюю часть подлеска;
- 4) припочвенный, включающий напочвенные мхи и лишайники, низкорослые травы, нижние части растений, входящих в состав более высоко расположенных горизонтов.

Таким образом, некоторые виды принимают участие в формировании всех четырех фитоценотических горизонтов (деревья), другие – только трех (кустарники), двух (травы и кустарнички) или только одного (напочвенные мхи и лишайники).

В противоположность ярусным лесам умеренной зоны в природе достаточно часто (пожалуй, гораздо чаще, чем ярусные) встречаются фитоценозы, в которых ярусность абсолютно отсутствует или выражена очень слабо – такие фитоценозы формируют **вертикальный континуум**. Ярким примером этого могут быть тропические леса, масса и листовая поверхность в которых располагается непрерывно и четко отграниченные друг от друга горизонты, то есть скопления надземных органов (в том числе листьев), отсутствуют. В таких лесах от поверхности почвы и до верхней границы сообщества буквально «набито» листьями разных видов.

Фитоценозами, в которых практически отсутствует ярусность, является также и большинство травяных сообществ. Отсутствие расчленения на ярусы в них связано:

- с небольшой высотой травостоев; образованием их растениями одной жизненной формы – многолетними травами;
- присутствием в травостоях особей с различной высотой надземных органов, в том числе и в пределах отдельных ценопопуляций;
- отсутствием у высоких растений приверженности листьев к какому-то определенному горизонту.

В травяных фитоценозах ярусность выражена лишь там, где развит моховой покров – в таких фитоценозах можно различить два яруса: травяной и моховой. Там, где ярусность не выражена, нет смысла искусственно выделять ярусы, важнее изучать разновысотное размещение листьев отдельных видов. Выраженность, равно как и отсутствие ярусности – одинаково важные признаки структуры фитоценозов.

Как уже было сказано, распределение растений по вертикали дает возможность сосуществовать многим особям различных видов на ограниченной площади и, таким обра-

зом, позволяет им максимально использовать ресурсы среды. Ярусное распределение растений снижает конкуренцию между ними и обеспечивает устойчивость сообществ.

В растительном покрове различают господствующие и подчиненные ярусы. Господствующие ярусы занимают, как правило, верхнее положение, они занимают больший объем, сильнее трансформируют среду, оказывают влияние на все ниже расположенные ярусы. Но между тем бывают случаи, когда господствует и нижний ярус, например, ярус сфагновых мхов на верховом болоте, хотя над ним расположен ярус болотных кустарничков. Конечно, и подчиненные ярусы влияют на господствующие. Например, травы обогащают почвы в лесах, что благоприятно для деревьев.

В растительном покрове отмечено явление, которое было названо **инкубацией ярусов**. Оно состоит в усложнении покрова путем наложения ярусов. Примером этого могут служить сообщества лесотундры, где при движении с севера на юг одноярусные моховые сообщества постепенно превращаются в двух-трехъярусные – сначала появляется ярус кустарничков, а затем и деревьев. Это можно наблюдать и в горных районах на верхней границе леса. В противоположность этому явлению, выпадение отдельных ярусов носит название **декумбации**.

Основываясь на различной глубине укоренения различных растений в фитоценозе, некоторые исследователи, помимо надземной ярусности, различали ярусность подземную. Однако многочисленными исследованиями, проведенными в разных странах и во многих типах фитоценозов, было установлено, что, за очень редким исключением, общая масса подземных органов закономерно уменьшается сверху вниз, не обособляясь в ярусы. При выделении фитоценологических горизонтов в почве выделяется то большее, то меньшее обособление самых поверхностных горизонтов: опадогенного (подстилки) в лесах и дернины на лугах. В этих горизонтах сосредоточена основная масса всасывающих корней у растений, что обусловлено повышенным содержанием здесь элементов минерального питания в результате интенсивной деятельности сапротрофов, разлагающих и минерализующих опад.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте вертикальное распределение массы органов растений в фитоценозе.
2. Ярусность. Дайте характеристику данного термина.
3. Охарактеризуйте фитоценологические горизонты.

Лекция 6. Изменчивость фитоценозов

План лекции:

1. Суточная изменчивость.
2. Сезонная изменчивость.
3. Флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов).

Фитоценозы способны изменяться в определенных пределах, не переходя при этом в другие фитоценозы. Различают следующие типы изменчивости фитоценозов: суточную, сезонную, разногодичную (флуктуации), возрастную. Причем изменения происходят на различных уровнях: уровне отдельных особей растений, уровне ценопопуляций и фитоценологическом уровне. Так, на уровне особей изменчивость проявляется в изменении размеров растений, в их фенологическом развитии. На ценопопуляционном уровне происходит изменение возрастного спектра, численности, проективного покрытия, фитомассы и других признаков ценопопуляции. В пределах сообщества с

течением времени изменяется видовой состав, количественные соотношения между видами, строение, функциональные связи между видами и др.

Причины изменений растительных сообществ могут быть разнообразными. Они могут происходить либо под влиянием самих растений (**эндогенез**), либо под влиянием внешних по отношению к фитоценозу факторов: изменения экотопа, влияния организмов-консорттов, человека (**экзогенез**). Как правило, динамику растительных сообществ совместно обуславливают как эндогенез, так и экзогенез, но их вклад в зависимости от конкретных условий может быть различным: то один, то другой играет определяющую роль.

Факторы, приводящие к изменениям растительных сообществ, могут различаться по значимости, силе и длительности действия. При незначительном или кратковременном их влиянии фитоценоз способен изменяться в некоторых пределах, сохраняя при этом свои свойства и не переходя в другой фитоценоз. В этом случае говорят об **изменчивости фитоценоза во времени**. Шкала времени, в которой происходят подобные изменения, может различаться: сутки, месяцы, сезоны, годы.

1. Суточная изменчивость.

Суточные ритмы слабо воздействуют на большинство растительных сообществ. 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 пылью 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. Так, у некоторых растений (латук, виды клеверов и др.) в течение суток способен изменяться угол наклона листьев; у туранговых тополей, растущих в поймах среднеазиатских рек, листовые пластинки во время солнцепека повернуты к солнечным лучам ребром, а утром и вечером – широкой стороной. У некоторых видов со сложными листьями листочки на ночь опускаются вниз.

Суточная изменчивость, к примеру, сильно влияет на характеристики сообществ пресноводного планктона: днем многие планктонные водоросли располагаются на глубине, в толще воды, а при снижении освещенности утром и вечером поднимаются к приповерхностному слою.

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.

Гораздо важнее по сравнению с суточной изменчивостью для растительных сообществ сезонная, разногодичная и возрастная изменчивость фитоценозов.

2. Сезонная изменчивость.

Фитоценозы существуют в разных климатических условиях и отличаются друг от друга по составу. Это приводит к тому, что каждый фитоценоз характеризуется свойственной ему сезонной изменчивостью. Этот тип изменчивости фитоценозов связан с изменением в течение года условий произрастания растений и с присутствием в составе фитоценозов видов растений, различающихся по ритму сезонной вегетации.

Факторы сезонной изменчивости регулярно, из года в год, влияют на растительное сообщество. Следствием подобной регулярности является то, что с высокой долей уверенности характер и направление изменений фитоценоза можно предсказать заранее.

Изменение условий произрастания в течение года может быть обусловлено:

- особенностями самого климата;
- особенностями фитоклимата;
- особенностями гидрологического режима;
- воздействием человека и животных.

С особенностями климата связаны сезонные изменения светового и теплового режимов, а также обеспеченность растений водой. За исключением области распространения дождевых тропических лесов, где в течение года не происходит значительных колебаний в условиях произрастания растений, на большей части земного шара климат характеризуется сезонностью – то есть существенными изменениями длительности фотопериода, интенсивности света, поступления атмосферных осадков, а также температуры в течение года. При этом для растительности этой части земного шара характерна смена в течение года по крайней мере двух сезонов: вегетационного (периода активной вегетации растений) и периода покоя (или полупокоя) если не всех, то, по крайней мере, большинства компонентов фитоценозов. Следует учитывать, что наступление периода покоя может быть связано с двумя диаметрально противоположными причинами: либо периода низких температур (зима), либо, наоборот, периода высоких температур и связанного с этим дефицита влаги.

В некоторых типах сообществ в течение года может быть два периода покоя и, соответственно, два периода активного роста растений. Так, например, в степях имеется период зимнего покоя, связанный с низкими температурами. Затем весной и ранним летом большинство растений активно вегетирует и цветет. Летом из-за высоких температур и дефицита влаги наступает период летнего полупокоя, когда степь «выгорает». И наконец, осенью, когда начинается дождливый сезон, растения опять начинают активно вегетировать.

Особенности гидрологического режима имеют значение для определения сезонной изменчивости фитоценозов, расположенных в пониженных элементах рельефа – низинах, поймах рек, которые в течение определенного достаточно длительного времени заливаются паводковыми или натечными водами. В этих местообитаниях на сезонную изменчивость фитоценозов накладывается колебание гидрологического режима. При этом могут изменяться: время начала затопления, его длительность, быстрота схода воды с поверхности почвы и другие факторы.

Так, в связи с затоплением, в поймах можно различать период подводной вегетации растений и период после схода талых вод. Там же, где растения начинают вегетировать до наступления паводка, и в то же время период подводной вегетации достаточно длителен, можно выделить целых три сезонных состояния фитоценозов: до затопления, период подводной вегетации и послепаводковый период. В таких условиях фитоценозы могут быть представлены видами, которые начинают и заканчивают свою вегетацию в разное время:

- начинают и заканчивают вегетацию до затопления;
- начинают вегетацию до затопления, прекращают его во время пребывания под водой и продолжают свой рост после схода воды;
- вегетируют как до затопления? так и во время паводка, образуя подводные побеги, а также после схода воды;
- начинают свою вегетацию только в послепаводковый период.

Изменение **фитоклимата** в течение сезона наиболее сильно проявляется в листопадных лесах, где условия произрастания растений, образующих нижние ярусы, меняются в течение вегетационного периода. Так, в широколиственных лесах сезонное

изменение фитолимата приводит к формированию ранней весной синузлии весенних эфемероидов (хохлатки, ветреницы, гусиные луки, чистяк, пролеска и др.). Эта синузлия существует недолго – до разворачивания листьев деревьев, а потом в травяном ярусе начинают доминировать травы, вегетирующие в летнее время.

Весенние эфемероиды обладают целым комплексом приспособительных черт: холодостойкостью, высокой фотосинтетической активностью и способностью поглощать воду и элементы минерального питания при более низкой температуре почвы по сравнению с другими, совместно обитающими с ними растениями. Результатом подобной приспособленности является их более сильная конкурентоспособность за питательные вещества по сравнению с другими растениями. Кроме того, поглощая элементы минерального питания ранней весной, эфемеры и эфемероиды предотвращают возможность их вымывания в более глубокие горизонты почвы в тот период, когда корневые системы других видов растений малоактивны.

Человек, как фактор, воздействующий на сезонную изменчивость фитоценозов, наиболее резко влияет на травяные сообщества, используемые в качестве сенокосов или пастбищ. Так, в результате использования фитоценозов в качестве сенокосов происходит отчуждение основной массы наземных органов растений, не успевших к периоду скашивания полностью завершить вегетацию. Это приводит к резким изменениям структуры травостоев и условий произрастания растений. В дальнейшем, по мере отрастания скошенных растений, формируется новый травостой, который может в очень большой степени отличаться от ранее существовавшего по структуре, внешнему виду, количественным соотношениям между видами и другим показателям. Аналогичное воздействие человек может оказывать на фитоценозы, интенсивно используя их в качестве пастбищ. При этом на пастбищах, помимо отчуждения надземных органов растений при выпасе скота, на сезонную изменчивость влияет еще и неравномерность поедания разных видов растений, а также отложение ими экскрементов. Все это в совокупности приводит к формированию все возрастающей от весны к осени временной мелкоконтурной мозаичности.

В течение года в фитоценозах может изменяться их структура, состав и количественные соотношения между компонентами фитоценозов.

Изменение **структуры фитоценозов** в течение вегетационного периода особенно сильно заметно в сообществах, образованных травянистыми растениями, хотя в лесах, особенно листопадных, это также довольно широко распространенное явление. Там, где травянистые сообщества не используются человеком, с начала вегетации к середине или концу лета происходит увеличение высоты и сомкнутости травостоев, а также площади листьев, изменяется вертикальное распределение надземных органов и листовой поверхности. Затем, после достижения кульминации в формировании травостоя, к концу вегетационного периода идет его постепенная деградация.

Сезонные изменения **состава фитоценозов** иногда могут быть довольно значительными. Если говорить о флористическом составе фитоценозов, то он в течение года и вегетационного сезона обычно не меняется. Но не следует забывать о том, что численность особей и состав ценопопуляций различных видов при этом могут быть подвержены весьма значительным колебаниям. Подобные колебания возможны в результате того, что в течение года и вегетационного периода особи разных видов растений неравномерно возникают и отмирают, переходят из одного онтогенетического состояния в другое, из активного состояния в покоящееся и наоборот. При этом изменение численности особей в течение года, как правило, наиболее сильно выражено у растений, размножающихся преимущественно или исключительно семенами. Это объясняется, в первую очередь, тем, что семена разных видов в разное время попадают в почву, прорастают, теряют жизнеспособность и др.

Очень часто, особенно во все тех же луговых фитоценозах, в течение одного вегетационного сезона могут очень сильно изменяться **количественные соотношения** между разными видами. Это связано с тем, что различные виды способны активно расти, накапливать большую биомассу, цвести и плодоносить в разное время, сменяя друг друга. При этом различия между видами в течение одного сезона могут быть настолько сильными, что может происходить полная, а зачастую и неоднократная смена видов-доминантов.

С сезонной динамикой структуры фитоценозов и различиями в фенологических ритмах разных растений связано такое довольно широко встречающееся понятие, как **смена аспектов** фитоценоза. Под сменой аспектов понимают изменения внешнего вида фитоценозов в течение года или вегетационного периода. Как правило, при этом основное значение имеют фазы цветения некоторых видов, закономерно меняющиеся в течение вегетационного периода, хотя в ряде случаев не меньшее значение имеет и фаза плодоношения. Так, например, в сообществах с большим участием одуванчика различают аспекты как в фазе его цветения, так и в фазе его плодоношения. Для ковыльных степей хорошо выражен аспект плодоношения ковылей и т.д.

Смены аспектов отражают смену сезонного состояния фитоценозов и их компонентов, в том числе продуктивность, что тесно связано с изменением условий произрастания как внутри ценоза, так и в пределах окружающей местности. Поэтому соответствующие аспекты природных фитоценозов служат достаточно точными показателями наступления или окончания сроков различных видов хозяйственной деятельности человека: времени начала и окончания выпаса скота, скашивания травы для заготовки сена, лучшего времени посева сельскохозяйственных культур и др.

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.

3. Флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов).

Параметры любого растительного сообщества не остаются неизменными, а колеблются год от года. Их значения в разные годы оказываются то большими, то меньшими по отношению к среднему значению за определенный, но не слишком большой период, то есть колеблются около средней характеристики. Изменяются сроки прохождения фенологических фаз, обилие видов и их соотношение, фитомасса, иногда происходит изменение и во флористическом составе. Причина, определяющая эти изменения, заключается в колебаниях погодных условий – количества солнечной энергии, поступающей к растениям, температурного режима, количества осадков. Меняющиеся условия существования дают при этом преимущества то одним, то другим видам, что приводит к изменению системы взаимодействий между растениями. Такие колебательные изменения растительных сообществ были названы флуктуациями.

Флуктуации (от лат. fluctuatio – колебания) – ненаправленные различно ориентированные или циклические (с циклом, как правило, не более 6 – 10 лет) разногодичные обратимые изменения растительного покрова, то есть такие изменения, которые завершаются возвратом сообщества к близкому к исходному состоянию.

Различают следующие типы флуктуаций в соответствии с причинами их возникновения:

- **экотопические**, обусловленные различиями в метеорологических и гидрологических условиях экотопа;

- **фитоциклические**, отражающие особенности жизненного цикла некоторых видов растений и (или) их неравномерное по годам семенное или вегетативное размножение;
- **зоогенные**, связанные с различиями в воздействии растительноядных и роющих животных, в особенности животных-землероев и насекомых;
- **фитопаразитарные**, обусловленные массовым размножением фитопаразитарных грибов и др.
- **антропогенные**, вызванные различиями в форме и интенсивности воздействия человека.

Экотопические флуктуации. Каждый год является своеобразным по целому комплексу климатических условий: количеству атмосферных осадков, их распределению в течение года, периода вегетации, в отдельные месяцы и декады; средней температуре, температуре отдельных периодов вегетации и другим показателям. Кроме того, что самое важное, сочетание теплового режима с количеством атмосферных осадков также является уникальным для каждого года. Так, в регионах с умеренным и холодным климатом мощность снегового покрова может сильно колебаться по годам, что, соответственно, будет сильно влиять на перезимовку различных видов растений. В отдельные годы климатические показатели могут настолько сильно отклоняться от средних значений для данного региона, что растения начинают испытывать влияние климата, характерного для более южной или, наоборот, более северной зоны.

Очень большое значение имеет также сочетание метеорологических условий данного года с условиями предыдущих лет. Так, нередко исключительно засушливые или очень дождливые годы могут следовать один за другим, и тогда наблюдается чередование периодов засушливых и дождливых лет. При этом повторение «благоприятных» и «неблагоприятных» лет оказывает на фитоценозы особенно сильное влияние.

С изменениями климата тесно связаны различия в гидрологическом режиме отдельных лет, которые также очень сильно могут изменять условия произрастания растений. К примеру, в поймах рек от года к году изменяется длительность половодья и, соответственно, мощность отлагающегося при этом наилка. В бессточных западинах могут наблюдаться большие различия в длительности и сроках заливания натечными водами. Там, где почвенно-грунтовые воды расположены близко к поверхности почвы, по годам варьирует глубина их залегания и сезонная динамика этого показателя.

Иногда косвенное (через деятельность почвенных организмов) влияние влажности и температуры почвы имеет для растений большее значение, чем непосредственное. Так, с изменением по годам среды обитания растений и почвенных организмов варьируют темпы накопления органического вещества в почве и минерализации растительных остатков и, следовательно, обеспеченность растений элементами минерального питания.

Выраженность экотопических флуктуаций в одних и тех же метеорологических и гидрологических условиях в очень сильной степени зависит от состава и структуры фитоценозов. К примеру, в лесах флуктуации выражены гораздо слабее по сравнению с лугами и степями. При этом в лесных сообществах наиболее значительные изменения происходят в нижнем травяном ярусе. Это связано, в первую очередь, с тем, что лесные фитоценозы, по сравнению с травяными, благодаря свойственному им фитоклимату более устойчивы к колебаниям метеорологических условий отдельных лет. Дело в том, что деревья, имеющие многолетние надземные побеги, реагируют на изменения в метеорологических условиях не столь резко, как травы. Крайним же вариантом выраженности экотопических флуктуаций могут служить пустыни, где в наиболее благоприятные периоды года дают «вспышки» различные виды растений-однолетников.

Фитоциклические флуктуации. Данный тип флуктуаций наиболее хорошо изучен в луговых сообществах, где некоторые виды травянистых растений могут доминировать лишь периодически в течение короткого времени. Это связано, глав-

ным образом, с особенностями жизненного цикла этих видов или же с обсеменением и массовым приживанием всходов лишь в отдельные годы, что и обуславливает фитоциклические флуктуации.

Фитоциклические флуктуации имеют место не только в луговых, но и в лесных фитоценозах. Так, к примеру, дуб черешчатый обильно плодоносит в среднем лишь один раз в четыре года. Вследствие этого на следующий год после этого в фитоценозе будет особенно много его всходов.

Зоогенные флуктуации обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных. Так, примером зоогенных флуктуаций может служить изменение состава и структуры широколиственных лесов в результате вспышек численности непарного шелкопряда. В годы своего массового развития он уничтожает практически всю листву на деревьях, что приводит, с одной стороны, к сильному ослаблению древесного яруса, а с другой – к обильному удобрению земли экскрементами гусениц. Результатом подобного дополнительного питания и улучшения режима освещения становится повышение продуктивности травяного яруса в таких лесах в 1,5 – 2 раза.

Колебания численности животных очень часто могут быть тесно связаны с изменениями метеорологических и гидрологических условий местообитания. Эти факторы могут влиять на животных как непосредственно, так и косвенно, через сдвиги в составе и продуктивности фитоценозов. Примером подобного сочетания может служить массовое размножение нестадных саранчовых, которое чаще всего наблюдается в засушливые годы, неблагоприятные для большинства видов растений, слагающих фитоценозы. При этом сочетание неблагоприятного воздействия метеорологических условий и массового развития фитофагов, естественно, вызывает более выраженные флуктуации 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.

Антропогенные флуктуации связаны с изменением интенсивности или формы антропогенного влияния на фитоценозы. Например, при разном режиме пастбы может изменяться состав травостоя пастбищ. При периодическом, чаще всего бессистемном внесении минеральных удобрений изменяется состав естественного луга. У расположенных в сфере влияния промышленных предприятий фитоценозов состав может очень сильно изменяться под действием однократных или периодических выбросов загрязняющих веществ.

Для того чтобы понять **механизм флуктуаций**, следует помнить, что при формировании фитоценозов в их состав в первую очередь входят те виды, которые способны достаточно длительное время совместно сосуществовать при колебаниях условий произрастания, а также при изменениях силы и формы воздействия видов-консортов. В том случае, если экотоп более или менее константен, в состав фитоценозов будут входить виды, имеющие сходные экологические амплитуды. В случае же сильной погодичной изменчивости условий произрастания в состав фитоценозов будут способны войти виды зачастую с очень сильно различающимися экологическими нишами. Это будет определять большую стабильность фитоценозов при изменении условий обитания по годам или периодам лет.

Как уже было сказано, экотопические и сходные с ними флуктуации вызываются ненаправленными, различно ориентированными и обычно краткосрочными сдвига-

ми в условиях произрастания, например, смена засушливого года годом дождливым. Соответственно этому происходят ненаправленные, по-разному ориентированные изменения фитоценозов в пределах то большего, то меньшего отклонения от «среднего состояния». Флористический состав при этом остается постоянным – «исчезновение» или «появление» видов в большинстве случаев только кажущееся. Дело в том, что в неблагоприятные для некоторых видов годы их особи могут переходить в покоящееся или угнетенное состояние, и в результате этого будет создаваться впечатление, что они исчезли. В благоприятные же годы покоящиеся особи становятся активными, а угнетенные – развивают более мощные надземные побеги.

При флуктуациях, даже со значительным отклонением от «среднего состояния», всегда происходит возврат к состоянию, близкому к исходному, что отличает их от сукцессий. Флуктуации происходят одновременно с сукцессиями, «накладываются» на них, то ускоряя, то задерживая их. Часто длительность флуктуационных циклов совпадает с длительностью 10 – 11-летних циклов солнечной активности.

Контрольные вопросы:

1. Что такое суточная изменчивость. Опишите суточную изменчивость.
2. Что такое сезонная изменчивость. Опишите сезонную изменчивость.
3. Что такое флуктуации (разногодичная изменчивость фитоценозов). Опишите флуктуацию.

Лекция 7. Смены фитоценозов во времени (сукцессии). Первичные сукцессии

План лекции:

1. Сукцессии.
2. Первичные сукцессии.
3. Изменение условий произрастания растений при первичных сукцессиях.

1. Сукцессии.

В природе отсутствуют фитоценозы, которые бы существовали вечно. Рано или поздно один фитоценоз либо сменяется другим, либо уничтожается под воздействием каких-либо внешних причин, включая деятельность человека. Подобная ограниченность существования фитоценозов во времени, их сменяемость является одним из важнейших свойств растительного покрова. Это возможно в силу того, что фитоценозы являются открытыми системами, которые непрерывно испытывают воздействие меняющихся по своей интенсивности внешних факторов (космических, климатических, гидрологических, геоморфологических, антропогенных и т.д.). Кроме того, фитоценозы являются системами, открытыми для внедрения новых видов растений и других организмов.

Все перечисленные выше причины и вызывают смены одних фитоценозов другими. Если нет изменений в воздействии внутренних и внешних факторов, то эти изменения необратимы и происходят в определенном направлении. Такой тип изменений называется сукцессиями.

Сукцессии – постепенные, **направленные**, как правило, необратимые изменения растительности, которые могут быть вызваны как внутренними, так и внешними причинами и при которых изменяется видовой состав или количественное соотношение видов, то есть структура фитоценозов. Именно направленность и масштаб изменений – основное, что отличает сукцессии от флуктуаций.

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.

Сукцессии можно классифицировать по достаточно большому числу критериев:

по масштабу времени:

- на **быстрые**, протекающие в масштабе десятилетий,
- **средние**, длящиеся столетиями,
- **медленные**, продолжающиеся тысячелетиями,
- **очень медленные** (десятки тысяч лет);

по обратимости:

- на **обратимые**,
- **необратимые**;

по степени постоянства процесса:

- на **постоянные**,
- **прерывающиеся**;

по происхождению:

- на **первичные**, то есть те, которые начинаются на субстратах, где никогда не было растительности,
- **вторичные**, происходящие на месте уже сформировавшихся фитоценозов после их нарушения или уничтожения;

по характеру изменения структуры и видового состава:

- на **прогрессивные** (в результате сукцессии увеличивается видовое богатство, повышается продуктивность).
- **регрессивные** (в результате сукцессии уменьшается видовое богатство и снижается продуктивность).

Следует отметить, что между видовым богатством фитоценоза и его продуктивностью нет жесткой положительной зависимости и поэтому иногда при обеднении видового богатства фитоценоза его продуктивность может, наоборот, увеличиваться. В таких случаях по тенденциям изменения видового богатства и продуктивности отдельно различают прогрессивные и регрессивные сукцессии.

по антропогенности:

- на **антропогенные** (вызванные влиянием человека),
- **природные** (происходящие по естественным причинам).

по причинам:

- на **автогенные** – изменения фитоценозов вызываются внутренними по отношению к фитоценозу причинами (взаимоотношения растений, отношения растений к условиям среды, и т.д.).
- **аллогенные** – изменения фитоценозов вызываются внешними по отношению к фитоценозу причинами.

Кроме этого, по предложению В. Н. Сукачева различают по два типа автогенных и аллогенных сукцессий.

Автогенные сукцессии разделяются на сингенез и эндозокогенез. При **сингенезе** изменения происходят под влиянием взаимоотношений между растениями. Этот быстрый процесс можно наблюдать главным образом на богатом субстрате. В данном случае под влиянием наличия или отсутствия банка семян в почве, способа доставки семян к месту сукцессии, длительности жизни за несколько лет происходит формирование фитоценоза, состоящего главным образом из однолетников-эксплерентов. В дальнейшем растения-однолетники постепенно заменяются многолетниками и им на смену

приходят виды, сочетающие в себе особенности эксплерентов, пациентов и виолентов. При **эндоэкогенезе** в результате жизнедеятельности растений изменяются условия среды. Примерами подобных сукцессий могут служить процессы, происходящие при формировании почвы на скалах, зарастании озер и т.д.

Аллогенные сукцессии разделяются на гологенез и гейтогенез. **Гологенез** – сукцессии, являющиеся следствием процессов развития ландшафтов, обусловленных как природными, так и антропогенными причинами (например, формирование речной поймы, строительство водохранилищ и т.д.). **Гейтогенез** – сукцессии, обусловленные внешними факторами, которые не связаны с общими тенденциями развития ландшафта и имеют, главным образом, антропогенную природу.

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.

2. 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, золотые 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.

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 размножаться 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 поселившихся 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 динамичные системы, в которых каждая часть через какой-то срок обновляется. Основным фактор «местного обновления» на лугах – деятельность землероев, в лесах – воздействие ветра.

3. Изменение условий произрастания растений при первичных сукцессиях.

Первичные сукцессии обычно начинаются на безжизненном субстрате, в которых отсутствуют биогенные элементы. Основными источниками 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 содержания 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.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение сукцессий. Приведите примеры и дайте характеристику.
2. Первичные сукцессии, их характеристика, значение.
3. Расскажите изменение условий произрастания растений при первичных сукцессиях.

Лекция 8. Вторичные сукцессии. Типы сукцессий

План лекции:

1. Вторичные сукцессии.
2. Типы сукцессий.
3. Сингенез.
4. Эндозоогенетические (автогенные) сукцессии.
5. Экзогенные (аллогенные) смены.
6. Антропогенные (антропогенные) смены.
7. Концепция климакса.

1. Вторичные сукцессии.

Вторичные сукцессии возникают в основном в результате деятельности человека. Вторичные сукцессии 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 осуществляется, 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.

2. 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 тыся-

челетий, 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. 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 неполночленных 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 возрастать, 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.

4. 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.

Все разнообразие автогенных сукцессионных процессов можно свести к четырем принципиальным моделям сукцессии, которые были предложены Дж. Коннелом и П. Слэйттером (Connel, Slatyer, 1977) и Д. Боткиным (Botkin, 1981).

Модель благоприятствования. В ходе сукцессии, протекающей по этой модели, смена видов связана с постепенным улучшением условий среды, и поэтому она протекает как прогрессивная. Такую сукцессию при зарастании скал изучал один из крупнейших американских фитоценологов, основоположник учения о сукцессиях, Ф. Клементс. Для процесса зарастания скал он выделял стадии накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников, деревьев. Растения и связанные с ними гетеротрофные организмы в ходе сукцессии этого типа постепенно преобразуют горную породу и создают почву. По мере улучшения условий среды возрастает продуктивность фитоценоза, усложняется его структура, появляется ярусность и повышается видовое богатство.

Этой же модели соответствует естественный процесс зарастания отвалов пустой породы на месте горных выработок, если порода является благоприятным субстратом для жизни растений. Если же она непригодна для растений, то человек может помочь началу сукцессии, покрывая поверхность породы слоем почвы или торфа. Ускорить сукцессию, протекающую по модели благоприятствования, можно высевом травосмеси или внесением удобрений, что практиковали американские экологи на Аляске при восстановлении растительного покрова после нефтяных разработок.

Модель толерантности. Смена видов в ходе сукцессии, протекающей по этой модели, происходит в результате ухудшений условий среды. Подобные сукцессии в природе распространены, по-видимому, не менее часто, чем сукцессии, соответствующие предыдущей модели. Как правило, подобные сукцессии наблюдаются тогда, когда растения, заселяя местообитания с исходно благоприятными условиями среды, постепенно расходуют ресурсы, что приводит к усилению конкурентных взаимоотношений между ними. В результате видовой состав меняется в направлении усиления роли видов с выраженным свойством патиентности.

Примером проявления модели толерантности может служить сукцессия, происходящая на вырубке в том случае, если она начинает использоваться в качестве сенокоса или пастбища. При этом начинают формироваться сенокосные или пастбищные травостой, типичные для данной зоны. Так, к примеру, в лесной зоне на смену крупнотравью, состоящему из иван-чая, таволги вязолистной и др. и развивающемуся вследствие минерализации лесной подстилки и корней вырубленных деревьев, приходят злаково-разнотравные фитоценозы с участием вейников, пырея ползучего, овсяницы луговой, ежи сборной. По мере того как с урожаем из почвы выносятся элементы минерального питания, продуктивность фитоценоза постепенно снижается и крупные злаки сменяются мелкими – полевицей тонкой, трясункой средней, душистым колоском.

Если же продолжается использование этого фитоценоза и дальше, то при продолжении сенокосения в нем постепенно начинает доминировать белоус торчащий; если же такой фитоценоз используется как пастбище, то формируются сообщества, состоящие главным образом из манжеток. Белоусники и манжетковые луга – это самые бедные луговые сообщества, практически непригодные ни для какого дальнейшего использования человеком. Именно поэтому описанная сукцессия, протекающая по модели толерантности, крайне нежелательна. Применяя удобрения и правильно используя вырубки, можно воспрепятствовать этому и задержать сукцессию на стадии ценных в кормовом отношении и продуктивных злаков.

Еще одним примером сукцессии, протекающей по модели толерантности, может служить процесс самовосстановления елового леса на месте вырубки. Как правило, в подобных условиях вначале формируются мелколиственные леса, состоящие из ольхи, березы или ивы. Затем под их пологом поселяется более устойчивая к затенению и, со-

ответственно, с более выраженным свойством пациентности ель, которая постепенно вытесняет мелколиственные породы. Под пологом ели развиваются еще большие пациенты – мхи и теневыносливые кустарнички и травы.

Модель ингибирования. Эта модель соответствует регрессивным сукцессиям, когда процесс приостанавливается в результате появления в фитоценозе видов, создающих условия, неприемлемые для внедрения в фитоценоз новых видов. Сукцессии, протекающие по подобной модели, описаны, например, в Англии на гаях, где развивается густой покров кукушкина льна. При сильном развитии мохового покрова семена деревьев не могут достигнуть поверхности почвы и прорасти, поэтому такие фитоценозы десятки лет могут сохраняться в виде зеленомошной гари.

Аналогичный процесс происходит в пустынях Средней Азии, где при отсутствии выпаса поверхность почвы покрывается плотной коркой из мхов и водорослей (ее называют карахарсанг). В результате нарушается семенное возобновление пустынных деревьев и кустарников и происходит деградация всей экосистемы.

Характерно, что и на гаях, и в пустыне сукцессия по модели ингибирования обусловлена тем, что из экосистем исключаются животные. Если моховую гай посещают олени, то они копытами нарушают моховой покров и создают регенерационные ниши для возобновления деревьев. Подобным же образом пасущиеся в пустыне овцы и верблюды создают регенерационные ниши для поселения растений (Миркин и др., 2002).

Модель нейтральности. Этой модели соответствуют сукцессии, при которых изменения фитоценозов протекают как популяционный процесс, при котором происходит смена популяций видов с разными жизненными циклами и разными эколого-фитоценозическими типами стратегий. Роль взаимодействия популяций при данном типе сукцессий незначительна, и предшественники практически не влияют на внедрение новых видов. Такие сукцессии крайне редки и чаще эта модель распространяется только на формирование видового состава, а количественные соотношения между видами обуславливаются ослабленным проявлением эффектов благоприятствования, ингибирования или толерантности.

Сукцессии, протекающие только по одной вышеизложенной модели, в природе, по-видимому, встречаются не так часто. В большинстве же случаев разные периоды сукцессионного процесса протекают в соответствии с разными моделями. При этом сукцессия, как правило, начинается с модели благоприятствования или нейтральности и заканчивается моделью толерантности. Это связано с тем, что на самых ранних стадиях автогенных сукцессий конкуренция между растениями чаще всего ослаблена. Но в дальнейшем даже тогда, когда осуществляется сильная биотическая трансформация местообитания и улучшение условий произрастания растений, происходит обострение конкурентных взаимоотношений между видами.

Примером сукцессии со сменой модели является процесс зарастания озера и последующего развития на его месте верхового болота. Вначале, когда чаша озера наполняется отмирающими растениями и сапропелем, в результате чего повышается уровень дна, условия для роста растений могут улучшаться и на смену плавающим макрофитам (рдестам, телорезу, рякам, многокореннику) приходят высокие полупогруженные растения – тростник, рогоз, камыш озерный, хвощ болотный. Постепенно озеро окончательно зарастает и превращается в так называемое низинное, или эвтрофное (богатое) болото: на нем начинается процесс накопления торфа и поселяются осоки и ольха черная. В дальнейшем, в зависимости от особенностей местности, развитие заросших водоемов приводит или к возникновению лесных фитоценозов, или к образованию верхового болота, лишенного связи с грунтовыми водами, имеющего атмосферное питание и характеризующегося господством сфагновых мхов.

Так при формировании верхового болота на смену растениям, требовательным к условиям питания, приходят виды, приспособленные к обитанию в условиях ограни-

ченных ресурсов минеральных элементов: береза пушистая, вахта трехлистная, белокрыльник болотный. Это связано с тем, что год от года мощность слоя торфа увеличивается и растения, корни которых уже не достигают почвы, переходят на питание за счет торфа. Но так как минерализация торфа на болоте происходит медленно и не до конца, каждому новому поколению растений достается все меньше питательных элементов. При дальнейшем нарастании торфяного слоя условия питания еще больше ухудшаются, и все болото покрывается сфагновым мхом. Низинное болото превращается в верховое. На нем появляется толерантная форма сосны, а также клюква, багульник болотный, болотный мирт, подбел и др.

5. Экзогенные (аллогенные) смены.

Аллогенные сукцессии обусловлены влиянием внешнего фактора, который действует на фитоценоз. При этом чаще всего по мере ухудшения условий среды происходит смена видов в направлении их более высокой патиентности и приспособленности к фактору, вызвавшему сукцессию, то есть такие сукцессии соответствуют модели толерантности. Реже аллогенные сукцессии протекают по модели благоприятствования, например, при удобрении лугов или эвтрофикации (повышении содержания в воде питательных элементов) водоемов. Но в этом случае уменьшается видовое богатство фитоценозов. В его отсутствие аллогенная сукцессия сменяется автогенной восстановительной.

При **гологенезе**, как уже говорилось, вследствие обусловленных различными причинами процессов развития ландшафтов сопряженно изменяется растительность целого ландшафта или его существенной части. Такие сукцессии могут быть природными и антропогенными.

Как пример природной гологенетической сукцессии можно рассматривать процессы изменения растительности, происходящие при развитии речной долины. С одной стороны, текущая в реке вода постоянно размывает и углубляет ее русло, а с другой – поверхность поймы повышается за счет отложения взвешенных частиц, переносимых водой во время паводка (так называемого наилка). Кроме того, при меандрировании с одной стороны русла реки постоянно разрушается часть высокого берега, а с противоположной – наращивается песчаный пляж. В результате вышеописанных процессов на вновь образующихся намываемых субстратах происходит смена растительности по ряду: пионерные группировки – ивняк – осинник – вязовый лес – липово-дубовый лес. Кроме того, к террасе будет примыкать притеррасная пойма – область выклинивания грунтовых вод, где формируются низинные болота из *Alnus glutinosa*.

Вырубая леса в границах водосбора, человек может ускорять эту сукцессию. Вырубки, как правило, приводят к усиленной эрозии почвы, вследствие чего в пойму с весенними водами будет поступать большее количество смытой почвы. Это приведет к тому, что паводки станут более высокими, а процесс разрушения и формирования поймы активизируется. Облесением же водосбора человек может, напротив, снизить скорость процесса развития речной долины.

Как пример антропогенного гологенеза могут рассматриваться изменения растительности, происходящие в результате постройки крупных гидротехнических сооружений, например, водохранилищ. Во-первых, в результате затопления водами водохранилища наземных фитоценозов на их месте формируются водные сообщества. Во-вторых, выше плотины повышается уровень грунтовых вод и происходит подтопление почвы. Это приводит к тому, что существовавшие ранее на данной территории леса и травяная растительность сменяются фитоценозами, устойчивыми к высокому уровню грунтовых вод. Так, к примеру, вместо липово-дубовых, еловых или сосновых лесов формируются ольшаники, а вместо сухих лугов – осоковые болота. Ниже же плотины, наоборот, происходит понижение уровня грунтовых вод и, как следствие этого, иссушение поймы, а

в южных районах – еще и засоление почв. В-третьих, водохранилище изменяет климат, который становится более мягким и более ровным.

Оба рассмотренных примера показывают основную особенность гологенеза: под влиянием внешних факторов согласованно и закономерно изменяется совокупность фитоценозов на обширных территориях.

6. Антропоические (антропогенные) смены.

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

Гейтогенетические сукцессии – это изменения фитоценозов под влиянием действия внешних факторов, которые не связаны с общими тенденциями развития ландшафта. Как правило, основным фактором, вызывающим гейтогенетические сукцессии, является человек. В результате его деятельности происходят главным образом регрессивные сукцессии, называемые **дигрессиями**. Считается, что если в фитоценозе сохранилась хотя бы половина видов, то после прекращения действия фактора, вызвавшего дигрессивные изменения, возможно самовосстановление фитоценоза в результате процесса обратной трансформации, то есть вторичной автогенной сукцессии, которая называется **восстановительной** или **демутацией**.

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.

Рассмотрим некоторые примеры подобных сукцессий.

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 (иван-чай, 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 мелколиственные деревья (береза, осина). Позднее под их пологом поселяется ель. При этом происходят изменения фито-климата, 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.

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. Сгорает 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 легкорастворимых 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 корневищных (пырей ползучий, лисохвосты, костер безостый).

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

Выпас скота (пастбищные дигрессии). Это самый распространенный вариант сукцессии. Перевыпас и, как следствие, происходящее при этом обеднение фитоценозов связаны с избыточным поголовьем скота. На сегодняшний день подобные сукцессии являются одним из самых тяжелых последствий хозяйственной деятельности человека.

Выпас действует на травяные фитоценозы двояко. С одной стороны, разные виды растений избирательно поедаются скотом, что в итоге приводит к изменению видо-

вого состава пастбищ. С другой стороны, чрезмерный выпас скота приводит к уплотнению почвы и изменению ее водного, воздушного и солевого режимов. В результате высокотравные и малоустойчивые к выпасу растения сменяются пастбищным низкотравьем: подорожником средним, клевером ползучим, одуванчиками, лапчаткой гусиной и др. При этом уменьшается видовое богатство фитоценоза, упрощается структура, снижается общее проективное покрытие.

В результате пастбищной дигрессии продуктивность травостоев может снижаться в десятки раз. Воспрепятствовать столь нежелательным последствиям можно лишь внедрением пастбищеоборота, при котором нагрузка скота на пастбище нормируется и разным участкам периодически предоставляется отдых.

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 продуктивности 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.

В лесах интенсивный выпас препятствует возобновлению древесных растений. Деревья могут приобретать форму кустарников, происходит замена лесных кустарников и трав на типичные луговые. В тундрах интенсивный выпас оленей ведет к выпадению из растительного покрова лишайников.

Рекреационные сукцессии. Это сукцессии, протекающие в растительности под влиянием специфической деятельности человека в процессе отдыха: вытаптывание, выжигание, засорение фитоценозов и т.д. Основным фактором, влияющим на фитоценоз в данном случае, является вытаптывание. Поэтому рекреационная сукцессия будет отличаться от пастбищной главным образом тем, что в данном случае отбор будет идти на устойчивые к вытаптыванию виды без учета их кормовых качеств.

Я.П. Дидух и П.Г. Плюта (1994 г.) предлагают выделять следующие уровни рекреационной нагрузки:

- 1) рекреация отсутствует;
- 2) хотя и имеется определенная рекреационная нагрузка, но тем не менее сообщество еще сохраняет целостность своей структуры;
- 3) происходит смена доминирующих видов;
- 4) интенсивная рекреационная нагрузка ведет к локальному исчезновению растительного покрова, что дает возможность появиться в значительном количестве однолетникам, чаще всего эфемерам;
- 5) сбой, отсутствие травяного покрова из-за сильного вытаптывания.

В качестве примера можно рассмотреть антропогенную дигрессию в лесных сообществах. В лесах на ранних стадиях рекреационной сукцессии видовое богатство фитоценозов вначале повышается, так как лесные травы замещаются более устойчивыми к вытаптыванию луговыми растениями. Однако при усилении вытаптывания видовое разнообразие падает, начинают преобладать растения розеточных форм, устойчивые к вытаптыванию. В дальнейшем сукцессия захватывает подлесок и даже древесный ярус, так как уплотнение почвы препятствует возобновлению деревьев, ухудшает их состояние и даже может привести к усыханию древостоя.

Техногенные сукцессии. При сжигании топлива заводы, электростанции, теплоцентраль 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.

Сукцессии под влиянием радиации изучали Г. Вудвелл и Р. Уиттекер на экспериментальном полигоне на острове Лонг-Айленд (США). Результаты их исследований показали, что с повышением радиационной нагрузки, задаваемой гамма-излучением, изменения растительности происходят в обратной последовательности к сукцессии по модели благоприятствования при зарастании скал. Вначале исчезают деревья, потом кустарники, затем травы, мхи и лишайники.

После катастрофы на Чернобыльской АЭС в окрестностях взорвавшегося реактора также произошло усыхание деревьев (эту зону называли «бурым лесом»), но кустарники и травы сохранились.

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 воздействие 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.

7. Концепция климакса.

Говоря о сукцессиях, нельзя не упомянуть о таком понятии, как «климакс» в растительности. **Концепция климакса** (устойчивого состояния, к которому «стремится» сообщество в ходе автогенной сукцессии) разрабатывалась американскими экологами еще в конце XIX – начале XX в. столетия. Наиболее полно она была развита Ф. Клементсом, представления которого получили название **моноклимакса** в растительности.

Суть взглядов Ф. Клементса сводилась к следующему. В пределах одной климатической зоны все фитоценозы в ходе сукцессии должны конвергировать к одному климаксовому сообществу. Например, в умеренном климате при достижении определенной мощности торфяной залежи болота должны зарости лесом, на скалах после образования почвы также должен вырасти лес и т.д. При этом в каждой климатической зоне в результате сукцессии все фитоценозы должны сойтись в один тип. Для тайги это будет еловый лес, для степной зоны – ковыльная степь, для тундры – сообщества мелких ив, осок и лишайников. Причем конечный результат данного процесса не будет зависеть от типа субстрата, на котором будут формироваться фитоценозы: на скалах, песках, глинах, торфянистых почвах в конечном итоге сформируются растительные сообщества одного состава, с одинаковой структурой и функциональными связями.

Ф. Клементс считал, что климаксовый фитоценоз формируется очень долго – тысячи и десятки тысяч лет, причем допускалась возможность различных отклонений от основного климакса, который назывался климатическим. Так, сообщества, возникающие в результате постоянного действия человека, препятствующего формированию климакса (например, выпас), назывались **дисклимаксовыми**. Если же

формированию климакса мешали местные экологические факторы (например, паводки в пойме реки), то образованные в этом случае фитоценозы назывались **субклимаксowymi** и т.д. К концу жизни (Клементс опубликовал свои работы в течение почти пятидесяти лет) он выделил около тридцати различных вариантов климакса. Климаксовые устойчивые фитоценозы Ф. Клементс противопоставлял серийным, т.е. сукцессионным. Смена серийных фитоценозов приводит к климаксу.

Представления Ф. Клементса о моноклимаксе стали предметом вполне справедливой критики. В результате была сформулирована концепция **поликлимакса**: в одной климатической зоне фитоценозы различных местообитаний изменяются в ходе сукцессии, но в один тип не конвергируют, а на песках, скалах, болотистых местообитаниях и т.д. формируются свои климаксовые сообщества.

В 50-х г., когда растительный покров начал рассматриваться как непрерывное явление, Р. Уиттекером был предложен третий вариант концепции климакса – **концепция климакс-континуума**. Главной чертой, принципиально отличающей ее от других концепций, явилась констатация того, что между климаксовыми фитоценозами существуют переходы, и поэтому количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности. При этом в каждой точке под влиянием уникального сочетания факторов формируется свой индивидуальный климакс.

В заключение следует еще раз обратить внимание на то, что флуктуации, автогенные и аллогенные сукцессии не происходят независимо друг от друга, а представляют единый процесс изменения растительных сообществ. Это связано, в первую очередь, с тем, что лежащие в их основе процессы неотделимы друг от друга. Флуктуации, автогенные и аллогенные сукцессии есть составляющие непрерывного процесса изменения растительности. Различаются же они главным образом по степени обратимости изменений (флуктуации) и по преобладающим причинам, заключенным либо в самих сообществах (автогенные сукцессии), либо вне их (аллогенные сукцессии).

Контрольные вопросы

1. Что такое торичные сукцессии. Приведите примеры и дайте характеристику.
2. Приведите примеры типов сукцессий. Опишите сукцессии.
3. Дайте определение что такое сингенез. Дайте характеристику сингенеза.
4. Дайте характеристику эндоэкогенетическим (автогенным) сукцессиям.
5. Дайте характеристику экзогенным (аллогенным) сменам.
6. Дайте характеристику антропогенным (антропогенным) сменам.
7. Что такое концепция климакса. Охарактеризуйте данный процесс.

МОДУЛЬ 3: КЛАССИФИКАЦИЯ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Лекция 1. Классификация растительности. Ассоциация – основная единица растительности

План лекции:

1. Ассоциация – основная единица растительности.
2. Основные подходы к классификации растительности.

Любая отрасль знаний не может обойтись без упорядочения изучаемых объектов, их сортировки по тем или иным признакам, т.е. их **классификации**. Классификация является необходимым этапом любого исследования, так как без классификации, хотя бы предварительной, с одной стороны, трудно ориентироваться в материале и правильно планировать работу, а с другой – классификация очень важна при завершении исследования, когда подводятся итоги сделанного.

В фитоценологии, изучающей растительный покров с точки зрения слагающих его растительных сообществ, классификация (**синтаксономия**) в очень сильной степени отличается от классификации отдельных организмов (**таксономии**). Если организмы по природе своей дискретны, то есть отграничены в пространстве и во времени (смертны), то к фитоценозам вообще неприменимы такие понятия, как «особь», «индивид» и др. Дело в том, что растительное сообщество отличается низкой степенью целостности и регуляция в нем является статистическим результатом случайного поведения отдельных компонентов сообщества. Кроме того, как мы уже не один раз говорили, растительность сочетает в себе два противоположных свойства – дискретность и непрерывность. И именно непрерывность растительности создает основные проблемы при классификации: при любой классификации непрерывность приходится сводить до дискретности, то есть разбивать растительный покров на условно однородные участки, которые зачастую (но далеко не всегда!) переходят один в другой. Но это не значит, что если растительность непрерывна и растительные сообщества более или менее постепенно переходят одно в другое, то их нельзя классифицировать.

Типы сообществ, которые выделяются в процессе классификации (**синтаксоны**), – это абстрактные классы, в каждом из которых сгруппировано определенное количество сообществ на основе присущих им свойств. Сообщества можно классифицировать по целому ряду признаков: жизненной форме доминанта, видам-доминантам, ярусной структуре, видовому составу и т.д. Различные характеристики сообщества, которые используются для классификации, не изменяются параллельно друг другу. Использование разных признаков одних и тех же сообществ приводит к разным классификациям, к выделению различных типов сообществ. В любой классификации границы между типами сообществ более или менее произвольны, поскольку они определяются признаками, взятыми исследователем в качестве критерия систематизации, и выбором способа проведения границ между типами. Не существует какого-либо единственно правильного способа разграничения сообществ. Поэтому были разработаны несколько отличных друг от друга систем классификации.

Если остановиться на методических подходах к классификации растительности, то, в первую очередь, следует различать два основных способа классификации: индуктивный и дедуктивный.

При **дедуктивном способе** классификация осуществляется «сверху», то есть путем деления имеющегося множества объектов на все более мелкие классы. При этом исследователю с самого начала должно быть известно все разнообразие объектов и их признаки,

из которых он может выбрать те или иные для осуществления классификации. Примерами классификаций, произведенных дедуктивным способом, являются многочисленные физиогномические классификации растительности. В очень большой степени дедуктивным является геоботаническое районирование планеты и отдельных ее регионов.

При **индуктивном подходе** классификационная схема начинает строиться с низших таксономических единиц. В этом случае исследователь заранее не знает тех признаков, которые он положит в основу выделения тех или иных таксонов. Эти сведения он постепенно накапливает при последовательном изучении единичных объектов и в результате сообщества объединяются во все более крупные классы по степени сходства. В качестве примеров индуктивных способов классификации в геоботанике можно привести классификации Браун-Бланке, количественные методы классификации и др.

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.

Перед тем как перейти к системам классификаций растительности, в том числе основанным на индуктивном подходе, следует остановиться на основных единицах синтаксономии. Дело в том, что если при дедуктивном подходе к классификации мы работаем сразу со всем массивом имеющейся информации, постепенно разделяя его на части, то при индуктивном подходе мы, наоборот, должны иметь наименьшие единицы, чтобы их компоновать по степени сходства во все более крупные классы. Именно поэтому при подобных вариантах классификации должны быть основные унифицированные единицы классификации, с которыми мы будем работать.

Такая основная единица в фитоценологии – растительная ассоциация, обычно называемая просто ассоциацией. Ассоциация – это типологическая единица, тип фитоценоза. Если каждый фитоценоз конкретен, то ассоциация в одно и то же время, как указывает П.Д. Ярошенко (1962), «в некоторой мере абстрактна как тип фитоценозов и в то же время конкретна как их совокупность». Каждый фитоценоз, относящийся к той или иной ассоциации, наряду с общими, свойственными всем сходным фитоценозам признакам, может обладать и некоторыми случайными, индивидуальными, которые при характеристике ассоциации отбрасываются.

На Брюссельском ботаническом конгрессе в 1910 г. было предложено считать ассоциацию основной единицей растительного покрова. Принятое конгрессом определение этого термина таково: «Ассоциация есть растительное сообщество определенного флористического состава с особыми условиями местообитания, особой физиономией». Но данное определение в достаточной степени нечетко, поскольку ничего не говорится о том, какова должна быть степень однородности флористического состава, что такое особые условия местообитания и особая физиономия (облик сообщества). В конечном итоге эта нечеткость определения привела к тому, что ученые различных геоботанических школ при использовании различных систем классификации растительности по-разному понимали объем ассоциаций и выделяли их на основании разных критериев.

Так, среди советских геоботаников, придерживающихся доминантного подхода к классификации растительности, наиболее четко формулирует основные особенности ассоциации В.Н. Сукачев, который в 1938 г. писал: «...растительная ассоциация, или тип фитоценоза, объединяет фитоценозы, характеризующиеся однородным составом, строением и в основном одинаковым сложением составляющих их синузий и имеющие одинаковый характер взаимоотношений как между растениями, так и между ними и средой». То есть ассоциация при такой трактовке должна включать фитоценозы, сход-

ные по своей структуре, флористическому составу, доминантам в каждом ярусе, сезонной и многолетней динамике и по условиям существования.

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 многолетнюю 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 складывается 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 – callunosum – 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 vacciniosum*), сосняк черничный (*Pinetum myrtillosum*), сосняк голубичный (*Pinetum uliginosi – vacciniosum*).

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

По второму шведскому способу, введенному в России В.В. Алехиным, названия ассоциаций состоят из перечисления названий доминантов ярусов, разделенных знаком тире (*Quercus robur – Vaccinium vitis-idaea – Pleurosium schreberi*).

Когда в одном ярусе находятся два доминанта, они соединяются знаком плюс. Например, *Pinus silvestris + Quercus robur*. Если по вегетационному сезону в каком-либо ярусе происходит смена доминантов, они соединяются стрелкой: *Quercus 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 (*Aestilignosa*), зимнезеленые (*Hiemilignosa*), лавровые (*Laurilignosa*), влажные экваториальные (*Pluvilignosa*) 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 пойменные. 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 трофотопа на основе растительности выделяют шесть типов, различающихся по увлажнению гидротопов): очень сухие, сухие, свежие, влажные, сырые, болота.

Контрольные вопросы

1. Докажите, что ассоциация – основная единица растительности.
2. Опишите основные подходы к классификации растительности.

Лекция 2. Экологические классификации. Физиономически-экологические классификации. Филогенетические (историко-генетические) классификации. Флористические классификации

План лекции:

1. Экологические классификации.
2. Физиономически-экологические классификации.
3. Филогенетические (историко-генетические) классификации.
4. Доминантная и доминантно-детерминантная классификации растительности.
5. Флористические классификации.

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

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. Физиономически-экологические классификации.

В них учитывается внешний вид, основанный на преобладающих жизненных формах, и условия произрастания. Главный тип сообщества планеты, выделяемый по физиономическим признакам, – это **биом** – совокупность сообществ и среды их обитания в пределах одной природной зоны. Биомы выделяются главным образом на основании господства одной жизненной формы растений. По данному признаку существует несколько основных физиономических типов сообществ:

- 1) леса (доминант – деревья);
- 2) злаковники (доминанты – травы, как правило, злаки и осоки);
- 3) редколесья (невысокие деревья, обычно образующие несомкнутый покров с хорошо развитым нижним ярусом);
- 4) кустарники (преобладают кустарники при общем проективном покрытии растений, как правило, не выше 50 %);
- 5) пустыни (покрытие растений очень низкое, обычно не выше 10 %).

Эти типы имеют различные переходы друг к другу и к некоторым другим типами. Каждый из перечисленных выше типов распространен в таком широком диапазоне условий среды, что в его пределах можно выделить более чем один тип биомов на основе крупных различий климата.

Стоит отметить, что в отечественной географии биому соответствует природная зона – тундровая, хвойных лесов, широколиственных лесов, лесостепная, степная, полупустынная и т.д. На сегодняшний день существует несколько систем биомов, из которых самая простая – система Ю. Одума (1986). Им выделяются следующие биомы.

Тундры – безлесные пространства, расположенные севернее лесных биомов.

Тайга – лесные территории с доминированием хвойных пород деревьев (ели, сосны, пихты, лиственницы).

Широколиственные листопадные леса – южная часть лесной зоны с более теплым климатом. Основные доминанты лесов – дубы, липы, ильмы, березы, тополя (в т.ч. осина) и др.

Степи – безлесные пространства с черноземными почвами, растительный покров которых образован главным образом злаковыми сообществами с преобладанием ковылей, типчака и других засухоустойчивых растений. Между широколиственными лесами и степями расположен экотон – лесостепь, где чередуются участки леса и степи, в основном благодаря влиянию хозяйственной деятельности человека.

Саванны – территории, где доминируют травяные сообщества с разреженным покровом деревьев в теплых и достаточно увлажненных условиях.

Чапараль, маквис и жестколистные леса – биом засушливого климата с обильными зимними дождями, который распространен в Средиземноморье, Северной Америке и Австралии.

Пустыни – пространства, где количество осадков меньше 250 мм в год. Растительность представлена главным образом эфемерами, кустарниками, кустарничками, реже деревьями (саксаул).

Полувечнозеленые сезонные тропические леса – тропические регионы с периодами засухи летом или зимой.

Тропические дождевые леса – тропические районы, где количество осадков превышает 2000 мм/год при постоянной температуре и отсутствии длительных засушливых периодов.

Тропический скрэб, или колючее редколесье, – районы, где условия влажности промежуточны между пустыней и саванной, с одной стороны, и сезонным или дождевым лесом – с другой. Ключевой климатический фактор здесь – неблагоприятное распределение вполне достаточных в целом осадков.

3. Филогеногенетические (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) филогеногенезом. Филогеногенез происходит медленно в течение тысячелетий. Его звеньями является неогеногенезы – возникновение в процессе разнообразных сукцессий новых типов фитоценозов.

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

В процессе филогеногенеза сформировались экологические, биологические и ценоотические свойства видов растений, их способность входить в состав определенных типов фитоценозов и биоценозов и занимать в них соответствующие экологические ниши. Филогеногенез 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. Филогеногенез 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.

4. Доминантная и доминантно-детерминантная классификации растительности.

Доминантная классификация растительности возникла при систематизации сообществ лесов умеренного климата с выраженными доминантами. Основными единицами этой классификации являются **формация** – совокупность сообществ с одним доминантом (реже с группой доминирующих видов одной жизненной формы), и **ассоциация**, которая выделяется по 2–3 доминантам.

Самая крупная синтаксономическая единица в данном случае – **тип растительности**, который выделяется по эколого-морфологическому принципу. Так, для Беларуси основными типами растительности будут лесная, луговая, болотная, водная, сегетальная и др. Тип растительности делится на **классы формаций**, которые выделяются по близости жизненных форм эдификаторов. В Беларуси в лесном типе растительности будут выделяться хвойные и лиственные леса. Классы формаций далее разделяются на

группы формаций. Если мы возьмем хвойные леса, то они будут разделяться на светлохвойные (сосняки, листвяги) и темнохвойные (ельники, пихтачи) леса. Как мы видим, до этого выделение синтаксонов проводилось на основе экологической и физиогномической близости эдификаторов, то есть по их принадлежности к определенной жизненной форме или к близким жизненным формам. Далее же основными признаками для выделения синтаксонов различного ранга будут являться особенности структуры фитоценозов, точнее, сходство или различие их отдельных ярусов.

Формация – основная синтаксономическая единица «среднего» ранга. К одной формации относят все сообщества, характеризующиеся общим эдификатором (или общими эдификаторами). Так, различают формации сосны обыкновенной, ели европейской, ели сибирской, дуба черешчатого и др. Формации далее разделяются на **группы ассоциаций** или, для леса, на **типы леса**. Они выделяются по общности эдификаторов древесного и основного напочвенного ярусов. Примерами типов леса могут быть сосняк лишайниковый, сосняк мшистый, ельник кисличный и др. И наконец, наименьшей единицей классификации является **ассоциация**, к которой относятся фитоценозы с однородным видовым составом, выражающимся в общности основных доминантов и субдоминантов, одинаковой структурой, приуроченные к сходным условиям местообитания. Примерами ассоциаций будут являться сосняк вересково-лишайниковый, ракитниково-лишайниковый, можжевельниково-мшистый, березово-орляковый и др.

К числу достоинств данной классификации следует отнести простоту выделения таксономических единиц, поскольку на всех рангах этой системы выделение таксонов производится по признакам доминирования той или иной жизненной формы или того или иного вида (видов) в господствующей синузии. Это облегчало и упрощало работу по инвентаризации растительности на больших площадях, а также использование при составлении обзоров самого разнохарактерного, даже с неполными флористическими списками исходного материала.

Однако «эффект запечатления» привел к тому, что принципы доминантной классификации, приемлемые для леса, начали смещаться на луговую, болотную, степную и даже сегетальную растительность пашен, где они оказались абсолютно неприемлемы. Дело в том, что, как уже говорилось, доминанты в этих сообществах способны меняться не только в разные годы, но и в разные сезоны одного года. Поэтому по такой классификации одно и то же сообщество в разные сезоны года надо было относить к разным ассоциациям и даже формациям. Кроме того, качество такой классификации (причем любого типа растительности) ухудшалось различиями экологических и географических ареалов видов-доминантов. Так, формация эвритоп-космополита сосны обыкновенной, которая имеет очень широкий ареал (сосна может произрастать и на сфагновых болотах, и на известняковых скалах), была по объему несопоставима с формацией стенотопа ольхи черной, связанной с низинными эутрофными болотами; формация стенотопа-олиготрофа душистого колоска – с формацией эвритоп-пырея ползучего и т.д.

Эти трудности, которые возникают при построении системы таксономических единиц растительности на основании ярусных доминант, объективно преодолеваются при использовании другого метода – **эколого-флористической классификации (метода Браун-Бланке)**. Но дело в том, что в бывшем Советском Союзе данный метод в силу ряда, прежде всего, субъективных причин не был воспринят, и для того чтобы преодолеть сопротивление стереотипов, Б.М. Миркиным в конце 60-х гг. (1968 г.) был предложен паллиативный доминантно-детерминантный метод. Он учитывал, с одной стороны, характер доминантности различных видов, а с другой – довольно широко использовал такое понятие, как **виды-детерминанты** (виды – индикаторы условий, как правило, с малым обилием вида).

5. 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 или почти исключительно связанные с определенным типом фитоценозов;

2) прочные, постоянные, достаточно верные виды (балл 4), предпочитающие определенный тип фитоценозов, но встречаются и в других сообществах в меньшем числе или с пониженной жизненностью;

3) благосклонные (балл 3) – виды, которые встречаются более или менее обильно во многих фитоценозах, но оптимальное их развитие связано с одним определенным типом сообщества;

4) индифферентные виды (балл 2) – виды без явно выраженной связи с каким-либо определенным типом сообществ;

5) чуждые виды (балл 1) – редкие и большей частью случайные включения из других растительных сообществ или же реликты ранее бывших растительных сообществ, редко встречающиеся, чаще заносные виды или реликты.

Система Браун-Бланке предполагает, что каждое растительное сообщество экологически специфично и данная специфичность проявляется во флористическом наборе, уникальном для каждого конкретного типа местообитания. Виды, характерные для конкретного синтаксона, называются **диагностическими**. Они в зависимости от уровня верности разделяются на три группы:

Характерные виды встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других, благодаря своей экологической специализации. К характерным видам при этом относятся верные, прочные и благосклонные виды. Как правило, это стенотопные виды.

Дифференцирующие виды диагностируют синтаксон границей своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов.

Константные виды встречаются с высоким постоянством и часто с высоким обилием, но проходят через этот синтаксон «транзитом». Виды, константные для низших единиц классификации, могут быть дифференцирующими или характерными для более высоких единиц классификации.

Основной таксономической категорией, или основной единицей растительности, в системе Браун-Бланке является ассоциация. Ассоциация школы Браун-Бланке – единица крупная, широкого объема, подразделяемая в свою очередь на более мелкие единицы, в то время как при доминантной классификации это единица узкого объема, зачастую являющаяся низшей единицей системы классификации. Она выделяется на основании анализа всего флористического состава и отличается свойственными ей характерными видами, которые могут быть верными, прочными или же только благосклонными.

Вышестоящие таксоны, относящиеся к союзам, порядкам, классам, имеют свои характерные виды. Чем выше ранг, тем большим числом характерных видов обладает данный таксон. **Класс** – это единица с выраженной собственной физиономией, флористическая комбинация при установлении класса стоит на втором месте. **Порядок** –

крупный вариант класса, устанавливаемый на основе флористических критериев. **Союз** чаще всего – географический или экологический вариант порядка.

Нижестоящие таксоны, относящиеся к субассоциациям, вариантам ассоциаций и фациям, не имеют своих характерных видов и отличаются лишь дифференциальными видами. При этом субассоциации и варианты представляют собой отклонения от основного типа ассоциации, обусловленные либо эдафически, либо климатически, либо хронологически. Более значительные отклонения дают основания для выделения **субассоциаций**, менее значительные – **вариантов**. **Фация** – самая мелкая единица, выделяемая в пределах вариантов по общности доминант.

К достоинствам системы классификации фитоценозов по методу Браун-Бланке следует отнести ее универсальность, развитую методологию, высокую информативность выделяемых синтаксонов, которые отражают экологические условия и сукцессионный статус сообществ, гибкость критериев классификации, открытость системы и совершенную систему номенклатуры.

Контрольные вопросы

1. Дайте характеристику экологическим классификациям.
2. Дайте характеристику физиономически-экологическим классификациям.
3. Дайте характеристику филоценогенетическим (историко-генетическим) классификациям.
4. Дайте характеристику доминантной и доминантно-детерминантной классификации растительности.
5. Дайте характеристику флористическим классификациям.

Лекция 3. Методы изучения растительности

План лекции:

1. Метод пробной площади.
2. Изучение растительности по профилю.
3. Изучение растительности с помощью картографирования.

Изучение растительного покрова любой территории опирается на использование общих или специальных геоботанических методов в соответствии с конкретно поставленными задачами. При этом основными принципами исследований остаются принцип комплексности и принцип количественной оценки параметров исследуемых объектов – растительных сообществ, их компонентов и характеристик местообитания.

1. Метод пробной площади.

Пробная площадь – это специально выделенный участок конкретного фитоценоза, предназначенный для изучения. Это наиболее типичный представитель ассоциации, вполне однородный и наиболее полно отражающий особенности фитоценоза в целом.

Предварительно проводится сеть маршрутов, пересекающих изучаемый район как вдоль, так и поперек направлений основных форм рельефа. Маршруты и точки закладки пробных площадей выбирают исходя из особенностей рельефа и строения растительного покрова на основе имеющихся картографических данных, материалов лесоустройства. Желательно размещать пробные площади в коренных, условно коренных или длительно производных сообществах. В отдельных случаях, например, при изучении антропогенного воздействия на растительность, пробные площади закладывают в

нарушенных сообществах, находящихся на разных стадиях восстановительных сукцессий (например, различной давности гари, вырубки, залежи, осушенные участки и т.д.).

Количество описаний каждого типа растительных сообществ (но не менее 3 описаний каждого типа) должно быть пропорционально его относительной площади в пределах исследуемой территории и при этом соответствовать заданной точности исследования.

Размер пробной площади зависит от сложности состава и структуры фитоценоза, а также возраста древостоя (в случае леса). Обычно для описания сообществ монодоминантных средневозрастных лесов достаточна пробная площадь 400–500 м², то есть 20 х 20 м или 25 х 25 м. Для молодых насаждений она составляет 100 м², для средневозрастных – 250 м². Для более сложных хвойных полидоминантных и широколиственных лесов пробная площадь должна быть не менее 1000 м².

При изучении лесных фитоценозов большое внимание необходимо уделять выяснению состава и структуры, а также процессам возобновления (состоянию всходов и подроста). Важен также полный учет видового состава и характера распределения представителей мохово-лишайникового яруса, что необходимо для правильной типологии лесов при обработке геоботанических описаний.

2. Изучение растительности по профилю.

Метод экологического (геоботанического) профилирования позволяет показать зависимость состава и структуры растительных сообществ от изменения абиотических факторов среды, закономерности размещения фитоценозов в пространстве в зависимости от условий местообитания. Это облегчает сравнение описываемых фитоценозов и восприятие их во взаимосвязи с другими.

Суть метода заключается в закладке одного или нескольких профильных ходов, располагаемых в определенной последовательности и характеризующихся путем закладки на них ПП. Профильный ход закладывают в типичных ландшафтах изучаемого региона в направлении изменения одного или нескольких экологических факторов и связанных с этими сменами растительности. Профильные ходы должны в максимальной степени охватывать весь градиент условий экологического ряда. Закладывать профиль лучше всего от поймы реки к водоразделу по наиболее пересеченной местности с лесной растительностью. Поэтому перед выбором места, на котором будет заложен экологический профиль, нужно предварительно осмотреть участок или наметить его после тщательного изучения картографических материалов. Профильный ход, подлежащий картографированию и описанию, представляет собой полосу шириной 5-10 (20) м (в пределах близкого охвата глазом). Длина профиля может быть различной – от нескольких до сотен метров и даже нескольких километров в зависимости от масштаба и выраженности тех явлений, которые предусмотрено изучить.

Работа на профиле заключается в следующем:

- выделяются растительные сообщества, пересекаемые профильным ходом, устанавливаются их границы и измеряется протяженность;
- описываются растительные сообщества путем заложения ПП по вешкам основного хода, либо, при более беглой работе, описывается растительность в ее естественных границах.

При исследованиях отправные точки, направления профилей, места заложения ПП, границы фитоценозов фиксируются инструментально, привязываются к заметным ориентирам или закрепляются на местности временными вешками. Расстояния измеряются мерной лентой.

Изучение растительности по экологическому профилю позволяет выявить основные закономерности в размещении растительных сообществ в зависимости от элементов рельефа, характера почв и условий увлажнения.

3. Изучение растительности с помощью картографирования.

Наглядное представление о пространственном распределении и структуре сообществ дает метод картирования. Геоботаническая карта позволяет вскрыть сложные экологические и географические связи растительных сообществ, их изменения в пространстве и во времени. Картирование растительности в съёмочных масштабах – это создание картосхемы растительного покрова, которая составляется по материалам полевой съёмки растительности. Оно непосредственно связано с типологией и систематизацией единиц растительности низшего и среднего таксономического ранга и позволяет в значительной степени сделать объективными все этапы изучения и познания растительного покрова.

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

Площадная глазомерная съёмка 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 90^0 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 съёмки расстояния измеряются шагами или рулеткой.

Все геоботанические карты по степени детальности и масштабу разделяют на четыре разряда:

- 1) мелкомасштабные карты, масштаб до 1:500 000;
- 2) среднемасштабные карты, масштаб 1:300000 – 1:100 000;
- 3) крупномасштабные карты, масштаб 1:50 000 – 1:10 000;
- 4) детальные карты и планы, масштаб 1:5000 – 1:500.

По своим задачам и содержанию все геоботанические карты разделяют на несколько классов, важнейшие из которых следующие:

1. карты, дающие информацию об особенностях растительности на основе обычной, чаще всего биоэкологической ее классификации, которой соответствуют построения легенд, т.е. раскрывающих содержание карты пояснений;
2. карты, дающие ту же информацию с использованием генетической, или географо-генетической, классификации, которой соответствуют построения легенд;
3. карты специальные с информацией о частных особенностях растительного покрова (кормовые, лесные), карты растительных ресурсов, индикационные карты.

Крупно- и среднемасштабную съёмку производят с использованием топографических карт. При этом наиболее распространен прием – геоботаническая съёмка параллельными маршрутами, которые предварительно наносят на топографическую карту с учетом условий рельефа, проходимости местности, однородности или неоднородности растительности. Геоботаник, естественно, должен в совершенстве владеть компасом или бусолью и хорошо ориентироваться на местности.

При среднемасштабной съёмке для передвижения на безлесных равнинах используют автомашины, что позволяет измерять расстояния с помощью спидометра.

При съемке в масштабе 1:200 000 скорость движения в пустынных и степных районах не должна превышать 20 км/ч.

Аэрофотосъемка находит в настоящее время очень широкое применение в геоботанической картографии. Обычно ее ведут в крупных (1:10 000 и 1:25 000) масштабах. Применяемые для этих целей фотоаппараты, фотоприспособления и фотоматериалы (мелкозернистые ортохроматические и панхроматические пленки, светофильтры) позволяют опытному геоботанику, особенно вооруженному специальным стереоскопом, различать на аэрофотоснимках не только контуры растительного покрова, но и древесные породы, определять бонитет древесных насаждений, распознавать одиночные деревья и, даже выявлять видовой состав пород.

Кроме обычного черно-белого аэрофотографирования применяется и цветное. Особенно перспективна в этом отношении спектрозональная съемка с использованием пленок с двумя (инфракрасным и красным) или даже тремя светочувствительными слоями. Она обладает высокой разрешающей способностью и более точно дешифрируется.

Техника составления геоботанической карты сводится к склеиванию фотографий и получению из них аэрофотопланшетов; к перенесению затем ситуации с таких планшетов на обычные планшеты с привязкой их к точным геодезическим пунктам и т.д. Существуют специальные руководства по аэрофотосъемке и аэрофотографическому дешифрированию.

Карты более мелкие, чем материалы исходных съемок, составляют путем генерализации, т.е. обобщения близких по содержанию контуров с соседними и соответственной генерализацией легенд. Приемы картографической работы подробно описаны в специальных руководствах.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте метод пробной площади.
2. Как можно изучить растительность по профилю.
3. Как можно изучить растительность с помощью картографирования.

Лекция 4. Геоботаническое описание фитоценоза

План лекции:

1. Геоботаническое описание лесного фитоценоза.
2. Геоботаническое описание лугового фитоценоза.

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. 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.

1. Геоботаническое описание лесного фитоценоза.

Метод пробных площадей (ключевых участков). Метод является наиболее точным, поскольку внимание исследователей не расплывается, а сосредоточивается на сравнительно небольшой и строго фиксированной площади. При незначительной площади лесного фитоценоза его характеристика может быть получена при полном описании сообщества (т.е. в рамках границ фитоценоза). Очень часто площадь фитоценоза

бывает довольно значительной, и для его описания может потребоваться довольно много времени. Кроме того, различные растительные сообщества в изучаемом регионе нередко повторяются многократно, поэтому для их изучения выбирается один (или несколько) наиболее типичный фитоценоз и производится его подробное описание. Пробная площадь (далее в тексте ПП) – это типичный, средний по всем показателям участок растительного сообщества, который используется в качестве образца, характеризующего все свойства и особенности данного фитоценоза.

Пробная площадь (или несколько ПП) закладывается в пределах одной ассоциации. На всем своем протяжении ПП должна характеризоваться максимально однородными внешними условиями (сходный характер рельефа, однородные почвенно-гидрологические условия и т.д.), а растительный покров должен быть сходен по составу, строению и физиономичности, однороден по состоянию и степени использования. Таким образом, по перечисленным выше признакам выбранный участок в пределах изучаемого растительного сообщества должен отличаться от смежных фитоценозов. Пробные площади закладываются в местах, удаленных не менее чем на 15-25 м от дорог, просек, вырубок и других нарушений естественной растительности (если нарушения не являются предметом исследований). Ширина такой буферной зоны устанавливается визуально и примерно соответствует средней высоте деревьев верхнего яруса при изучении лесного фитоценоза.

Работа по заложению ПП начинается с отбивки ее границы. Контурные выделяют при помощи столбов, вешек или меток мелом на стволах деревьев, между ними натягиваются шнуры. Результаты исследований на ПП оформляются в виде заполненных бланков и таблиц описаний, а при составлении плана на нем указываются место заложения ПП, ее форма и ориентация.

Ниже приводится характеристика пунктов бланков.

Дата. Указывается день, месяц и год проведения исследования. Дата выполнения работы указывается обязательно, так как от времени зависит ход почвенно-гидрологических процессов, отсутствие или наличие некоторых видов, сезонное развитие растений и изменчивость фитоценоза под влиянием погодных условий.

Название ассоциации дается по доминирующим видам. Название лесных ассоциаций составляется по доминантам каждого яруса, начиная с древесного. Например, ассоциация с господством в древостое сосны обыкновенной, в подлеске с доминированием лещины обыкновенной, а в травяном покрове – черники может быть названа сосняк лещинно-черничный. В названиях луговых и болотных ассоциаций при таком способе наименований обычно не учитывается принадлежность доминанта к определенному ярусу. Доминирующие виды соединяются дефисом в таком порядке, при котором доминант с наибольшим обилием ставится на последнее место. Например, луговая ассоциация с доминантами щучки дернистой, лютика едкого и клевера ползучего с явным преобладанием щучки дернистой может быть названа ползучеклеверо-едколютиково-щучковая. Если в травостое преобладает один вид злака, например, мятлик луговой, представителей бобовых мало, а среди разнотравья доминирующих видов нет, но в совокупности они играют заметную роль в фитоценозах, то такой фитоценоз следует отнести к разнотравно-мятликовой ассоциации. По преобладанию в составе травостоя растений различных агроботанических групп луг может быть назван злаковым, осоковым, разнотравным, бобовым и др.

Географическое положение. Указывается область, район, деревня. Можно привязать к отчетливым ориентирам (просека, дорога, жилье, столб и др.).

Характер рельефа. Отмечается мезорельеф – терраса, гряда, гора и др., – а также характер поверхности (волнистый, кочковатый, мочажинный и др.).

Почвы. Записываются тип почвы и характеристика почвенных горизонтов. Почвенный разрез закладывается после проведения работ по изучению растительности на пробной площади.

В лесных фитоценозах четко прослеживается их ярусная структура. Выделение ярусов проводится по жизненным формам. Все сообщество расчленяется на 4 яруса: древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый. Последний образует живой напочвенный покров. Отсчет ярусов ведется сверху, наиболее высокие растения относят к первому ярусу. В один ярус следует включать все надземные части входящих в него растений, т.е. ярусы в фитоценозе располагаются не отдельными слоями или этажами один под другим, а как бы вложены один в другой. Каждый ярус занимает определенную экологическую нишу. В одном и том же ярусе находятся растения, близкие по экологии. Благодаря ярусности в фитоценозе уживается большое количество видов растений, которые наиболее полно используют среду обитания. Одноярусный древостой называется простым. Такие древостои характерны для бедных почв. Сложные древостои развиваются на богатых почвах и состоят из нескольких ярусов.

Описание лесных фитоценозов ведется в определенной ярусной последовательности, что отмечено в бланках. Однако, поскольку при описании фитоценоза приходится много ходить в его пределах, и напочвенный покров повреждается, описание следует начинать с травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Характеристика древесного яруса.

Таксационные показатели древостоя. *Древостоем* называют совокупность деревьев лесного сообщества. Древесная растительность обычно описывается с использованием различных методов таксации насаждений, одного из разделов лесной таксации.

К основным таксационным показателям древостоя относятся: происхождение (искусственное, естественное, семенное, порослевое); форма (простой, или одноярусный, сложный, или многоярусный, древостой); диаметр; состояние; высота; бонитет (показатель условий произрастания); возраст; полнота (плотность стояния деревьев); запас древесины (количество древесины на единицу площади); состав (соотношение древесных пород).

Совокупность всех показателей древостоя называется его *таксационным описанием*.

Происхождение древостоя. По способу формирования выделяют древостой естественные и искусственные (лесные культуры).

Естественные – это сообщества, древесный ярус которых сформировался естественным путем.

Лесные культуры – растительные сообщества, искусственно созданные человеком путем посева семян или посадки саженцев на не покрытых лесом площадях (вырубках, гарях и др.). Реже лесные культуры создаются под пологом уже существующего леса в сочетании с уже имеющимся подростом. В искусственных насаждениях деревья примерно одного возраста и высажены рядами (особенно хорошо заметными в молодых насаждениях).

По происхождению древостой могут быть семенного, порослевого и смешанного происхождения.

Древостой семенного происхождения (семенной древостой) характеризуются в отличие от порослевого более медленным ростом, однако являются более долговечными, устойчивыми к болезням и хозяйственно ценными (прямые и более крупные стволы, плотная древесина и т.д.).

Порослевый древостой формируется из пневой поросли (например, у березы бородавчатой и пушистой, черной ольхи, клена остролистного и др.) или корневых отпрысков (например, у осины, тополя белого и черного, серой ольхи и некоторых других).

Довольно часто древостой может быть *смешанного происхождения*, т.е. одновременно состоять как из семенных, так и из порослевых деревьев. При этом тип древостоя определяется по преобладающему числу деревьев, имеющих одинаковое происхождение.

Форма древостоя. Помимо выраженной ярусной структуры лесных сообществ (древостой, подлесок, живой напочвенный покров) в составе древостоев иногда можно выделить несколько (чаще два) ярусов.

Одноярусные древостой называются *простыми*, а состоящие из двух и более ярусов – *многоярусными* или *сложными*.

Сложные древостои формируются при совместном произрастании светолюбивых (например, сосна, береза) и теневыносливых пород (например, ель, граб, липа). Они могут возникнуть также в чистых насаждениях при наличии нескольких возрастных поколений и (или) угнетенных особей одного вида. В сложных древостоях ярус, преобладающий по запасу древесины или имеющий большую хозяйственную ценность, называют *основным*, а остальные – *второстепенными*.

Выделение ярусов производится путем визуальной оценки (кроны различных ярусов обычно образуют более или менее хорошо выраженные пологи).

Диаметр ствола. Измерение диаметров стволов деревьев осуществляют мерной вилкой на высоте 1,3 м. Мерная вилка состоит из штанги-линейки с нанесенной на ней шкалой.

Состояние древостоя. В качестве основного показателя состояния дерева обычно используют степень поврежденности его фотосинтезирующего аппарата, которую оценивают по степени дефолиации.

Существуют различные показатели и формулы для оценки состояния лесных фитоценозов. При проведении сплошного перечета деревьев на ПП для оценки состояния древостоя удобно пользоваться 6-балльной шкалой, визуально оценивая по ней состояние каждого дерева:

- 0 баллов – здоровые деревья без внешних признаков повреждения листвы (хвои) или с незначительными повреждениями (до 5% их суммарной площади); крона дерева хорошо развита; годичный прирост для данного вида, возраста и условий произрастания нормальный; отмирающие ветви находятся в нижней части кроны;

- 1 балл – ослабленные деревья с повреждением до 1/3 суммарной площади листьев, со слабой ажурной кроной, укороченным годичным приростом, усыханием отдельных ветвей (до 30%) в средней и верхней частях кроны, незначительным повреждением ствола;

- 2 балла – сильно ослабленные деревья с повреждением и усыханием до 2/3 фотосинтезирующего аппарата, с ажурной кроной, сильно укороченным годичным приростом или отсутствием его, суховершинностью, наличием 30 – 60% мертвых и отмирающих ветвей в верхней части кроны, значительными повреждениями и поражениями ствола;

- 3 балла – усыхающие деревья с повреждением более 2/3 фотосинтезирующего аппарата, с сильно изреженной кроной (более 60%) или только отдельными живыми ветвями, желтеющей и осыпающейся листвой (хвоей), отсутствием текущего годичного прироста;

- 4 балла – свежий сухостой; деревья, усохшие в текущем году, с желтой или бурой листвой (хвоей) или почти без нее;

- 5 баллов – старый сухостой; деревья, усохшие в прошлые годы, без листвы (хвои), кора и ветви легко отваливаются. Полученные данные заносят в перечетную ведомость.

Высота древостоя. Среднюю высоту древостоя можно определить, измеряя высоту у модельных деревьев. *Модельными* называют деревья, выбираемые в качестве наиболее типичных (т.е. средних по своим показателям) и характеризующих весь древостой в целом. Они обычно выбираются в количестве 10% от числа деревьев основного элемента леса (т.е. в спелых древостоях – 20–25 шт.).

Высоту дерева можно измерить с помощью *мерной вилки*. Подвижную брус-ножку устанавливают в такое положение, чтобы расстояние между ножками в сантиметрах было равно расстоянию от исследователя до измеряемого дерева в метрах (т.е. базису). Затем нижнюю (внутреннюю) сторону или выемку в неподвижной ножке визируют на вершину дерева. Закрепленная на верхушке неподвижной ножки нить с отвесом займет вертикальное положение, пересекая при этом мерную шкалу на подвижной ножке. Показание этой шкалы будет соответствовать высоте дерева до глаза наблюдателя.

Бонитет древостоя. Бонитет – это показатель продуктивности древостоя, характеризующий степень оптимальности внешних условий для роста деревьев. Принято считать, что лучшим показателем, отражающим качество условий произрастания (климата, почвенных условий и т.д.) в лесных сообществах, является средняя высота деревьев.

Выделяют пять классов бонитета – от I (максимальная продуктивность, оптимальные условия произрастания) до V. Древостой I – II классов называют *высокобонитетными*, III – IV – *среднебонитетными*, V – *низкобонитетными*, Va, Vб и Vв – *непродуктивными*.

Бонитет древостоя определяется по средней высоте и среднему возрасту преобладающей породы с помощью бонитировочных графиков или таблиц.

Возраст древостоя. При изучении лесной растительности необходимо установить возраст деревьев. В искусственных древостоях он определяется возрастом лесных культур. В древостоях естественного происхождения обычно рассчитывают средний возраст древостоя у модельных деревьев (отдельно для каждой породы и яруса).

Вследствие различной хозяйственной ценности деревьев разных возрастов, скорости роста, долговечности, происхождения (семенного и порослевого), а также того, что в естественных лесных сообществах возраст деревьев неодинаков и установить его быстро и точно в полевых условиях бывает затруднительно, древостой часто делят на *классы возраста*.

Древостой I – II классов возраста называют *молодняками* (древостой в период формирования), III – *средневозрастными* (наиболее интенсивный рост древостоя), IV – *приспевающими* (замедление роста, древостой близки к спелости, но не достигли ее), V и VI – *спелыми* (наивысшая продуктивность сообщества, древостой пригодны для рубки), VII класса и выше – *перестойными* (древостой прекратили рост в высоту, приобретают признаки старости, заболевают и разрушаются).

Наиболее точное определение истинного, или действительного, возраста деревьев древостоя и подростов обычно производят путем подсчета годовичных колец на спилах или срезах ствола на уровне корневой шейки. Для определения возраста можно использовать свежие пни исследуемого вида дерева на ПП или вблизи ее.

Для определения возраста древесных растений часто используют *возрастной бур* (шведский, или бур Пресслера), который предназначен для взятия образцов в виде керна (цилиндрика древесины) из ствола древесных растений. Он состоит из пустотелой трубки, выполняющей роль ручки для ввинчивания бура и служащей футляром, экстрактора – стальной пластины, с помощью которой извлекают керн из бура, и трубчатого бура.

Для примерного определения возраста древесных пород используют и другие способы. Так, у сосны обыкновенной обычно с трехлетнего возраста удлиненные побеги ежегодно образуют прирост, состоящий из одного междоузлия и мутовки боковых ветвей. По их числу можно определить возраст молодых деревьев. Позже, примерно с

30 лет, особенно при затенении (нижние ветви отмирают и их следы становятся слабо-заметными), происходит «очищение» стволов от сучьев.

При наличии опыта приблизительный возраст деревьев можно определить глазомерно, например, по форме кроны, характеру коры или знанию хода роста пород в различных условиях.

За возраст древостоя принимается средний возраст основного (преобладающего или главного) элемента леса.

Состав древостоя. Перечень древесных пород с указанием их доли участия в общем запасе (или количестве) называется *составом*. По составу выделяют древостой *чистые*, состоящие из деревьев одного вида или же с примесью других, не превышающей 5%, и *смешанные*, состоящие из деревьев двух и более пород. В многоярусных древостоях состав устанавливается отдельно для каждого яруса, в смешанных – определяется путем выявления видового состава деревьев и пересчета их запасов (или сумм площадей поперечных сечений) на ПП. В молодняках и смешанных древостоях при отсутствии значительных отличий в размерах деревьев разных пород для определения состава древостоя можно использовать соотношение числа стволов деревьев различных видов.

Состав записывается в виде формулы с использованием сокращений названий древесных пород и доли участия каждой породы в формировании древостоя. Названия древесных пород сокращаются до одной – трех первых букв: С – сосна обыкновенная; Е – ель европейская; Д – дуб черешчатый; Б(б) – береза бородавчатая; Б(п) – береза пушистая; Ол(ч) – ольха черная, или клейкая; Ол(с) – ольха серая; Ос – осина; Г – граб обыкновенный; Я – ясень обыкновенный; Кл – клен остролистный; Лп – липа мелколистная; В – вяз гладкий; Ил – ильм, или вяз шершавый; Бр – берест, или вяз малый, и т.д.

Общий состав древостоя (100%) принимается за 10 единиц, т.е. каждые 10% участия соответствуют одной единице в общем составе. Например, чистый древостой, состоящий только из сосны обыкновенной, обозначается формулой ЮС. Формула 7СЗБ(б) будет обозначать, что примерно 70% общего запаса древесины древостоя или количества деревьев в данном растительном сообществе представлено сосной обыкновенной, а 30% – березой бородавчатой.

Доля участия каждого вида в общем запасе древесины или количестве деревьев древостоя называется *коэффициентом состава*. Порода, характеризующаяся наибольшим запасом или числом стволов, называется *преобладающей* (господствующей) и ставится в формуле состава на первое место. Другие древесные породы называются *составляющими* или *сопутствующими*. Участие пород в смешанном древостое при округлении в сумме иногда не равно 10 единицам (например, при участии пород в составе древостоя, равном соответственно 56, 27 и 17%). Поэтому значение их процентного участия округляется: 6-15% – 1 единица состава, 16-25% – 2 единицы, 26-35% – 3 единицы и т.д. Древесные породы, количество или запас которых составляет от 2 до 5% от общего количества деревьев или запаса древостоя, отмечаются в формуле состава со знаком «+», а при величине менее 2% – отметкой «единично» (ед.). Например, формула древостоя, в котором запас сосны составляет 46%, ели – 37, березы бородавчатой – 12, дуба черешчатого – 4 и ольхи серой – 2%, будет 5С4ЕБ(б) + Д ед.Ол(с). В формулу состава иногда включают также данные о среднем возрасте пород. Например: 8С(70) 2Е(60).

Древесная порода, которая в данных лесорастительных условиях или конкретных условиях местообитания имеет наибольшее хозяйственное значение, называется *главной*. Остальные породы будут называться *второстепенными*. В Беларуси к главным породам чаще всего относят сосну, ель и дуб. Когда условия являются особенно неблагоприятными для роста вышеперечисленных видов деревьев, к главной породе могут быть отнесены также ольха, береза и другие, обычно являющиеся второстепенными. Главная порода считается преобладающей, если доля ее запаса равна, а в ряде

случаев даже меньше, чем у второстепенной. Например, дуб считается преобладающей породой, если доля его запаса равна или более 20%. Следовательно, формула смешанного древостоя из дуба и березы должна писаться следующим образом: 2Д8Б(б), а не 8Б(б)2Д, и будет называться дубравой березовой, а не березняком дубняковым.

Характеристика подроста и всходов.

Подрост (или полог возобновления) – это молодое неплодоносящее поколение деревьев, которое способно в данных условиях образовать древостой.

На участках с древостоем подрост изучается на УП площадью 4 м² (2 х 2), 9 м² (3 х 3), 16 м² (4 х 4) и других, которые закладывают на ПП в пределах нескольких параллельных профилей или равномерно распределяют по всей площади ПП. Количество УП зависит как от их площади, так и от общей площади ПП. Общая площадь УП должна составлять не менее 2% от площади ПП (например, при площади ПП 0,2 га количество УП площадью 4 м² должно составлять не менее 50). На не покрытых лесом землях в зависимости от густоты подроста площадь УП составляет 1; 4 и 9 м² (в сумме 0,5-2,0% от всей площади ПП).

В связи с очень высокой смертностью проростки и всходы деревьев до 1 – 2 лет (условно до 10 см высотой) к подросту не относят.

При незначительном количестве учет подроста можно проводить на всей площади ПП.

В состав подроста могут входить и древесные растения порослевого происхождения. При этом вся поросль от одного пня принимается за единицу возобновления, а при учете корневых отпрысков каждый из них считается отдельной особью подроста.

По результатам изучения подроста на УП заполняется таблица, в которой отмечают: видовой состав деревьев подроста, численность каждого вида на ПП (при этом необходимо провести перерасчет в зависимости от соотношения площади УП и ПП), средняя высота и возраст подроста каждого вида, жизнеспособность и др.

К *жизнеспособным* (благонадежным, или добротным) относят растения подроста с нормальным приростом и хорошим развитием ассимиляционного аппарата, отсутствием видимых механических повреждений и болезней. Растения с отсутствием прироста главной оси или ее повреждением, нарушениями развития ассимиляционных органов, больные или имеющие механические повреждения относят к особям *низкой жизнеспособности* (неблагонадежным).

Рассчитывается общее количество (без учета всходов) деревьев благонадежного подроста всех видов, а также численность подроста главной и преобладающей пород (пересчет на 1 га).

Характеристика подлеска.

К *подлеску* (кустарниковому ярусу) относятся высокие, более 80 (60) см кустарники (лещина (*Corylus avellana*), крушина (*Frangula alnus*), жимолость (*Lonicera xylosteum*) и др.), низкорослые деревья, не достигающие высоты древесного яруса (яблоня (*Malus*), груша (*Pyrus*), рябина (*Sorbus aucuparia*) и т.п.).

Традиционно к ярусу подлеска относятся и некоторые невысокие кустарники (малина (*Rubus idaeus*), виды ежевик, дроки (*Genista*), ракитники (*Chamaecytisus*)), в то время как кустарнички относятся к ярусу живого напочвенного покрова. Необходимо отметить, что в ряде случаев граница между деревьями и крупными кустарниками (можжевельник (*Juniperus communis*)), ива козья (*Salix caprea*) и другие виды ив, жостер (*Rhamnus cathartica*) и т.п.), кустарниками и кустарничками (вереск (*Calluna vulgaris*)), голубика и др.) может быть довольно неопределенной.

При изучении подлеска вначале выявляют весь его видовой состав и характер размещения видов на ПП. Затем, как и при изучении полога возобновления (можно и одновременно с этим), на ПП в пределах двух диагональных или нескольких парал-

лельных профилей регулярным методом закладывают 10 – 25 УП размером 2 x 2 м (4 м²)¹. На каждой УП отмечают:

- видовая принадлежность растений подлеска;
- высота растений каждого вида (средняя из 3-5 измерений);
- проективное покрытие каждого вида (частное) и общее проективное покрытие яруса;

- общая сомкнутость яруса, в баллах от единицы.

Для преобладающих видов подлеска также указывается количество особей на УП.

Встречаемость рассчитывается так же, как и для живого напочвенного покрова. Обилие каждого вида определяется по таблице исходя из его встречаемости на УП и среднего проективного покрытия.

На основании полученных данных (видового состава подлеска и древостоя, высоты, проективного покрытия, сомкнутости и др.), а также почвенно-климатических и исторических условий развития исследуемого фитоценоза делается вывод о выраженности подлеска.

Характеристика напочвенного покрова.

Ярус живого напочвенного покрова составляют травянистые растения, мхи и лишайники. К нему относятся и кустарнички (брусника (*Vaccinium vitis-idaea*)), черника (*V. myrtillus*), голубика (*V. uliginosum*), подбел (*Andromeda polifolia*), багульник (*Ledum palustre*), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*), водяника или шикша (*Empetrum nigrum*), клюква (*Oxycoccus*) и др.), а также полукустарники и полукустарнички (паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), виды тимьянов (*Thymus*), солнцезверов (*Helianthemum*) и др.).

Учетные площадки. Геоботаническое изучение нижних ярусов лесного сообщества (подлеска, подроста и живого напочвенного покрова) на ПП обычно проводят с помощью учетных площадок и профилей (или их сочетания). Их форма, размер, количество и расположение могут различаться в зависимости от необходимой точности и целей исследования, сложности и особенностей строения лесного фитоценоза, формы и размеров ПП.

Учетные площадки (УП) закладываются чаще всего квадратной формы, площадью до 1 м² (1x1 м) при изучении живого напочвенного покрова.

Располагают УП регулярным (на равном расстоянии друг от друга по диагоналям или всей площади ПП) или случайным образом (например, пользуясь таблицей случайных чисел). В зависимости от формы ПП учетные профили закладывают в виде лент по диагоналям ПП, параллельно друг другу на равном расстоянии, или размещают в направлении максимального визуального варьирования растительности или факторов среды (например, от вершины склона к его основанию). Ширина профилей обычно составляет 1 – 2 м. На них проводят сплошной пересчет изучаемых объектов (особей подлеска, подроста и др.).

При описании живого напочвенного покрова вначале выявляется его видовой состав и характер размещения видов на ПП. Количество УП планируется таким образом, чтобы их общая площадь составляла не менее 2% площади ПП. В учебных целях допускается уменьшение количества УП, но оно должно быть не менее 20 – 25 шт.

На каждой УП фиксируются следующие показатели:

- видовая принадлежность растений напочвенного покрова;
- проективное покрытие вида;
- общее проективное покрытие травянисто-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов;

Если определение видовой принадлежности растения непосредственно на участке вызывает сомнение, то в таблице оно обозначается условным знаком или номером, который заменяется названием при дальнейшем определении взятого экземпляра.

Проективное покрытие вида (частное покрытие) – это площадь проекций надземных частей всех растений данного вида (за вычетом просветов между листьями, стеблями и ветвями). Проективное покрытие вида определяется визуально и измеряется в процентах от общей площади УП. Визуальное определение проективного покрытия вида на всей площади ПП почти всегда проводится с большой ошибкой (не менее 20 – 30%), поэтому лучше это делать на небольших УП.

Кроме того, на каждой УП указывается общее проективное покрытие всех ярусов живого напочвенного покрова, процент ее площади, не занятый зелеными частями растений (опад, подстилка, пни, поваленные деревья, нефотосинтезирующие части растений, не покрытая подстилкой почва и крупные камни).

Основные показатели геоботанического описания живого напочвенного покрова. По каждому виду напочвенного покрова, выявленному на ПП, учитываются параметры, которые заносятся в итоговую таблицу:

- *вид растения* – указываются все виды, отмеченные на ПП;
- *средняя высота растений* каждого вида от поверхности почвы на ПП. Она определяется путем 3 – 5 измерений (у мхов – высоты живой части, у поникающих или стелющихся растений – высоты над поверхностью почвы);
- *среднее проективное покрытие* каждого вида на ПП (на тех УП, где вид не был отмечен, его проективное покрытие принимается за нуль);
- *жизненность* – степень развития или угнетения особей вида в данном фитоценозе. Для визуальной оценки жизненности можно использовать 5-балльную шкалу:
 - 1 балл – растения очень сильно угнетены, слабо вегетируют, не цветут и не плодоносят;
 - 2 балла – растения сильно угнетены, заметно отстают в росте, слабо цветут и часто не плодоносят;
 - 3 балла – особи вида меньше обычных размеров, угнетены, цветение и плодоношение ослаблено;
 - 4 балла – особи вида нормально развиты, проходят все стадии развития, хорошо цветут и плодоносят;
 - 5 баллов – особи вида превышают по размерам средние экземпляры, обильно цветут и плодоносят;
- *фенофаза* – фенологическая стадия сезонного развития вида в фитоценозе в период наблюдения. Основными фенофазами являются: весенняя вегетация (вег. в.), бутонизация (бут.), цветение (цв.) или спороношение (сп.), плодоношение (пл.), осенняя вегетация после плодоношения (вег. ос.).

Разные особи вида могут находиться в различных фенофазах. Поэтому указывается преобладающая в данном фитоценозе фаза сезонного развития, а также могут быть отмечены 1 – 2 фенофазы, часто встречающиеся у других особей вида. Массовые виды в период прохождения некоторых фенофаз (например, цветения) способны создавать сезонный аспект, определяя физиономию (облик) участка фитоценоза. В этом случае в таблице для видов, образующих аспект, в примечании указывается, например, «за счет цветения образует аспект белого цвета»;

• *встречаемость* – частота нахождения вида в фитоценозе. Встречаемость вида рассчитывается как отношение числа УП, на которых вид был отмечен, к их общему количеству и выражается в процентах. Например, если вид был отмечен на 10 из 50 УП, его встречаемость составляет 20%;

• *обилие* – количественный показатель распределения вида в фитоценозе. Обилие определяется на основании соотношения встречаемости вида и его среднего проективного покрытия; выражается в баллах;

• *характер размещения вида* на ПП. Он оценивается визуально, с использованием данных о его встречаемости.

Кроме приведенных в таблице основных характеристик живого напочвенного покрова в выводах указываются общее проективное покрытие травянисто-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (а также отдельно для мхов и лишайников) и сведения об общем (абсолютном) проективном покрытии всех видов напочвенного покрова.

Для травянисто-кустарничкового яруса определяется и его средняя высота. Она вычисляется как средневзвешенная из высот основных видов яруса (среднее проективное покрытие которых не менее 5%). При этом учитывается общая площадь участков (процент покрытия) на ПП с отмершими частями растений и не покрытыми подстилкой обнажениями, крупными камнями и т.д.

На основании всех полученных данных о структуре и строении живого напочвенного покрова уточняется визуальное определение на ПП типа леса и лесной ассоциации.

Покрытие почвы мертвым покровом характеризуется величиной свободной от растений площади, выраженной в процентах или долях единицы.

Следы деятельности человека: подсев трав, внесение удобрений, дорожно-тропиночная сеть, технические повреждения сельскохозяйственной или другой техники и т.д.

Описание почвенных условий.

Наряду с описанием структурных элементов лесного сообщества проводится изучение почв. При этом используются почвенные разрезы. В зависимости от целей исследования и необходимой степени детальности описания почвенные разрезы обычно делят на *ямы* (полные или основные), *полуямы* (контрольные) и *прикопки* (поверхностные). Основные и контрольные разрезы необходимо закладывать в наиболее типичном месте изучаемого фитоценоза после полного описания растительности на ПП.

Основные разрезы используются при детальном изучении морфолого-генетических свойств почв и взятии почвенных образцов для анализа. Их глубина в зависимости от мощности почв и уровня грунтовых вод может достигать 2 – 3 м.

Контрольные разрезы предназначены для дополнительного изучения основной части почвенного профиля (совокупность почвенных горизонтов). Их закладывают в зависимости от строения почв на глубину 80 – 180 см (до начала материнской породы).

Прикопки служат преимущественно для уточнения почвенных границ в местах предполагаемых смен почвенных горизонтов. Поверхностные разрезы выкапывают на глубину не более 75 – 80 см (при этом часто используют почвенные буры).

При геоботаническом описании ПП чаще используют основные и контрольные почвенные разрезы. Для этого на выбранном участке копают яму шириной около 0,8 м, длиной 1,5 – 2,0 м и глубиной обычно 1,5 – 2,0 м в зависимости от уровня залегания материнской породы, так, чтобы три стенки ямы были вертикальными, а четвертая имела ступеньки. При этом «лицевую» (переднюю) стенку разреза, предназначенную для изучения, ориентируют таким образом, чтобы у нее было хорошо выраженное строение профиля, а также к моменту описания почвенных горизонтов она была освещена солнцем. Поверхность перед лицевой стенкой должна оставаться нетронутой. Почву из ямы складывают вдоль ее длинных боковых стенок, не смешивая по горизонтам. Отдельно сохраняют верхний (гумусовый, или пахотный) слой почвы.

Когда разрез выполнен, грунт для описания и образцы для анализа сначала берутся со дна ямы (так как нижние ее части позже становятся засоренными). Затем на передней стенке разреза закрепляют мерную ленту, ее нулевое деление должно совпадать с поверхностью почвы. На зачищенной поверхности стенки ножом отмечают гра-

ницы генетических горизонтов, зарисовывают цветными карандашами (или фотографируют) и делают их морфологическое описание.

Почвенные разрезы закладывают на некотором отдалении от стволов деревьев.

Описание морфологических признаков и определение почв ведут по схеме, начиная последовательно с лесной подстилки и заканчивая материнской породой. Для различных связанных слоев (генетических горизонтов) почв характерны внешние (морфологические) признаки, которые возникают в конкретных условиях под влиянием процессов почвообразования. Основными признаками почв являются: строение почвенного профиля (мощность, форма и характер переходов между горизонтами и др.), цвет, гранулометрический (механический) состав, структура, влажность, плотность, наличие новообразований, зоогенных элементов и включений. Данные признаки указываются для каждого горизонта почвенного профиля.

Строение почвенного профиля. Выделяют следующие основные почвенные горизонты:

$A_0(0)$ – *лесная подстилка*, напочвенный слой, образующийся в лесу из растительного опада разной степени разложения. В зависимости от степени разложения в составе подстилки выделяют подгоризонты: $A^I_0(A_L)$ – образован неразложившимися остатками растений (листья, ветви, плоды, шишки и т.д.); $A^{II}_0(A_F)$ – слой ферментации (разложения), состоит из слаборазложившихся растительных остатков, которые сохраняют различное строение тканей; $A^{III}_0(A_h)$ – слой гумификации, состоит из сильно измельченного, разложившегося опада, тканевое строение которого слабо различимо.

В зависимости от породного состава древостоя, скорости разложения, структуры и окраски образуемой подстилки и гумусового слоя выделяют мягкий гумус (муль), переходный гумус (модер) и грубый гумус (мор).

Мягкий гумус складывается из мягкой, рыхлой, разлагающейся в течение 1 – 2 лет подстилки, поэтому он довольно маломощный (1-2 см), состоит из мелких органических веществ, образующих однородную массу бурой (почти черной) окраски. Формируется в древостоях, состоящих из липы, клена, ясеня, березы, осины, лещины и др.

Переходный гумус образуется из менее мягкой и рыхлой подстилки, разлагающейся в течение 2 – 5 лет (обычно толщиной 2-5 см), состоит из значительно, но не полностью разложившихся измельченных растительных остатков буровато-коричневой окраски. Формируется в дубовых и хвойно-лиственных древостоях.

Грубый гумус получается из жесткой плотной подстилки, разлагающейся более 5 лет, толщиной часто более 5 см, состоит из частично разложившихся растительных остатков, сохраняющих тканевое строение. Формируется в хвойных древостоях.

A_d - *дернина*. Верхний горизонт, густо пронизанный переплетающимися корнями растений, которые составляют более 5% объема горизонта. В лесных сообществах обычно отсутствует, так как формируется преимущественно на лугах.

$A_1(A)$ – *гумусовый горизонт* (перегнойно-аккумулятивный). Как правило, наиболее темноокрашенный, в нем происходит накопление гумифицированного органического вещества, связанного с минеральной частью почвы. При высоком содержании (более 30 %) органических остатков этот горизонт иногда называется перегнойным.

A_n - *пахотный горизонт*, образуется в результате вспашки из различных почвенных горизонтов (например, под лесопосадками).

T – *торфяной горизонт* (содержание органического вещества более 70%), характерен для торфяных почв. В зависимости от степени разложения, окраски и состава подразделяется на подгоризонты T_1 , T_2 и т.д.). Степень разложения торфа определяется по диагностическим признакам. По преобладанию в его составе остатков различных групп растений выделяют *древесный* (сосновый, березовый, ольховый и др.), *травянистый* (осоковый, тростниковый, вахтовый, хвощевой и др.) и *моховой* (сфагновый, гип-

новый и др.) торфы, а также различные их сочетания. Для диагностики используют специальные определители. Наличие торфа в других горизонтах обозначается буквой «т» (например, A_T).

Горизонты A_0 - T относят к органогенным.

$A_2(E)$ – *элювиальный подзолистый горизонт*, обычно наиболее светлоокрашенный (от белесого до палевого) за счет вымывания гумуса и других соединений в нижележащие горизонты.

B – *иллювиальный горизонт*, характеризуется уплотненным сложением и бурой, палево-бурой или красновато-бурой окраской. В нем происходит накопление веществ, вымытых из вышележащих горизонтов. По характеру накапливающихся веществ горизонт может быть разделен на: B_t – иллювиально-глинистый (с накоплением глины); B_h – иллювиально-гумусовый; B_k – иллювиально-карбонатный, B_f – иллювиально-железистый и др. В составе иллювиальных горизонтов часто заметны подгоризонты (B_1 , B_2 , B_3).

G – *глеевый горизонт*, обычно сизоватой, голубовато-серой окраски, характерен для почв с постоянным или длительным избыточным увлажнением. Наличие признаков оглеения в других горизонтах обозначается буквой «g» (например, B_g , A_{2g} и т.д.). При слабой выраженности оглеения буква «g» заключается в скобки.

C – *материнская* (почвообразующая) порода (поверхностная толща горных пород, из которых образовались почвы). На территории Беларуси почвы развиваются на четвертичных (антропогенных) отложениях, происхождение которых связано преимущественно с деятельностью оледенений. Преобладающими почвообразующими породами являются моренные (собственно ледниковые), флювиогляциальные (водно-ледниковые), древнеаллювиальные (гляциоаллювиальные) и лимногляциальные (озёрно-ледниковые).

Кроме указания мощности горизонтов дается описание *характера перехода* горизонтов и форма границ между ними.

Переход между горизонтами бывает *резким* (граница четкая, может быть выделена в пределах 1 см), *ясным* (граница довольно четкая, может быть выделена с неопределенностью в пределах 1-3 см), *заметным* (граница нечеткая, прослеживается с неопределенностью в пределах 3-5 см) и *постепенным* (граница нечеткая, прослеживается с неопределенностью более 5 см). Если нельзя провести четкую границу между горизонтами, и она лежит в пределах какого-либо слоя, то он выделяется как переходный горизонт.

Цвет почвы. Характер окраски – один из важнейших морфологических признаков почвы. Различная окраска почвы вызвана содержанием органических, органоминеральных (темно-серая, серая и другая окраска) и минеральных соединений, а также их сочетаний. Например, красноватая, оранжевая, бурая и ржавая обычно обусловлены трехвалентными и гидрооксидными соединениями железа и марганца; белесоватая – кремнеземом, карбонатами, оксидом алюминия (Al_2O_3), каолинитом; сизая, зеленоватая и голубоватая – двухвалентными соединениями железа.

Для определения часто встречающихся окрасок почв иногда используют треугольник цветов по С.А. Захарову (1931), в котором, однако, отсутствуют цвета, характерные для глеевых почв (синеватые, зеленоватые, сизые). Для более точного определения окраски, оттенков цветов и их названий существует специальная шкала цветов.

Гранулометрический (механический) состав. Почва состоит из элементарных гранул (частиц) различного размера, совокупность которых определяет ее гранулометрический состав. Близкие по размерам частицы объединяют в группы (фракции). Для полевой классификации все частицы от 0,01 до 1,0 мм условно объединяют во *фракцию физического песка*, а менее 0,01 мм – во *фракцию физической глины*. По соотношению

в почве гранул двух этих фракций (мелкозем) выделяют несколько классов почв по гранулометрическому составу: глины, суглинки (тяжелые, средние, легкие), супеси (рыхлые и связные) и пески (рыхлые и связные). Частицы крупнее 1 мм называют *почвенным скелетом*, который состоит из обломков пород (щебень, галька, валуны и т.п.).

Структура почвы. Под влиянием внешних условий почвенные частицы обычно объединены в комочки. Совокупность таких отдельностей (агрегатов), на которые распадается почва без значительного механического воздействия на нее, называется *структурой*. В полевых условиях структура почвы определяется по генетическим горизонтам. Для этого, вырезав из горизонта небольшой образец почвы, подбрасывают его на лезвии лопаты 1–2 раза, в результате чего почва распадается на структурные отдельности.

В зависимости от формы агрегатов (соотношения высоты и ширины) выделяют три основных типа структуры почв: *кубовидную, призматическую и щитовидную*, а соответственно с размерами и формой типы структур разделяют на роды и виды.

Влажность почвы. Различают несколько градаций влажности почвы:

- 1) если почва пылит и при сжатии влага не ощущается, она описывается как *сухая*;
- 2) слегка холодит руку и слабо мажется – *свежая*;
- 3) при сжатии образуются комки, и рука заметно ощущает влагу – *влажная*;
- 4) вода увлажняет руку и прилипает к ней, но еще не сочится между пальцами – *сырая*;

5) при сжатии между пальцами сочится вода вместе с почвенной массой (вода также выступает из почвенного горизонта) – *мокрая*. Влажность почвы меняется в различные годы и сезоны в зависимости от уровня грунтовых вод, количества осадков, времени их последнего выпадения и т.д.

Плотность горизонтов. По плотности почвенные горизонты бывают *рыхлыми* (от прикосновения легко осыпается, нож или лопата входит в горизонт почти без усилий), *слабоуплотненными* (нож или лопата с усилием входит в почву на всю длину лезвия), *сильноуплотненными* (в почву входит только острие лопаты или лезвия ножа) и *плотными* (нож или лопата лишь царапает поверхность). Плотность горизонта зависит от многих факторов (механического состава, структуры, влажности почвы и др.).

Новообразования. К новообразованиям (выделениям) относят заметные скопления различных веществ, которые отличаются морфологически (цветом, формой, плотностью и др.) и химически от остальной, преобладающей почвенной массы горизонта. Новообразования (в отличие, например, от включений) возникают в результате почвообразовательных процессов и являются важными диагностическими признаками почв в виде налетов, конкреций и прослоек.

В результате изучения и описания почвенного разреза дается полное название типа почвы.

После завершения описания ПП почвенный разрез закапывается. При этом в яму сначала помещают грунт нижних горизонтов, сверху укладывается почва перегнойного горизонта.

На основании всей полученной информации о структуре древостоя, подроста, подлеска, живого напочвенного покрова, почвенно-климатических и исторических условиях развития исследуемого фитоценоза окончательно определяется тип леса и лесная ассоциация на ПП.

3.2 Геоботаническое описание лугового фитоценоза.

При изучении луговой растительности следует обратить внимание на флору, ее свойства и особенности, закономерности формирования образуемых ею сообществ для оценки продуктивности лугов, возможности их использования и реконструкции – улучшение

ния их ботанического состава, продуктивности, обоснования рациональных мероприятий по коренному их преобразованию в кормовые угодья (пастбища и сенокосы).

Геоботаническое описание и изучение луговой растительности наиболее целесообразно проводить в период максимального развития травостоя до начала первого укоса, после спада полых вод (на пойменных лугах). Исследования начинаются с рекогносцировочного изучения всего разнообразия луговых сообществ, приуроченности их к определенным элементам рельефа, способов хозяйственного использования. В ходе этого этапа проводят выбор участков для последующего более детального изучения и описания.

Луговые сообщества обычно изучаются методом экологического (эколого-фитоценотического) профилирования и ПП. Для охвата и изучения всего разнообразия луговых фитоценозов профильный ход (трансект) закладывается в направлении смен основных элементов рельефа от уреза воды поперек речной долины по направлению к водораздельной территории (плакору) или вне речных долин – от самого нижнего элемента рельефа в сторону его максимального повышения. Строго по линии профиля, представляющего собой прямую полосу, одновременно с нивелированием местности и закладкой пикетов проводятся комплексные геоботанические описания всех отмеченных растительных сообществ. Цель заложения трансекта – выявление закономерностей ландшафтной организации территории, характера протекания географических процессов (направления поверхностного стока, почвообразования и т.д.), познания многообразия растительных сообществ и их взаимосвязи.

Нумерация профильного хода ведется с начальной фиксированной точки, привязанной к четкому ориентиру. На линии трансекта, на пересекаемой им территории, закладываются опорные (основные) точки, описания которых выполняют с максимальной подробностью. Расстояние между опорными точками трансекта может составлять 10 – 20 м и более в зависимости от неоднородности рельефа, изменения почвенных условий и характера растительности. В опорных точках проводится привязка точки (номер), описывается микрорельеф, его вертикальная амплитуда, протяженность, почвенные условия, определяется уровень грунтовых вод и т.д. Эти данные не только отражают условия местопроизрастания, но и характеризуют их непосредственное влияние на растительность. Строение профиля может быть неодинаково в различных участках реки (выше и ниже по течению).

По линии профиля визуально определяют и дают рабочее название лугу, а выделяемым ассоциациям – по доминирующим видам, т.е. по их проективному покрытию (фитомассе, обилию, встречаемости и т.д.). По преобладанию в составе травостоя растений различных агроботанических групп луг может быть назван *злаковым*, *осоковым*, *разнотравно-осоковым*, *бобово-злаковым* и т.д. (преобладающая по проективному покрытию, обилию или другим признакам группа ставится на последнем месте). Вдоль профиля отмечают границы и определяют протяженность выделенных растительных ассоциаций. Название луговой ассоциации может быть образовано путем перечисления нескольких доминирующих видов. Например, *Carex acuta* + *Eleocharis palustris*, или мятлик болотный + лисохвост луговой (преобладающий вид на первом месте). Ассоциациям дают также русские названия по доминирующим видам: болотноситнягово-остроосоковый или луговолисохвостно-болотно-мятликовая (преобладающее растение на последнем месте). Рабочее название ассоциации может быть впоследствии уточнено в ходе описания и изучения сообщества на ПП.

Для характеристики лугового сообщества в границах выделенной ассоциации выбирают наиболее типичный ее участок (опорную точку), на котором закладывают ПП в 100 м². При достаточной площади и степени однородности изучаемого фитоценоза удобно использовать ПП размером 10 x 10 м. Однако ее форма может быть и другой. Для получения наиболее объективных и сравнимых между собой показателей размеры

ПП должны быть одинаковы по всему ходу профиля. Выбрав подходящий участок, с помощью рулетки намечают площадку и четко обозначают ее границы.

Для более точного определения некоторых аналитических признаков травостоя (общего и частного проективного покрытия, встречаемости, продуктивности и др.) в пределах ПП регулярным (систематическим) способом закладывают пять или более УП в 1 м² или 4 м².

На каждой УП отмечают видовую принадлежность зафиксированных здесь растений, определяется частное проективное покрытие каждого вида и общее проективное покрытие травостоя. В таблице встреченные на УП виды распределяют по агроботаническим группам. Сначала указывают встреченные злаки, затем осоковые, бобовые, разнотравье, мхи и лишайники.

Нарушенность (трансформация) травяного покрова характеризуется величиной свободной от растений площади, выраженной в процентах или долях единицы. Ее определяют на каждой УП одновременно с учетом видового состава. Нарушенность оценивается глазомерно в пределах УП и определяется как недостающая до 100% величина общего проективного покрытия. В качестве свободной от растений площади выступают следы жизнедеятельности животных, сопровождающиеся выбросом грунта на поверхность почвы (насекомоядные, насекомые), обнажения почвы, связанные с выбитостью растительного покрова сельскохозяйственными животными, наличием дорожно-тропиночной сети, технические повреждения напочвенного покрова сельскохозяйственной или другой техникой, эрозионные проявления, сопровождающиеся повреждением напочвенного покрова, отсутствие растительности вследствие неблагоприятных условий произрастания (вымокание, выпревание и т.п.).

После описания растений на УП составляется общий список видов и дается общая характеристика травостоя на ПП. Для каждого вида указывается средняя высота, среднее значение проективного покрытия, обилие, жизненность, фенофаза и характер размещения на ПП. Определение этих показателей проводится так же, как и для видов напочвенного покрова лесных фитоценозов.

Кроме того, указываются виды, отмеченные на ПП, но не попавшие на УП (с указанием их обилия по Друде или Браун-Бланке). По данным, полученным при описании УП, рассчитывается среднее значение общего проективного покрытия, нарушенности, средняя высота травостоя, определяется выраженность ярусного строения и основные виды, формирующие ярусы.

В связи с возможным хозяйственным использованием луга целесообразно определить его культуртехническое состояние.

С этой точки зрения оцениваются следующие показатели:

- закустаренность (%). По степени закустаренности луговые угодья делятся следующим образом: при наличии менее 10% закустаренности от общей площади ПП – чистые, при 10 – 30 – слабо-, при 31 – 60 – средне-, при 61 – 70 – сильно- и при более 70% – очень сильно закустаренные. При наличии закустаренности необходимо отметить преобладающие виды кустарников, их среднюю высоту и характер размещения на ПП;

- закочкарность (%). Необходимо отметить виды растений, образующих кочки, среднюю высоту кочек и характер их размещения на ПП. Закочкарность считается слабой, если закочкаренные участки составляют до 20% от общей площади угодья, и сильной, если закочкаренных площадей более 20%;

- замоховение (%). Отметить преобладающие виды мхов;

- завалуненность (% м³/га). Завалуненность (каменистость) оценивают по количеству камней на 1 га в кубометрах (определяют визуально). Слабозавалуненные луга содержат валунов 5 – 20 м³/га, умереннозавалуненные – 21 – 50, сильнозавалуненные –

51 – 100 и очень сильнозавалуненные – более 100 м³/га. Необходимо отметить средний размер валунов, характер размещения их на ПП.

В выводах делается заключение о разнообразии луговых сообществ и основных причинах, обуславливающих это разнообразие, о строении и особенностях преобладающих по площади фитоценозов, об основных направлениях динамики растительности, характере и степени антропогенного воздействия.

Целесообразно установить, смена какого типа растительности (лесная, болотная, синантропная) привела к формированию луговых сообществ.

Изучение продуктивности луговых сообществ.

Определение продуктивности (урожайности) травостоя исследуемого типа луга осуществляется *методом пробных укосов* на площадках размером 0,25 м² в 10-кратной повторности или 1 м² в 3 – 5-кратной повторности, которые закладываются на наиболее типичном участке лугового сообщества в пределах одной ассоциации. Определение урожайности луга можно проводить одновременно с геоботаническим описанием травостоя на УП. Описание проводится по следующему образцу.

Для определения биологической продуктивности, или урожайности зеленой массы, травостой на укосных площадках срезается, разбирается на агроботанические группы и взвешивается с точностью до 1 г. Отдельно определяется масса наиболее обильных видов. При разборе снопиков на хозяйственные (агроботанические) группы важно наличие списка тех видов, которые там имеются. Для этого, заложив площадки для укоса, перед срезанием травостоя рекомендуется составить полный список видов растений на каждой укосной площадке. Оценка урожайности травостоя проводится во время его наиболее полного развития, т.е. перед сенокошением. Хозяйственная продуктивность, или урожайность, сена определяется при высушивании срезанного травостоя до воздушно-сухого состояния и его последующего взвешивания. Хозяйственная урожайность сена может быть также примерно рассчитана при использовании поправочных коэффициентов для конкретного типа луга. После определения общей массы травостоя и массы различных агроботанических групп растений на всех укосных площадках проводится расчет средних показателей и их пересчет в центнерах на 1 га.

В выводах необходимо отметить среднюю урожайность зеленой массы травостоя и сена, урожайность различных агроботанических групп и преобладающих видов, оценить их кормовую ценность, поедаемость, перевариваемость, питательность, способность к отрастанию и другие признаки у преобладающих видов, установить особенности распределения фитомассы травостоя по горизонтам и т.д. Предлагаются мероприятия по рациональному использованию, улучшению и охране луговых сообществ.

Контрольные вопросы

1. Как проводят геоботаническое описание лесного фитоценоза?
2. Как проводят геоботаническое описание лугового фитоценоза?

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Биogeография / Г.М. Абдурахманов и др. – М.: Издательский центр «Академия», 2007. – 480 с.
2. Василевич, В.И. Очерки теоретической фитоценологии / В.И. Василевич. Л.: Наука, 1983.
3. Гельтман, В.С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. – Мн.: Наука и техника, 1982.
4. Геоботаника: учебное пособие / Н.А. Лемеза, М.А. Джус. – Минск: Выш. шк., 2023. – 302 с.
5. Григора, І.М. Основи фітоценології / І.М. Григора, В.А. Соломаха. – Київ: Фітосоціоцентр, 2000. – 240 с.
6. Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учебно-методическое пособие. / Ю.А. Злобин. – Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1989. – 145 с.
7. Ипатов, В.С. Фитоценология: учебник / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова. – СПб.: Изд-во С.-Петербурга. Ун-та, 1999.
8. Ларькина, Т.П. Ботаника: основы фитоценологии и географии растений: учебное пособие / Т.П. Ларькина, К.А. Садакова; М-во с.-х. РФ, федеральное гос. бюджетное образов. учреждение высшего образов. «Пермский гос. аграрнотехнологич. ун-т им. акад. Д.Н. Прянишникова». – Пермь: ИПЦ «Прокрость», 2017. – 96 с.
9. Лемеза, Н.А. Геоботаника: пособие для студентов учреждений высшего образования по специальностям 1 – 31 01 01 «Биология» (по направлениям), 1 – 31 01 02 «Биохимия», 1 – 31 01 03 «Микробиология» / Н.А. Лемеза; Белорусский государственный университет. – Минск: БГУ, 2020. – 147 с.
10. Лемеза, Н.А. Геоботаника: Учебная практика: учеб, пособие / Н.А. Лемеза, М.А. Джус. – Минск: Выш. шк., 2008. – 255 с.
11. Лемеза, Н.А., Джус М.А. Геоботаника. Учебная практика: учебное пособие / Н.А. Лемеза, М.А. Джус. – Минск: БГУ, 2015. – 128 с.
12. Мартыненко, В.П. Основы фитоценологии: Учебно-методический комплекс / В.П. Мартыненко, Л.Б. Дмитрук. – Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009. – 107 с.
13. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ: учебник. М.: Логос, 2001.
14. Митрошенкова, А.Е. Полевой практикум по ботанике: учебно-методическое пособие / А.Е. Митрошенкова, В.Н. Ильина, Т.К. Шишова. – М.: Директ-Медиа, 2015. – 240 с.
15. Одум, Ю. Экология в 2-х т. / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т.1. 328 с.; Т.2. 376 с.
16. Работнов, Т.А. История фитоценологии: Учебное пособие. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.
17. Работнов, Т.А. Фитоценология. – 3-е изд. перераб. и доп. / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
18. Работнов, Т.А. Экспериментальная фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1987.
19. Раменский, Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л.Г. Раменский. Л.: Наука, 1971.
20. Тихомиров, В.Н. Геоботаника: курс лекций / В.Н. Тихомиров. – Мн.: БГУ, 2006. – 188 с.
21. Трасс, Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития / Х.Х. Трасс. – Л.: Наука, 1976.

Учебное издание

ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

Курс лекций

Составители:

МОРОЗОВА Инна Михайловна

МОРОЗОВ Иван Михайлович

Технический редактор

Г.В. Разбоева

Компьютерный дизайн

А.В. Табанюхова

Подписано в печать

2025. Формат 60х84 ¹/₁₆ . Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 7,21. Уч.-изд. л. 9,92. Тираж

экз. Заказ

.

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.