

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Международный государственный экологический
университет имени А. Д. Сахарова»



Факультет экологической медицины
Кафедра биологии человека и экологии

Бученков И.Э.

Геоботаника

Краткий курс лекций

Минск
2012

УДК 581.9 (100)
ББК
Б

*Рекомендовано к изданию НМС МГЭУ им. А.Д. Сахарова
(протокол № от 2012 г.)*

Авторы:

к.с.-х.н., доцент, доцент кафедры биологии человека и экологии И.Э. Бученков

Рецензенты:

Грицкевич Е.Р. к. б. н., доцент кафедры ботаники и основ с.-х. БГПУ им. М. Танка
Епишко О.А. к. с.-х. н., доцент, доцент кафедры химии и химических технологий ГрГУ

Б
Бученков, И.Э. Геоботаника: краткий курс лекций / И.Э. Бученков. – Минск, МГЭУ им. А.Д. Сахарова, 2012. – 60 с.

ISBN

Краткий курс лекций по дисциплине «Геоботаника» предназначен для студентов факультета экологической медицины учреждения образования «Международный государственный экологический университет имени А.Д. Сахарова». Пособие содержит необходимый для усвоения теоретический материал, изложенный в соответствии с учебной программой курса.

Краткий курс лекций может быть использован студентами дневной (очной) и заочной формы обучения для организации занятий по дисциплинам биоэкологического цикла.

УДК 581.9 (100)
ББК

ISBN

© Международный государствен-
ный экологический университет
имени А. Д. Сахарова, 2012

СОДЕРЖАНИЕ

Лекция 1.	ВВЕДЕНИЕ	4
1.1.	Геоботаника как наука	4
1.2.	Методы геоботаники	5
1.3.	Этапы становления и развития геоботаники как науки	5
1.4.	Геоботанические исследования на территории Беларуси	7
1.5.	Понятия флора и растительность	8
1.6.	Растительный покров	9
1.7.	Представление о фитоценозе	10
1.8.	Формирование ареалов растений и образование флор	11
Лекция 2.	ВЛИЯНИЕ ВАЖНЕЙШИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОРФОГЕНЕЗ, РАСПРЕДНЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ И ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ	15
2.1.	Факторы среды, определяющие жизнь растений	15
2.2.	Классификация экологических факторов и их воздействие на растения	16
2.3.	Экологические группы растений	17
2.4.	Жизненные формы растений	20
Лекция 3.	ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ В ФИТОЦЕНОЗЕ	24
3.1.	Понятие консорции, ее состав и строение в трактовке разных авторов	24
3.2.	Классификация консорций	26
3.3.	Специфичность видов по воздействию на среду	27
3.4.	Эколого-фитоценотические стратегии жизни растений	28
Лекция 4.	СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ	30
4.1.	Флористический состав фитоценоза	30
4.2.	Состав жизненных форм фитоценоза	31
4.3.	Ценопопуляции растений	32
Лекция 5.	ВЕРТИКАЛЬНАЯ И ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ	35
Лекция 6.	ГРАНИЦЫ МЕЖДУ ФИТОЦЕНОЗАМИ. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЭКОТОНОВ	39
Лекция 7.	СУТОЧНАЯ, СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ	43
Лекция 8.	СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ, ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ	46
Лекция 9.	ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ И ОРДИНАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ	50
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	58

Лекция 1. ВВЕДЕНИЕ

1.1. Геоботаника как наука

Геоботаника – наука о растительном покрове Земли как совокупности растительных сообществ (фитоценозов). Термин «Геоботаника» предложил немецкий ученый А. Гризебах (1866) для обозначения географии растений. Полного единства в понимании геоботаники как науки до сих пор нет. Одни понимают её как синоним фитоценологии, другие – включают в это понятие также всю ботаническую географию, а третьи трактуют еще шире, включая в неё экологию растений.

В начальный период развития геоботаники основное внимание уделяли видовому составу фитоценозов, их обусловленности внешней средой и развитию теоретических представлений о характерных особенностях фитоценоза. Польский ботаник И.К. Пачоский (1891) называл эту науку флорологией, а позднее – фитосоциологией. С оформлением геоботаники как самостоятельной науки во второй половине 19 – начале 20 вв. определились два раздела: общая и специальная геоботаника. Общая геоботаника изучает, главным образом, закономерности строения фитоценозов, выражающиеся в видовом составе, количественных отношениях между видами в вертикальном (ярусность) и горизонтальном (мозаичность) расчленении, в наличии экологически сходных специализированных и относительно обособленных групп растений, во взаиморасположении особей различных видов, в возрастном составе видовых популяций.

Изучение двусторонней зависимости между строением фитоценозов и средой составляет также одну из задач общей геоботаники.

Другой задачей общей геоботаники является изучение периодических (в т.ч. сезонных) и практически необратимых изменений фитоценозов во времени.

Третьей задачей общей геоботаники является разработка принципов классификации фитоценозов.

Глубина, содержательность и общность закономерностей, устанавливаемых общей геоботаникой, в большой мере определяются успехами специальной геоботаники. Задача последней состоит в изучении конкретных участков растительного покрова, выявлении разнообразия фитоценозов на них, фактической картины их географического размещения. В связи с этим разрабатываются первичные (местные) классификации фитоценозов, намечаются основные направления их зависимости от внешних условий и тенденции изменений фитоценозов во времени. Соответственно специфике объектов и необходимости в связи с этим применения особых методов исследования от специальной геоботаники обособились такие дисциплины, как лесоведение, луговоеведение, болотоведение и др.

Взаимосвязь геоботаники с другими дисциплинами отражена на рисунке 1.

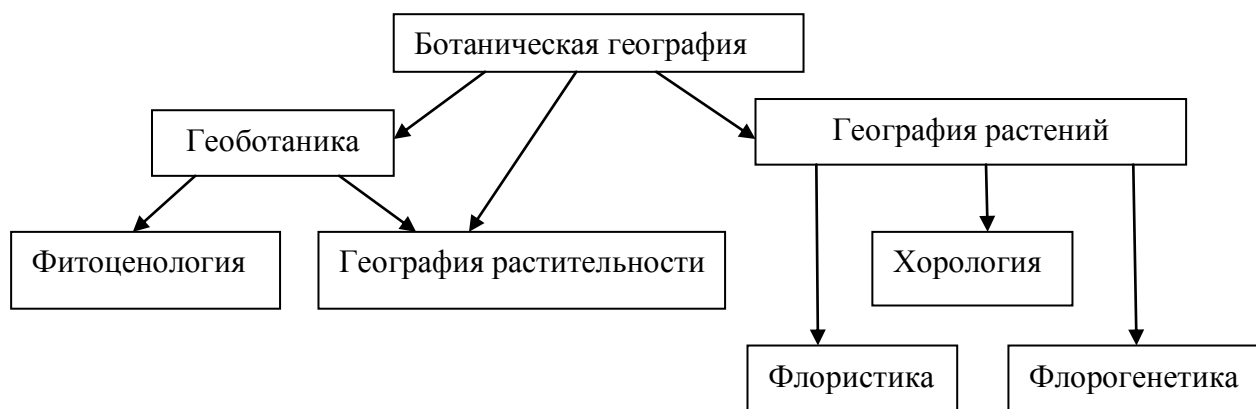


Рисунок 1. – Связь геоботаники с другими науками

Геоботаника тесно связана с рядом наук о Земле – физической географией, метеорологией, гидрологией, климатологией, почвоведением, поскольку фитоценозы в своём составе и

строении существенно зависят от внешней среды и сами оказывают на неё глубокое воздействие. Ещё более тесна связь геоботаники с циклом ботанических дисциплин, особенно с морфологией (жизненные формы), систематикой, экологией и географией растений. Вопросы истории растительного покрова сближают геоботанику с исторической геологией, исторической географией, филогенией растений и с палеоботаникой. Геоботаника тесно связана также с рядом агрономических дисциплин.

Геоботанические сведения широко применяются в народном хозяйстве многих стран. Учёт, определение площади, установление продуктивности природного растительного покрова и возможностей его улучшения имеют важное практическое значение и связаны с выделением и организацией территорий совхозов и колхозов, с освоением малообжитых районов, в частности в тундровой и пустынной зонах. Большое участие принимают геоботаники в разработке теории и в практическом осуществлении проектов ползащитных лесонасаждений.

Таким образом, цель геоботаники, как науки, заключается в познание причин и закономерностей формирования взаимоотношений растительных сообществ с условиями местообитания, а основные задачи следующие:

- изучение состава и структуры фитоценозов;
- изучение закономерностей распределения фитоценозов по эколого-ценотическим градиентам и их динамики;
- выяснение зависимости фитоценотического состава растительного покрова, флористического состава фитоценозов и их структуры от биотических и абиотических факторов, воздействия человека;
- анализ фитоценотических отношений между популяциями растений и взаимоотношений растительных сообществ с условиями местообитания;
- классификация, география и картографирование растительности;
- хозяйственная характеристика различных форм растительности и выявление путей их рационального и устойчивого использования.

1.2. Методы геоботаники

Геоботанические исследования организуются в зависимости от их конкретной задачи – как маршрутно-полевые или как стационарные (в естественных ценозах и в культурных посевах и посадках). Для описания фитоценозов широко применяется метод пробных площадей (участков) такого размера, чтобы каждая из них отражала основные свойства фитоценоза в целом. Наряду с этим прибегают к описанию мелких площадок, совокупность которых должна статистически достоверно характеризовать ценоз.

Разрабатываются и способы точного количественного учёта, например, надземной и подземной массы, относительной площади светопользования растений и пр. Для более глубокого проникновения в жизнь фитоценоза прибегают к изучению составляющих его компонентов средствами физиологических исследований, применимых в полевой обстановке, а также к фитоценологическим экспериментам.

В геоботанике важное значение имеет сравнительный метод, применяемый прежде всего для объединения фитоценозов в классификационные единицы разных категорий, что необходимо для обозримости материала, для оценки (в т.ч. хозяйственной) территории, её геоботанического районирования и картирования. Сравнительный метод необходим также и при исследованиях, проводимых в рамках концепции непрерывности растительного покрова.

Широкое применение статистических методов приблизило геоботанику к математическому моделированию, которое однако ещё не получило широкого распространения в данной науке, но должно сыграть существенную роль в разработке способов управления фитоценозами с кибернетических позиций.

1.3. Этапы становления и развития геоботаники как науки

В истории геоботаники можно выделить 3 этапа.

В течение *первого этапа* – с конца 18 в. до конца 19 в. – вырабатывалось понятие о фитоценозах как особых природных объектах, и накапливались первоначальные сведения об их строении, связях со средой и разнообразии. К самому началу 19 в. относятся высказывания немецкого натуралиста А. Гумбольдта о растительном покрове как особом элементе природы. Несколько позже швейцарский ботаник О. Декандоль высказал важные положения о борьбе за существование у растений и о влиянии растений друг на друга. Эти представления в более развитой форме впоследствии вошли в определение понятия фитоценоза.

Существенной основой геоботаники в этот период стали результаты изучения лугов и лесов, имевшие практическую направленность. 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.

На *втором этапе* (конец 19 в. – начало 20 в.) ведущее место в геоботанике принадлежало разработке методов описания фитоценозов и основ их классификации. К этому периоду относится определение 3-м Международным ботаническим конгрессом (Брюссель, 1910 г.) определение ассоциации как основной классификационной единицы растительного покрова, уточнение определения признаков фитоценозов, разработка методов их изучения, попытки использовать данные измерения, наконец, первые опыты применения к изучению фитоценозов статистического метода.

В это время в геоботанике интенсивно разрабатывается учение о взаимоотношениях фитоценозов и среды, о причинах и направленности сукцессий, о коренных изменениях растительного покрова в связи с изменениями климата, в частности в связи с оледенениями в Северном полушарии. Для этого этапа развития геоботаники характерно возникновение и развитие нескольких геоботанических школ, существующих и ныне: русской, француско-швейцарской, англо-американской и скандинавской. Каждая из них отличается преимущественной разработкой тех или иных проблем геоботаники и трактовкой основных единиц растительности, особым подходом к классификации фитоценозов.

В этот период 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. Ж. Турман подчеркивает различие между флорой и растительностью как двумя объектами ботанических и ботанико-географических исследований. 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.

В работах Р. Хульта впервые подробно описаны смены растительности от первых стадий заселения голого субстрата до формирования сложившихся сообществ. Р. Хульт по сути положили начало учению о сукцессиях. Х. фон Пост первым выделяет разноступенчатые растительные сообщества и одним из первых применяет при анализе растительности точную методику на ограниченных пробных площадях. И.К. Борщов и Ф.И. Рупрехт показывают, что растительность зависит не только от климата, но и от почвенного состава.

Однако, следует отметить, что в этот период еще не разработано общепринятой терминологии, многие сходные 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 этап развития геоботаники начинается с 30-х гг. 20 в., когда критерием отличия фитоценоза от нескольких совместно произрастающих растений признано взаимодействие растений, составляющих фитоценоз. Была разработана первая классификация форм влияния растений друг на друга (В.Н. Сукачев, 1956). Наряду с традиционной борьбой за свет изучаются различные формы корневой конкуренции, аллелопатия и т.д.

Благодаря трудам советского геоботаника Т.А. Работнова, население каждого вида в составе фитоценоза всё чаще рассматривают как популяцию, состояние и перспективы существования которой в данном ценозе в значительной мере определяются её возрастным составом. Растительный ценоз рассматривается как сложная система, выполняющая функцию планетарного масштаба. Эта функция состоит в более полной, чем доступно одновидовой популяции, аккумуляции солнечной энергии и в обеспечении многократного использования элементов минерального питания в круговороте веществ на Земле. В связи с этим оказалось необходимым изучение взаимозависимости растений друг с другом, а также с животными и микроорганизмами, населяющими фитоценоз, и исследования взаимодействий биоценоза со средой его жизни.

На *современном этапе* развития геоботаники широкое распространение, особенно за рубежом, получило учение о растительном покрове как о непрерывном целом континууме. Для современной геоботаники характерно развитие геоботанического картографирования обширных территорий. Основополагающую роль в этом сыграли работы, начатые в 20-х гг. 20 в. под руководством Н.И. Кузнецова.

1.4. Геоботанические исследования на территории Беларуси

Геоботанические исследования проводились и на территории Беларуси. И.К. Пачоский, работая в Беловеже, публикует несколько десятков теоретических статей, а также продолжает начатое еще в 90-х гг. XIX в. изучение растительности Полесья. Результатом проведенного им детального изучения лесов Беловежской пуши является классификация и подробный анализ лесов, болот и лугов этого массива. 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 другие.

С. Кульчинский в течение длительного времени изучал полесские болота и результаты своих исследований в 1939-1940 гг. изложил в двухтомной монографии "Torfowiska Polesia".

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. Полученные данные позволили дать общую характеристику лесной растительности республики. И.Д. Юркевичем проведена единая классификация типов леса (1972), а также дан географический анализ и разработан вариант лесорастительного районирования 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. Так, З.Н. Денисовым изучались особенности образования болот, а также вопросы организации лугового хозяйства на торфяных почвах. А.П. Пидопличко была дана подробная характеристика торфяных месторождений Беларуси. Особенности строения,

функционирования, происхождение и хозяйственное использование лесов на болотах подробно исследовались Л.П. Смоляком.

Луга были предметом изучения многих исследователей растительного покрова нашей республики. Пойменные луга долин рек Днепра, Сожа и Припяти изучались И.П. Яновичем, междуречья Днепра и Припяти – П.Н. Санько, поймы Случи – И.И. Ясинским, Горыни – Г.А. Ким, Немана – Н.А. Буртыс. Л.М. Сапегин в течение многих лет исследует структуру и изменчивость луговых фитоценозов юго-восточных районов Беларуси.

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

В настоящее время, исходя из потребностей сельского и лесного хозяйства, продолжают исследования по унификации единиц классификации различных типов растительности и переводе их в хозяйственные типологические единицы. Проводятся исследования по изучению природной динамики растительных сообществ, их изменения под влиянием человека, для чего осуществляются мониторинговые исследования различных типов растительности.

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. Сапегиним, общая классификация природной травянистой растительности нашей республики выполнена И.М. Степановичем. Первые шаги делаются во флористической классификации лесной, болотной и прибрежно-водной растительности.

1.5. Понятие флора и растительность

Флора – исторически сложившаяся в определенном географическом пространстве или произраставшая в прошлые геологические эпохи совокупность видов растений. Флора объединяет все виды растений данной территории независимо от частных условий их произрастания и вхождения в состав тех или иных растительных сообществ. В нее включают цветковые, голо-семенные растения, папоротники, хвощи, плауны, мхи, грибы, лишайники, микроорганизмы и растения, случайно занесенные и культивируемые человеком. В соответствии с этим различают флору цветковых растений, папоротников и т.д. Не корректно называть флорой совокупность видов растений отдельного лесного массива, болота, луга.

Растительность – совокупность растительных сообществ (фитоценозов), произрастающих или произраставших на определенной территории или акватории. В отличие от флоры растительность характеризуется не видовым составом, а определенным сочетанием растений (сообществами), их численностью и взаимоотношениями. На различие понятий «флора» и «растительность» впервые обратил внимание швейцарский фитогеограф И.Турман (1949).

В геоботанике очень часто приходится встречаться с трудностью разграничения фитоценозов, располагающихся по соседству друг с другом. Между ними могут быть самые постепенные переходы, но в центральных частях своих участков они могут отчетливо различаться между собою, так что мы без труда относим их к разным типам фитоценозов. Однако бывает и так, что и в центральных частях своих участков фитоценозы не очень резко отличаются друг от друга, хотя, поскольку мы называем их разными фитоценозами, а не одним фитоценозом, то мы уже этим самым принимаем существование между ними различий, хотя бы и не больших. Поэтому, говоря о так называемом континууме растительности, т.е. о постепенных переходах между сообществами, или, другими словами, о непрерывности растительного покрова, мы этим самым подразумеваем и его противоположную черту, т.е. дискретность или прерывистость. В геоботанике приходится считаться с тем, что в растительном покрове всегда и в любом месте есть и черты непрерывности, т.е. континуума, и черты прерывистости, т.е. дискретности. Другими словами, континуум и дискретность представляют не что иное, как противоположности, всегда находящиеся в единстве.

К основным типам растительности можно отнести: леса, луга, степи, пустоши, болотную растительность, водную растительность, пустыни, тундру, скальную растительность, растительность каменных россыпей и осыпей, саванны, мангровые заросли и т.д.

Типы растительности очень хорошо различит даже не ботаник, но тем не менее между ними всегда бывают выражены постепенные переходы. Переходы от леса к лугу и от леса к степи имеют характер редколесий, где деревья разбросаны поодиночке или небольшими группами, а под ними бывают развиты заросли кустарников. В эти заросли по прогалинам проникают луговые или же степные растения. Очень распространены переходы от лесов к болотам. Это в различной степени заболоченные леса и заболоченные редколесья. Постепенные, очень плавные переходы имеются между луговым и степным типами растительности. Недаром среди геоботаников прижилось такое понятие, как остепненный луг.

Единство противоположностей – континуума и дискретности – не следует понимать так, что они всегда проявляют себя в равной мере. Иногда более заметным бывает континуум, иногда дискретность, но всегда эти два качества бывают налицо.

Следует также иметь в виду, что континуум и дискретность проявляются в растительном покрове не только в пространстве, но и во времени: в сезонных изменениях, в многолетних колебаниях или флуктуациях и в разного рода сменах растительных сообществ, которые могут быть или более постепенными (преобладание континуума) или более резкими (преобладание дискретности) или такими, в которых непрерывность и прерывистость выражены более или менее одинаково.

1.6. Растительный покров

Особи комбинируются в видовые популяции, поэтому растительный покров можно определить и как совокупность популяций видов растений, населяющих сушу и акваторию. Вместе с тем особи комбинируются в экобиоморфы. Отсюда возможность определения растительного покрова как совокупности экобиоморфов растений. Комбинирование особей в фитоценозы и ассоциации позволяет определять растительный покров как совокупность фитоценозов и их ассоциаций.

В настоящее время практически повсеместно преобладает взгляд на растительный покров, как на континуум, однако считается, что в различных экологических условиях степень континуальности может быть различна: она повышается в степях, в условиях лугов, рудеральных сообществ, тундры и т.п. и понижается в бореальных, суббореальных и субтропических лесах.

В последние годы растительный покров рассматривается некоторыми геоботаниками как совокупность особей зеленых автотрофных растений, населяющих сушу и акваторию нашей планеты. Это функциональный блок биотического покрова Земли, накапливающий в биосфере световую энергию в форме энергии химических связей продуктов фотосинтеза, потребляющий из атмосферы и гидросферы углекислый газ и обогащающий атмосферу и гидросферу кислородом. Зелеными растениями в биологический цикл превращений из внешней среды (из почвенных растворов для сухопутных организмов и из воды для водных организмов) захватываются и элементы минерального питания. В связи с этим растительный покров – это начало биологического круговорота, его автотрофная стадия.

Вместе с тем растительный покров рассматривается как некоторая структура, или упорядоченное разнообразие. Эта структура не является ни совершенно случайной, ни чрезвычайно жесткой и определенной. Регулярность этой структуры носит сложный многоуровневый характер типа иерархического ансамбля состояний.

При таком подходе, построения теории организации растительного покрова, современные геоботаники следуют нескольким основным принципам:

– выделение элементарных составляющих объекта исследования (такими составляющими служат особи);

- свойства объекта исследования не сводятся только к свойствам его элементарной составляющей (такими свойствами растительного покрова являются конкуренция между своими компонентами, континуальность, многоаспектность организации и др.);
- дискретность элементарных составляющих в пространстве и времени;
- упорядоченность элементарных составляющих в пространстве бинарных отношений (принцип неравномерности сходства – различия). В соответствии с этим принципом особи делятся на виды, экобиоморфы и другие категории;
- комбинаторный принцип, или ассоциативность объединений элементарных составляющих;
- интерпретируемость комбинаций элементарных составляющих (объединения особей интерпретируются как видовые популяции, экобиоморфы, ценоэлементы, фитоценозы и т.д.);
- многоуровневость регулярной структуры, или ее иерархичность, предполагающая наличие между комбинациями элементарных составляющих отношений включения (объединение особей в виды, видов в роды, родов в семейства и т.д.);
- многоаспектность бинарных отношений элементарных составляющих (это могут быть отношения генетического родства, отношения пространственной смежности или близости произрастания, отношения сходства адаптивных морфологических признаков и т.д.);
- стохастичность структуры (проявляется в некоторой неопределенности распределения элементарных составляющих (особей) по структурным категориям).

Такое принятое определение растительного покрова некоторыми современными геоэботаниками, хотя и не совпадает со многими классическими определениями этого явления (Ярошенко, 1961; Трасс, 1976; Норин, 1979; Василевич, 1983; и др.), тем не менее, в принципе не противоречит им.

1.7. Представление о фитоценозе

Фитоценоз – это элементарный участок растительности, для которого характерно: относительная однородность по внешнему облику, видовому составу, строению и структуре, относительно одинаковая система взаимоотношений между популяциями видов растений и средой обитания, и который может существовать самостоятельно вне данного окружения.

Фитоценоз – это частный, конкретный, уникальный случай растительного сообщества, его элементарная форма, далее не делимая без потери своих свойств. По сути, фитоценоз – совокупность популяций видов растений, которые связаны с условиями среды и между собой в границах более или менее однородного по экологическим режимам участка территории или акватории. Фитоценоз является частью биогеоценоза, его основным энергетическим блоком, аккумулятирующим солнечную энергию.

Фитоценоз является центральным компонентом биогеоценоза, т.к. определяет границы биогеоценоза и является главным аккумулятором энергии и вещества в биосфере Земли.

Свойства фитоценоза:

- континуум – свойство фитоценозов постепенно переходить друг в друга, сменять друг друга во времени и пространстве;
- фитоценоз является материальной системой;
- фитоценоз – динамичная система, которая изменяется во времени и пространстве;
- фитоценоз – сложная система, для которой характерна вертикальная и горизонтальная неоднородность.

Фитоценозам присуща эмергентность – степень несводимости свойств сложной системы (фитоценоза) к свойствам отдельных ее элементов (популяций видов растений, входящих в данный фитоценоз). У разных сообществ разный уровень эмергентности: у разомкнутых сообществ аридных зон (пустынь) он приближается к нулю, и сообщество можно рассматривать как простую сумму популяций; у сомкнутых фитоценозов с интенсивной конкуренцией и дифференциацией ниш – эмергентность повышается.

Фитоценозам присуще адекватное поведение (реакция), стратегия которого направлена на выживание, оптимальное размещение популяций видов растений во времени и пространстве с целью максимального использования ресурсов окружающей среды.

Фитоценозам присуща относительная устойчивость к неблагоприятным условиям среды, которая реализуется за счет выработки адекватных адаптаций популяций видов растений, слагающих конкретный фитоценоз.

Таким образом, фитоценоз – форма совместного существования растений на определенной территории или акватории. Содержанием этой формы являются сложные биоценотические взаимоотношения, которые связывают между собой все компоненты фитоценоза (в широком смысле, биоценоза) в единую, развивающуюся в пространстве и во времени, саморегулирующуюся систему, все звенья которой воздействуют друг на друга и в значительной мере друг друга обуславливают.

1.8. Формирование ареалов растений и образование флор

Распространение отдельных видов растений подчиняется определенным закономерностям. Одни виды поселяются во влажных и болотистых местах, другие могут жить в пустыне; одни выдерживают зиму только в субтропиках, а другие не погибают под толстым снежным покровом в северных районах. Территория, занимаемая тем или иным видом дикорастущих растений, называется ареалом и иногда имеет довольно четкие границы. Так что для каждого вида можно очертить этот ареал на географической карте.

Необходимо отметить, что в пределах своего распространения отдельные виды растений часто очень неравномерно распределены. В какой-то части своего ареала из-за определенных благоприятных условий (климатических, почвенных и др.) данный вид растения встречается часто и обильно, а в других районах, обычно ближе к границам ареала, с трудом можно найти несколько экземпляров, да и то очень редко. В связи с этим, известный ботаник В.Б. Куваев предложил всю территорию, где произрастает растение, называть «голоареалом», а ту его часть, где оно встречается в изобилии, обозначить термином «ценоареал», подчеркивая этим названием его главенствующую роль в растительных группировках – ценозах – на этой территории.

Карты ареалов убедительно показывают, что закономерность в расселении растений зависит не только от климата, почв и рельефа, но и от определенных растительных группировок. Растения образуют сообщества из определенных видов, приспособившихся к условиям внешней среды и к сосуществованию друг с другом.

Еще одна причина, обусловившая современные границы ареалов растений, связана с геологической историей Земли, с ледниковым периодом или изменением площади суши и морей. Надвигавшиеся ледники уничтожали первобытную растительность. После их отступления растительность постепенно снова занимала освободившиеся ото льда пространства. Ледники не раз наступали и отступали, поэтому на территориях, где было оледенение, многие растения вымерли, а сохранившаяся флора часто имеет очень обедненный видовой состав. На тех территориях, куда ледники не доходили, остался целый ряд так называемых реликтовых растений, появившихся в доледниковый период, потомки которых не вымерли и развиваются поныне. Например, только в Приморье и в соседних Китае и Корее растут знаменитый женьшень, маньчжурская аралия, лимонник и ряд других растений, сохранившихся от далекого прошлого.

Важным современным фактором распространения растений является деятельность человека. Давно сведены и превращены в пашни большие участки леса, значительные пространства степей заняты посевами. Дикая растительность уступила место культивируемым растениям, что изменило облик больших территорий.

Таким образом, *ареал* – это сочетание видовых требований с определённой суммой экологических условий на обширной территории или акватории. Однако эта эколого-географическая сопряжённость видов осложняется изменениями физико-географических условий в прошлом – климата, формы земной поверхности и пр. Поэтому ареал вида является суммированным эффектом современных и предшествовавших условий. В результате, в географи-

ческом распределении видов и их комплексов (флор) наблюдается ряд неравномерностей и свои закономерности.

Для большинства видов ареал является географически *сплошным* (то есть таксон встречается на его протяжении более или менее равномерно, без явных обширных пробелов). Но у многих видов ареал *разорван* (дизъюнктивен), часто из-за глобальных естественных процессов, коренным образом поменявших условия среды в отдельных местах их исходного обитания.

Границы ареала могут быть постоянными и подвижными, которые в свою очередь делятся на расширяющиеся (прогрессивные), сужающиеся (регрессивные) и пульсирующие.

Постоянные границы ареала имеют место, когда вид или род достиг естественных границ своего распространения и его дальнейшее расселение невозможно. Они могут быть климатическими, эдафическими, конкурентными. За пределами постоянных границ климатические и эдафические условия неблагоприятны для существования организмов какой-либо таксономической принадлежности, тогда как конкурентные границы связаны с присутствием конкурентных видов.

Подвижные расширяющиеся границы ареала имеют место, если вид не достиг своих естественных границ.

Подвижные сужающиеся границы ареала существуют лишь в пределах территорий, на которых организмы определенной таксономической категории не обеспечены ресурсами для жизнедеятельности.

Подвижные пульсирующие границы ареала связаны с изменением климатических и других природных условий на его границах.

С ареалами видов тесно связано понятие видовой насыщенности флор, т.к. флоры разных территорий значительно различаются по числу слагающих их видов. Это связано, прежде всего, с размером территории. Чем она больше, тем, как правило, больше и число видов. Сравнивая приблизительно одинаковые по величине части суши по количеству видов произрастающих на них растений, выявляют *флоры бедные* и *флоры богатые*.

Наиболее богаты видами флоры тропических стран, по мере удаления от экваториальной области число видов быстро уменьшается. Самой богатой является флора Юго-Восточной Азии – более 45 тыс. видов растений. На втором месте по богатству стоит флора тропической Америки (бассейн Амазонки с Бразилией) – около 40 тыс. видов. Флора Арктики – одна из самых бедных, в ней насчитывается немногим более 600 видов, флора пустыни Сахара еще беднее – около 500 видов.

Богатство флоры определяется также разнообразием природных условий в пределах территории. Чем разнообразнее условия среды, тем больше возможностей для существования различных растений, тем богаче флора. Поэтому флоры горных систем, как правило, богаче равнинных флор. Так, флора Кавказа насчитывает более 6000 видов, а на обширной равнине средней полосы европейской части России встречается лишь около 2300 видов.

Богатство флоры может быть обусловлено и историческими причинами. Более древние флоры, возраст которых измеряется многими миллионами лет, как правило, особенно богаты видами. Здесь могли сохраниться растения, вымершие в других областях вследствие изменения климата, оледенений и т.д. Такие древние флоры находятся, например, на Дальнем Востоке и в Западном Закавказье. Молодые флоры, сформировавшиеся относительно недавно, значительно беднее видами.

Между флорами разных территорий наблюдаются существенные различия по систематическому составу. В странах умеренного климата во флоре, как правило, преобладают растения семейств сложноцветных, бобовых, розоцветных, мятликовых, осоковых и крестоцветных. В засушливых областях очень обычны различные представители маревых. Тропические флоры богаты представителями орхидных, молочайных, мареновых, бобовых, мятликовых. В саваннах и степях на первое место выступают мятликовые.

Среди растений, образующих флору, можно выделить группы видов со сходными ареалами. Такие группы видов получили название *географических элементов* флоры.

Для флоры Беларуси наиболее обычны следующие географические элементы:

1. *Арктические* элементы – виды, ареалы которых расположены в безлесной арктической тундре, например некоторые лишайники и мхи. Некоторые из этих растений встречаются, главным образом, на болотах. В этом случае говорят о *субарктических* элементах, например морошка (*Rubus chamaemorus*) и береза карликовая (*Betula nana*).

2. *Бореальные* элементы – являются компонентами обширной зоны хвойных лесов (тайги), протянувшейся через всю Северную Европу и Сибирь. Характерными примерами бореальных видов являются ель сибирская (*Picea obovata*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), лиственница северная (*Linnaea borealis*) и др.

3. *Среднеевропейские (неморальные)* элементы – виды, характерные для зоны широколиственных лесов Средней Европы, например дуб обыкновенный (*Quercus robur*), копытень европейский (*Asarum europaeum*) и др.

4. *Понтические* элементы – виды, ареалы которых связаны со степной зоной Евразии, например адонис весенний (*Adonis vernalis*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*) и др.

5. *Средиземноморские* элементы – виды, ареалы которых охватывают присредиземноморские и причерноморские страны, например земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne*), самшит (виды рода *Buxus*) и др.

6. *Туранско-центральноазиатские* элементы – виды, ареалы которых преимущественно ограничены пустынными и полупустынными районами Средней и Центральной Азии, например многие виды полыни (*Artemisia*), облепиха (*Hippophae rhamnoides*) и др.

7. *Маньчжурские* элементы – виды, ареалы которых включают Маньчжурию и Дальний Восток, например маньчжурский орех (*Juglans mandshurica*), амурский бархат (*Phellodendron amurense*).

В состав флоры того или иного района могут входить растения, различные по своему происхождению. При генетическом анализе флоры все ее элементы делят на *автохтонные* (виды, возникшие на данной территории) и *аллохтонные* – виды, первоначально появившиеся за пределами территории флоры и проникшие туда в результате последующего расселения (миграции).

Процесс формирования флор (флорогенез) сложен, и в разных случаях он протекает по-разному. Если климат какой-либо территории резко изменяется, одна флора сменяет другую. Часть видов прежней флоры погибает, часть переселяется в другие районы, некоторые приспосабливаются к новым условиям и остаются. Вместе с тем появляется много растений из других областей, хорошо приспособленных к изменившейся природной обстановке. Если эти пришлые виды составляют основу новой флоры, такая флора носит миграционный характер. Типичной миграционной флорой является флора Арктики и большинства равнинных районов Евразии, подвергшихся в четвертичном периоде оледенению. Здесь растительный покров был полностью уничтожен, и формирование флоры шло исключительно за счет переселения растений с соседних территорий.

Наряду с этим в тропических и отчасти в субтропических широтах имеются территории, не испытавшие существенных геологических и климатических изменений на протяжении сотни миллионов лет. По происхождению большинства слагающих их видов такие флоры являются автохтонными. Они считаются древними флорами, так как их современный состав сложился очень давно и с тех пор существенно не изменялся. В систематическом отношении автохтонные флоры отличаются большой целостностью.

Миграционные флоры, напротив, обычно являются молодыми и разнородными в систематическом отношении. Например, флора Кергеленских островов, лежащих уединенно в Южном полушарии, включает 25 видов, относящихся к 18 родам и 11 семействам.

Одна из важных особенностей любой флоры – присутствие эндемичных и реликтовых растений.

Присутствие во флоре в значительном количестве *эндемичных видов* указывает на ее древность. Это – свидетельство того, что данная флора длительное время развивалась изолированно от остального растительного мира. Особенно богаты эндемичными видами флоры древних островов. Так, на Гавайских островах указывается 82% эндемиков, во флоре Новой Зеландии

дии – 80%, на Мадагаскаре – 66%. Такие флоры выделяют в категорию эндемичных. Из материковых флор самой эндемичной является флора Австралии, в которой около 75% видов являются эндемиками.

Количеством эндемиков определяется своеобразие, самобытность флоры. Степень эндемизма зависит от степени изолированности территории, от наличия преград, затрудняющих расселение растений и обмен видами между смежными областями, как в современную эпоху, так и в прошлом.

Под *реликтами* подразумеваются виды, входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох. Присутствие реликтов в какой-либо флоре также указывает на ее древность. Вместе с тем, это свидетельство того, что климат соответствующей территории сравнительно мало изменялся на протяжении всего периода существования реликтовых растений. О том, что то или иное растение относится к реликтам, судят, прежде всего, по палеоботаническим данным.

Различают реликты разного возраста, сохранившиеся с тех или иных периодов геологической истории. Древнейшие реликты во флоре земного шара датируются *мезозойской эрой*. К таким реликтам относится, например, гинкго (*Ginkgo biloba*), а также секвойя (*Sequoia sempervirens*) и мамонтово дерево (*Sequoiadendron giganteum*). Это так называемые систематические реликты, единственные представители родов, семейств или даже классов, дожившие до наших дней.

Более многочисленны *реликты третичного периода*, возраст которых значительно меньше. В третичное время, отличавшееся теплым климатом, эти растения были широко распространены по территории земного шара (в особенности в Евразии и Северной Америке). Позднее, при наступлении ледника и общем похолодании климата, теплолюбивые представители третичной флоры во многих районах погибли. Уцелели они только в отдельных убежищах (рефугиумах), где климат изменился сравнительно мало.

Главнейшие рефугиумы третичной флоры Северного полушария находятся на юго-востоке Северной Америки, в Японии и Китае. На территории Северной Америки сохранились такие третичные реликты, как тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipiferum*), болотный кипарис (*Taxodium*), некоторые магнолии (*Magnolia*) и многие другие растения. Очень богат третичными реликтами японо-китайский рефугиум (различные виды дуба, бука, каштана, магнолий и т.д.). Довольно много третичных реликтов и в рефугиуме на Дальнем Востоке. Среди них можно назвать женьшень (*Panax ginseng*), водное растение бразению (*Brasenia schreberi*), лотос (*Nelumbo komarovii*) и др.

Во флоре Беларуси также есть реликты третичного периода: липа (*Tilia cordata*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), подмаренник душистый (*Galium odoratum*) и др.

Еще меньший возраст имеют *реликты ледникового периода*, или *гляциальные реликты*. Эти сравнительно холодостойкие растения пережили оледенение на территориях, которые не были покрыты ледником, но располагались неподалеку от него. После того, как ледник отступил, они остались на своем прежнем месте. В качестве примера таких реликтов можно назвать багульник (*Ledum palustre*), клюкву (*Oxycoccus*), бруснику (*Vaccinium vitis-idaea*), которые и сейчас растут на болотах.

Самыми молодыми являются *последледниковые реликты*, или *реликты ксеротермического периода*. В этот теплый и сухой период последледниковья южные растения, в особенности степные, проникали далеко на север. Когда же вновь наступило похолодание климата, растения стали в массе отступать к югу. Однако кое-где они все же сохранились до настоящего времени даже далеко на севере. Таковы, например, некоторые степные растения, встречающиеся на территории Прибалтики, под Санкт-Петербургом, в ряде северных областей европейской части России, в Беларуси и других районах.

В современную эпоху очень велико воздействие на флору человека и его хозяйственной деятельности. Год от года размеры территорий, где уничтожен естественный растительный покров, все возрастают. Вследствие сокращения площадей, занятых естественной растительно-

стью, резко уменьшаются возможности произрастания многих дикорастущих видов растений, сужается круг пригодных для их жизни местообитаний. Огромное влияние на состав флоры оказывают проводимые на больших площадях распахка земель, вырубка лесов, выпас скота, массовый туризм, сбор цветов, лекарственных растений и т.п. Все эти формы деятельности человека приводят к уменьшению численности отдельных видов вплоть до их полного исчезновения. Некоторые растения оказались на грани полного уничтожения, на всей площади их ареала в пределах Беларуси и занесены в Красную книгу.

Вместе с тем, деятельность человека вызывает появление в составе флоры новых растений, совершенно несвойственных прежде той или иной местности. Это *заносные*, или *адвентивные*, виды. Они широко распространяются вдоль шоссейных и особенно железных дорог, по окраинам полей, в населенных пунктах и на других нарушенных местообитаниях, связанных с деятельностью человека. Семена подобных растений заносятся случайно и подчас издалека, даже с других континентов. Так произошло, например, с ромашкой пахучей (*Chamomilla suaveolens*), попавшей в свое время в Беларусь из Северной Америки. Это растение у нас сейчас очень широко распространилось, но встречается почти исключительно на нарушенных местообитаниях. В последние десятилетия сильно обогащается адвентивными растениями флора крупных городов.

Местная флора пополняется также благодаря тому, что человек специально культивирует полезные (пищевые, декоративные) растения из других, нередко очень отдаленных районов земного шара. Большинство этих растений может существовать только в культуре, но некоторые из них дичают и внедряются в местную флору.

Лекция 2.

ВЛИЯНИЕ ВАЖНЕЙШИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОРФОГЕНЕЗ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ И ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

2.1. Факторы среды, определяющие жизнь растений

Экологическими факторами внешней среды называются определенные свойства среды обитания, оказывающие влияние на живой организм, в частности, растение. Те элементы среды, которые индифферентны по отношению к живым организмам, не рассматривают как экологические факторы, например, инертный газ.

Все живые организмы неразрывно прямо или косвенно взаимосвязаны с окружающим пространством. Экологические факторы очень широко варьируют в пространстве и времени. Поэтому растения постоянно приспосабливаются к условиям среды и регулируют работу систем внутренних органов в соответствии со значениями конкретных экологических факторов. Но не все экологические факторы имеют равноценное значение в жизнедеятельности определенного вида растений.

Так, для большинства растений-автотрофов *интенсивность освещения* по значимости стоит на первом месте, тогда как для бесхлорофилльных растений-паразитов свет практически не влияет на скорость протекания обменных процессов. При этом каждый вид растений может существовать только при совокупности экологических факторов с определенной интенсивностью действия в соответствующем диапазоне величин. Так, для прорастания семян арбуза или кукурузы необходима температура +20–25 °С, а укропа – +8–12 °С.

Вода также важный экологический фактор. Существуют влаголюбивые или засухоустойчивые растения. Чем больше интенсивность действия какого-либо экологического фактора будет отклоняться от благоприятного значения, тем больше угнетается жизнедеятельность организма. Оптимальная интенсивность действия определенного экологического фактора – наиболее благоприятная для поддержания процессов жизнедеятельности растений каждого конкретного вида.

Воздействие экологических факторов среды можно расценить как действие раздражителей, лимитирующих факторов и модификаторов. Раздражители обуславливают адаптивные из-

менения физиологических процессов растения. Лимитирующие факторы создают невозможные условия существования данного вида растения в определенной среде. Модификаторы провоцируют морфологические и физиологические трансформации организмов растений.

Природно-экологические факторы динамичны, непостоянны, поэтому растения подвергаются воздействию их режимов, то есть последовательности изменений за определенный временной промежуток. Следует отметить, что растения, приспособившись к жизни в конкретных условиях, сами в процессе жизнедеятельности преобразуют среду своего обитания и впоследствии обеспечивают постоянство условий среды. К примеру, леса поддерживают влажность грунта и обеспечивают ему защиту от разрушения, а растительность болот увлажняет воздух и способствует накоплению воды, которая питает небольшие реки и ручьи. Также важно то, что жизнедеятельность растений обеспечивает постоянство газового состава атмосферного воздуха.

2.2. Классификация экологических факторов и их воздействие на растения

По природе происхождения экологические факторы делят на: *абиотические* (факторы неживой природы), *биотические* (факторы живой природы) и *антропогенные* (деятельность человека).

К абиотическим факторам относят: *климатические* (температура, давление воздуха, влажность), *химические* (концентрация солей в воде, кислотность, газовый состав воздуха), *физические* (солнечная радиация, магнитные поля, теплопроводность), *орографические* (рельеф местности, высота над уровнем моря), *эдафические* (состав почвы, её воздухопроницаемость, кислотность).

Биотические факторы обусловлены деятельностью живых организмов. Это *фитогенные* факторы, возникающие благодаря влиянию растений, *зоогенные* – животных, *микробиогенные* – микроорганизмов, *микогенные* – грибов.

Антропогенные экологические факторы условно делятся на группы: *физические*, *химические*, *социальные* и *биологические*. К физическим антропогенным факторам относят воздействие на растительный мир вибрации, использования атомной энергии. Химические факторы – это применение ядохимикатов и минеральных удобрений, загрязнение промышленными отходами и выхлопными газами. Социально-экологические факторы обусловлены отношением людей к окружающему миру растений. Биологические антропогенные факторы включают продукты питания человека, микроорганизмы, средой обитания которых является непосредственно человек.

Факторы среды воздействуют на организм не по отдельности, а в комплексе. Соответственно, любая реакция организма является многофакторно обусловленной. При этом интегральное влияние факторов не равно сумме влияний отдельных факторов, так как между ними происходят различного рода взаимодействия, которые можно подразделить на четыре основных типа:

Монодоминантность – один из факторов подавляет действие остальных и его величина имеет определяющее значение для организма. Так, полное отсутствие, либо нахождение в почве элементов минерального питания в резком недостатке или избытке препятствуют нормальному усвоению растениями прочих элементов.

Синергизм – взаимное усиление нескольких факторов, обусловленное положительной обратной связью. Например, влажность почвы, содержание в ней нитратов и освещённость при улучшении обеспечения любым из них повышают эффект воздействия двух других.

Антагонизм – взаимное гашение нескольких факторов, обусловленное обратной отрицательной связью. Увеличение популяции способствует уменьшению пищевых ресурсов и популяция сокращается.

Провокационность – сочетание положительных и отрицательных для организма воздействий, при этом влияние вторых усилено влиянием первых. Так, чем раньше наступает оттепель, тем сильнее растения страдают от последующих заморозков.

Влияние факторов также зависит от природы и текущего состояния организма. Поэтому они оказывают неодинаковое воздействие, как на разные виды, так и на один организм на разных этапах онтогенеза: низкая влажность губительна для гидрофитов, но безвредна для ксеро-

фитов; низкие температуры без вреда переносятся взрослыми хвойными умеренного пояса, но опасны для молодых растений.

Факторы могут частично замещать друг друга: при ослаблении освещённости интенсивность фотосинтеза не изменится, если увеличить концентрацию углекислого газа в воздухе, что обычно и происходит в теплицах.

Результат воздействия факторов зависит от продолжительности и повторяемости действия их экстремальных значений на протяжении всей жизни организма и его потомков. Непродолжительные воздействия могут и не иметь никаких последствий, тогда как продолжительные через механизм естественного отбора ведут к качественным изменениям.

Организмам, особенно ведущим прикрепленный, как растения, или малоподвижный образ жизни, свойственна пластичность – способность существовать в более или менее широких диапазонах значений экологических факторов. Однако при различных значениях фактора организм ведёт себя неодинаково. Соответственно выделяют такое его значение, при котором организм будет находиться в наиболее комфортном состоянии – быстро расти, размножаться, проявлять конкурентные способности. По мере увеличения или уменьшения значения фактора относительно наиболее благоприятного, организм начинает испытывать угнетение, что проявляется в ослаблении его жизненных функций и при экстремальных значениях фактора может привести к гибели.

Графически подобная реакция организма на изменение значений фактора изображается в виде кривой жизнедеятельности (экологической кривой), при анализе которой можно выделить некоторые точки и зоны (рис.2):

- точки минимума и максимума – крайние значения фактора, при которых возможна жизнедеятельность организма;
- точка оптимума – наиболее благоприятное значение фактора;
- зона оптимума – ограничивает диапазон наиболее благоприятных значений фактора;
- зоны пессимума (верхнего и нижнего) – диапазоны значений фактора, в которых организм испытывает сильное угнетение;
- зона жизнедеятельности – диапазон значений фактора, в котором он активно проявляет свои жизненные функции;
- зоны покоя (верхнего и нижнего) – крайне неблагоприятные значения фактора, при которых организм остаётся живым, но переходит в состояние покоя;
- зона жизни – диапазон значений фактора, в котором организм остаётся живым.



Рисунок 2. – Зависимость результата действия экологического фактора от его интенсивности

За границами зоны жизни располагаются летальные значения фактора, при которых организм не способен существовать.

Изменения, происходящие с организмом в пределах диапазона пластичности, всегда являются фенотипическими, при этом в генотипе кодируется лишь мера возможных изменений – норма реакции, которая и определяет степень пластичности организма.

На основе индивидуальной кривой жизнедеятельности можно прогнозировать и видовую. Однако так как вид представляет собой сложную надорганизменную систему, состоящую из множества популяций, расселённых по различным местообитаниям с неодинаковыми условиями среды, при оценке его экологии пользуются обобщёнными данными не по отдельным особям, а по целым популяциям. На градиенте фактора откладываются обобщённые классы его значений, представляющие определённые типы местообитаний, а в качестве экологических реакций чаще всего рассматриваются обилие или частота встречаемости вида. При этом следует говорить уже не о кривой жизнедеятельности, а о кривой распределения обилий или частот.

2.3. Экологические группы растений

Экологическая группа – совокупность видов, характеризующаяся сходными потребностями в величине какого-либо экологического фактора и возникшими в результате его воздействия в процессе эволюции сходными анатомо-морфологическими и иными признаками, закрепившимися в генотипе.

Экологические группы выделяются по отношению организмов к одному фактору среды (влаги, температура, свет, химические свойства среды обитания и т.п.). Однако границы между ними условны, и имеет место плавный переход от одной экогруппы к другой, что обусловлено экологической индивидуальностью каждого вида.

Абиотические факторы

Световой режим оказывает прямое влияние, в первую очередь, на растения. По отношению к освещённости выделяют следующие экологические группы растений:

- *гелиофиты* – светлюбивые растения (растения открытых пространств, постоянно хорошо освещаемых местообитаний). Характерные адаптации: укороченные междоузлия, сильное ветвление, листья мелкие или с рассеченной пластинкой, хорошо развиты покровные и механические ткани, часто развито опушение, часто имеется восковой налет, палисадная хлоренхима многослойная, хлоропластов много, но они мелкие;

- *сциофиты* – тенелюбивые растения, которые плохо переносят интенсивное освещение (растения нижних ярусов тенистых лесов). Характерные адаптации: крупные тонкие листья, характерна листовая мозаика, палисадная хлоренхима однослойная, хлоропластов мало, но они крупные;

- *факультативные гелиофиты* – теневыносливые растения (предпочитают высокую интенсивность света, но способны развиваться и при пониженной освещённости). Эти растения обладают частично признаками гелиофитов, частично – признаками сциофитов.

Соотношение светлого и тёмного времени суток во многом влияет на рост, развитие, жизнедеятельность и размножение растений. По типу фотопериодической реакции выделяют следующие группы:

- *растения короткого дня* – для перехода к цветению требуют 12 ч светлого времени и менее (конопля, капуста, хризантемы, табак, рис);

- *растения длинного дня* – для цветения и дальнейшего развития им нужна продолжительность непрерывного светового периода более 12 ч в сутки (пшеница, лен, лук, картофель, овес, морковь);

- *фотопериодически нейтральные* – длина фотопериода безразлична и цветение наступает при любой длине дня, кроме очень короткой (виноград, томаты, гречиха, одуванчики, флоксы и т.д.).

Температурный режим. Повышение устойчивости растений к пониженным температурам достигается изменением структуры цитоплазмы, уменьшением поверхности (например, за счет листопада, преобразованием типичных листьев в хвою). Повышение устойчивости расте-

ний к высоким температурам достигается изменением структуры цитоплазмы, уменьшением нагреваемой площади, образованием толстой корки.

По отношению к температурному режиму выделяют:

- *пирофиты* – способны переносить пожары;
- *мегатермофиты* – жаростойкие растения;
- *мезотермофиты* – теплолюбивые растения;
- *микротермофиты* – холодостойкие растения;
- *гекистотермофиты* – очень холодостойкие растения.

Водный режим. Растения по способности поддерживать водный баланс делятся на *пойкилогидрические* и *гомейогидрические*. Пойкилогидрические растения легко поглощают и легко теряют воду, переносят длительное обезвоживание. Как правило, это растения со слабо развитыми тканями (мохообразные, некоторые папоротники и цветковые), а также водоросли. Гомейогидрические растения способны поддерживать постоянное содержание воды в тканях. Среди них выделяют следующие экологические группы:

- *гидатофиты* – растения, погруженные в воду. Без воды они быстро погибают;
- *гидрофиты* – растения крайне переувлажненных местообитаний (берега водоемов, болота). Характеризуются высоким уровнем транспирации. Способны произрастать лишь при постоянном интенсивном поглощении воды;
- *гигрофиты* – требуют влажных почв и высокой влажности воздуха. Не переносят высыхания. Среди них выделяют: *тенивые гигрофиты* – растения нижних ярусов сырых лесов и *световые гигрофиты* – растения открытых переувлажненных местообитаний;
- *мезофиты* – требуют умеренного увлажнения, способны переносить кратковременную засуху;
- *ксерофиты* – растения, способные добывать влагу при ее недостатке, ограничивать испарение воды или запасать воду. Для ксерофитов характерна: хорошо развитая кутикула, восковой налет, сильное опушение. Ксерофиты делятся на два типа – *суккуленты* (растения с развитой водозапасающей паренхимой в разных органах, невысокой соусцей силой корней и ночной фиксацией углекислого газа) и *склерофиты* (растения с развитой склеренхимой и хорошей соусцей силой).

В ряде случаев вода имеется в большом количестве, но малодоступна для растений (низкая температура, высокая соленость или высокая кислотность). В этом случае растения приобретают ксероморфные признаки, например, растения болот, засоленных почв.

Химические свойства среды. Содержание доступных элементов минерального питания наиболее важно для растений. По отношению к содержанию элементов минерального питания выделяют следующие экологические группы растений:

- *олиготрофы* – нетребовательны к содержанию элементов минерального питания в почве;
- *эутрофы* – требовательные к плодородию почвы растения. Среди эутрофных растений отдельно выделяют группу нитрофилов, требующих высокого содержания в почве азота;
- *мезотрофы* – занимают промежуточное положение между олиготрофными и эутрофными растениями.

Отдельные группы составляют растения, не переносящие засоление почвы – *гликофиты* и солеустойчивые растения – *галофиты*.

Кислотность почвы (рН) также важна для растений. Различают: *ацидофиты* – растения, предпочитающие кислые почвы, *базофиты*, предпочитающие щелочные почвы и *нейтрофиты* – растения, нетребовательные к рН почвы.

Биотические факторы

К биотическим факторам относятся разнообразные способы взаимодействия организмов между собой. Все взаимодействия организмов можно разделить на *внутривидовые* и *межвидовые*, *прямые* и *косвенные*. Также различают множество типов парных взаимодействий; *трофические* – связанные с питанием и потоками энергии, *топические* – связанные с изменением

условий обитания; *информационно-сигнальные* – связанные с передачей информации (мимикрия).

Все биотические связи растений можно разделить на 6 групп: ни одна из популяций не влияет на другую (00); взаимовыгодные полезные связи (++)); отношения, вредные для обоих видов (—); один из видов получает выгоду, другой испытывает угнетение (+—); один вид получает пользу, другой ничего не испытывает (+0); один вид угнетается, но другой не извлекает пользы (–0).

Если два вида не влияют друг на друга, то имеет место *нейтрализм*. В природе истинный нейтрализм очень редок, поскольку между всеми видами возможны опосредованные взаимодействия, эффекта которых мы не видим просто в силу неполноты наших знаний.

Для одного из совместно обитающих видов влияние другого отрицательно, в то время как угнетающий не получает ни вреда, ни пользы – это *аменсализм* (светлюбивые травы, растущие под елью и страдающие от сильного затенения).

Форма взаимоотношений, при которой один вид получает какое-либо преимущество, не принося другому ни вреда, ни пользы, называется *комменсализмом* (эпифиты – орхидеи, лишайники, мхи на деревьях).

В природе часто встречаются взаимовыгодные связи видов, при которых организмы получают обоюдную пользу – *симбиоз* (лишайники, представляющие собой взаимовыгодное сожительство грибов и водорослей) и *мутуализм* – более тесное взаимовыгодное отношение, при котором присутствие каждого из двух видов становится обязательным (узкоспециализированные к опылению растения – инжир, орхидные).

Если два и более вида обладают сходными экологическими требованиями и обитают совместно, между ними могут возникнуть взаимоотношения отрицательного типа, которые называются *конкуренцией*.

Широко распространенный тип взаимоотношений организмов, при котором представители одного вида убивают и поедают представителей другого, называется *хищничеством* (насекомоядные растения – росянка, пузырчатка).

Биотические отношения, при которых организмы одного вида (паразита) живут за счет питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина) называются *паразитизмом*. Паразитизм близок к хищничеству, однако в отличие от настоящего хищника паразит не убивает хозяина сразу. Паразит изнуряет, медленно губит хозяина, который обеспечивает ему существование.

Антропогенные факторы

Антропогенные факторы – это проявления деятельности человеческого общества, изменяющие среду обитания для разнообразных организмов. Антропогенные факторы, как правило, действуют косвенно, посредством изменения действия абиотических и биотических факторов. В то же время, велико и прямое воздействие антропогенных факторов: вырубка лесов, изъятие из природы редких и ценных видов с целью коллекционирования или продажи и т.д.

Выделяют несколько типов антропогенных воздействий:

- *точечные* (отдельные источники загрязнений);
- *линейные* (дороги, нефтепроводы, линии электропередач);
- *на обширных территориях* (распашка земель, вырубка лесов);
- *глобальные* (изменение содержания углекислого газа в атмосфере).

2.4. Жизненные формы растений

Жизненная форма растений – внешний облик растений (габитус), отражающий их приспособленность к условиям среды. Термин предложен датским ботаником Э. Вармингом в 1884 году, понимавшим под ним «форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни, от семени до отмирания».

В процессе индивидуального развития (онтогенеза) внешний облик растения меняется. Среди факторов, которые влияют на это изменение можно выделить как внешние (окружающая

среда), так и внутренние, заложенные в геноме. Несмотря на разнообразие жизненных форм растений, можно выделить некоторые общие критерии, на основании которых множество жизненных форм возможно разбить на группы.

Первую классификацию основных форм растений по их внешнему облику разработал немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт. Она насчитывала 19 основных форм и была опубликована в 1806 году. Критерии этой классификации основывались на физиономических характеристиках растений. За этой классификацией последовали другие: А. Кернера (1863), А. Гризебаха (1872), О. Друде (1913), Г.Н. Высоцкого (1915) и др. В них кроме физиономических параметров в расчёт принимались и различные другие характеристики.

В ходе дальнейшего развития появились классификации, основанные на ряде специальных приспособительных признаков. Одна из них – датского ботаника К. Раункиера – основывалась на положении почек и характере защитных почечных покровов (1907).

Все растения Раункиер разделил на пять типов (рис.2):

1. *Фанерофиты*. Почки возобновления или верхушки побегов расположены в течение неблагоприятного времени года более или менее высоко в воздухе и подвергаются всем превратностям погоды.

2. *Хамефиты*. Почки возобновления расположены у поверхности почвы или не выше 20 – 30 см. Зимой прикрыты снежным покровом.

3. *Гемикриптофиты*. Почки возобновления или верхушки побегов расположены на поверхности почвы, часто прикрыты подстилкой.

4. *Криптофиты*. Почки возобновления или верхушки побегов сохраняются в почве (геофиты) или под водой (гелофиты и гидрофиты).

5. *Терофиты*. Переносят неблагоприятное время года только в семенах.

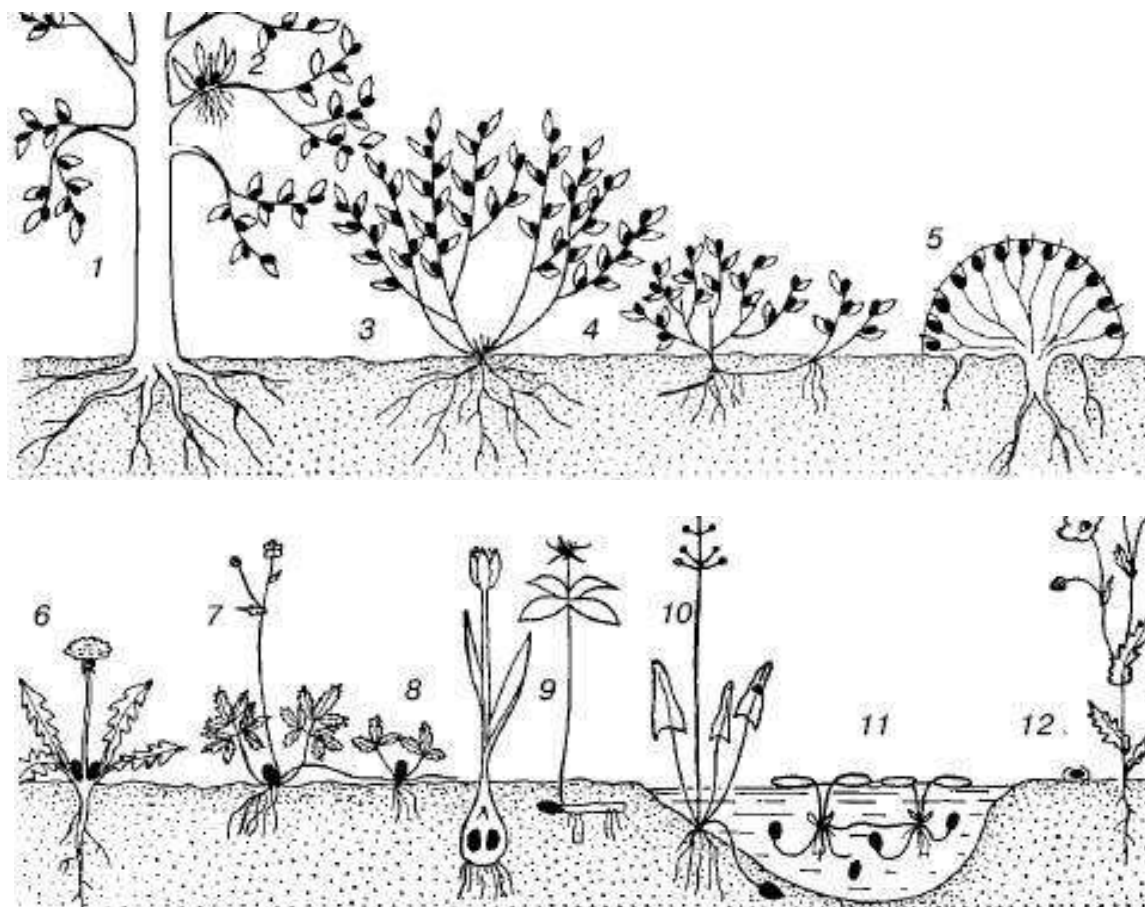


Рисунок 2. – Жизненные формы растений (по К. Раункиеру, 1907):

1–3 – фанерофиты; 4–5 – хамефиты;
6–7 – гемикриптофиты; 8–11 – криптофиты; 12 – терофиты

Наиболее разработанной классификацией жизненных форм покрытосеменных и хвойных на основе эколого-морфологических признаков является система И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Она иерархична, в ней использована совокупность большого числа признаков в соподчиненной системе и приняты следующие единицы: отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, иногда секции и собственно жизненные формы. Собственно жизненная форма является основной единицей экологической системы растений.

Под жизненной формой как единицей экологической классификации И.Г. Серебряков понимал совокупность взрослых генеративных особей данного вида в определенных условиях произрастания, обладающих своеобразным обликом, включая надземные и подземные органы. Им выделено 4 отдела жизненных форм:

Отдел А. Древесные растения. Включает 3 типа – деревья, кустарники, кустарнички.

Отдел Б. Полудревесные растения. Включает 2 типа – полукустарники и полукустарнички.

Отдел В. Наземные травы. Включает 2 типа – поликарпические и монокарпические травы.

Отдел Г. Водные травы. Включает 2 типа – земноводные травы, плавающие и подводные травы.

Выделение отделов основано на степени одревеснения надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые растения), выделение типов – на относительной длительности жизни надземных осей или растений в целом. Классы в пределах типов выделяются на основании структуры побегов (лиановидные, ползучие, суккулентные и прочие), на основе специфики питания (сапрофиты и паразиты) или образа жизни (эпифиты).

При характеристике собственно жизненной формы растений, учитывается характер надземных побегов (удлиненные, укороченные, сильно ветвящиеся и образующие подушки, ползучие и т.п.), тип корневой системы (стержнекорневые, кистекорневые, корнеотпрысковые растения и т.п.), подземные побеги (короткие и длинные корневища, клубни, луковицы, столоны, каудексы и т.п.). Учитывается также общая длительность жизни и способность к повторному цветению (монокарпики и поликарпики) и др.

И.Г. Серебряков отмечал незавершенность своей классификации вследствие слабой изученности жизненных форм растений разных сообществ, особенно дождевых тропических лесов. Габитус тропических деревьев определяется зачастую не только характером стволов и крон, но и корневыми системами, поэтому последние служат важным признаком при классификации жизненных форм деревьев. Травянистые растения имеют более короткие надземные оси, разнообразные ритмы сезонного развития, разный характер надземных и подземных органов. Они часто вегетативно подвижны, обладают большой семенной продуктивностью, лучше деревьев приспособлены к освоению самых разнообразных местообитаний, иногда в очень суровых условиях. Поэтому разнообразие жизненных форм у наземных травянистых растений необыкновенно велико.

Изучая разнообразие и изменчивость жизненных форм растений, И.Г. Серебряков наметил параллельные ряды жизненных форм покрытосеменных растений и предполагаемые связи между ними (рис. 3). В сходных условиях, как среди древесных, так и травянистых растений конвергентно возникли лиановидные, подушковидные, стелющиеся и суккулентные формы. Например, подушковидные формы древесные и травянистые часто встречаются в условиях хорошего освещения, но при низких температурах воздуха и почвы, при крайней сухости почвы и низкой влажности воздуха, при частых и сильных ветрах. Они обычны в высокогорьях, тундрах, пустынях, на субантарктических островах и в других местах с подобным комплексом условий.

Сходные жизненные формы возникли конвергентно в разных систематических группах. Например, в условиях аридного климата пустынь одна и та же жизненная форма стеблевых суккулентов у кактусов в Америке, у молочаев в Африке. Одну жизненную форму могут иметь как близкородственные виды (например, у манжеток), так и виды из разных семейств. К жизненной форме рыхлокустовых дерновинных поликарпиков с мочковатой корневой системой

можно отнести овсяницу луговую и тимopheевку луговую (злаки), ожичу волосистую (ситниково-ые), осоку заячью (осоковые) и т.д.



Рисунок 3. – Параллельные ряды жизненных форм покрытосеменных растений и их предполагаемые связи (по И.Г. Серебрякову, 1955)

В то же время один вид может иметь разные жизненные формы. Смена жизненных форм происходит у большинства растений в онтогенезе, так как по мере роста и развития габитус меняется иногда весьма существенно. У трав стержневая корневая система часто сменяется мочковатой, розеточные побеги – полурозеточными, каудекс из одноглавого превращается в многоглавый и т.д.

Иногда габитус растения закономерно меняется по сезонам. У мать-и-мачехи и медуницы неясной весной от корневищ отходят удлиненные, с небольшими листьями генеративные побеги. В конце мая – начале июня после плодоношения они отмирают, а из почек на корневищах у этих же особей вырастают укороченные розеточные вегетативные побеги с крупными листьями, фотосинтезирующими до осени. У безвременника великолепного каждую осень генеративное растение представлено клубнелуковицей и отходящим от нее цветком, а весной – олистивным побегом, на верхушке которого созревает плод коробочка. В подобных случаях можно говорить о пульсирующих жизненных формах.

Жизненная форма вида может меняться в пределах ареала в разных географических и экологических условиях. Многие виды деревьев на границах ареала образуют кустарниковые, нередко стелющиеся формы, например, ель обыкновенная на Крайнем Севере, ель сибирская на Южном Урале и в Хибинах.

Отдельные виды деревьев представлены разными жизненными формами в одних и тех же географических районах и даже в одних и тех же фитоценозах. Например, липа может быть представлена в фитоценозах: 1) одноствольным деревом; 2) порослеобразующим деревом; 3) немногоствольным деревом с 2–3 стволами; 4) многоствольным деревом – так называемое дерево-куст; 5) куртинообразующим деревом; 6) торчками одноствольными; 7) торчками многоствольными; 8) факультативным стлаником (рис. 4).

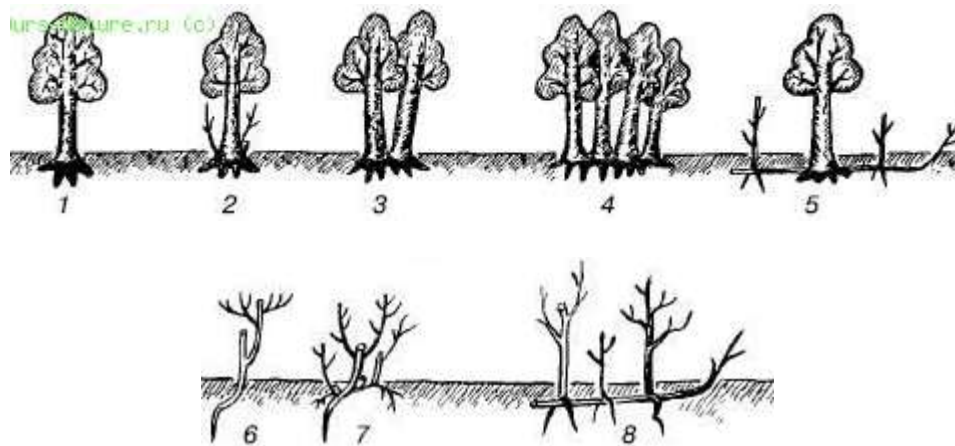


Рисунок 3. – Варианты жизненной формы

у липы сердцевидной (по А.А. Чистяковой, 1978):

- 1 – одностовольное дерево; 2 – порослеобразующее дерево; 3 – немногостовольное; 4 – многостовольное;
5 – куртинообразующее дерево; 6 – одностовольный торчок; 7 – многостовольный торчок;
8 – факультативный стланик

В центре ареала в оптимальных условиях (на Украине, в Тульской и Пензенской областях) преобладают компактные жизненные формы липы, близ северо-восточной границы (на Среднем Урале) – стланиковые. Деревья-кусты появляются после рубки одностовольных деревьев и при повреждении главной оси морозами, вредителями. Факультативный стланик входит в подлесок, приурочен обычно к сильно затененным участкам, склонам и днищам оврагов. При улучшении световой обстановки стланик может перейти в кустовидную форму или стать куртинообразующим деревом. Куртина – это заросль, образовавшаяся из одного растения. Торчки – это угнетенные низкорослые растения, выросшие при недостатке света и влаги. У молодых растений отмирают верхушки лидирующих побегов, а затем и боковых. Прожив в таком состоянии 20 – 30 лет, торчки могут отмереть, так и не выйдя из травяного яруса, если условия освещения улучшаются, торчки могут образовать порослевые деревья.

Лекция 3.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ В ФИТОЦЕНОЗЕ

3.1. Понятие консорции, ее состав и строение в трактовке разных авторов

Проблема консорции – многоплановая, свидетельством чему служит тот факт, что это понятие почти одновременно независимо друг от друга было предложено зоологом В.Н. Беклемишевым (1951) и ботаником Л.Г. Раменским (1952). Л.Г. Раменский дал несколько вольное, определение этого понятия: *консорции* – это «сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы». В качестве иллюстрации он приводил пример одной из консорций елового сообщества, представленной популяцией ели и целым рядом популяций других видов, тесно связанных с ней в своей жизнедеятельности:

- микоризные грибы на корнях ели;
- кустистый лишайник на ветвях ели;
- накипной лишайники на коре ствола ели;
- жуки-короеды и усачи в стволах ели;
- еловая огневка в кроне деревьев;
- бурундуки и белки, питающиеся семенами ели и т.д.

Таким образом, центром каждой консорции служит популяция какого-либо высшего автотрофного растения, с которым тесно связаны трофическими, симбиотическими, паразитическими и другими отношениями разнообразные виды растений, преимущественно низших, по-

звоночных и беспозвоночных животных и микроорганизмов. Эти биологические виды-партнеры названы консортами, а связи и отношения консортов с популяцией автотрофного кормового растения – консортивными связями.

В отличие от Л.Г. Раменского, В.Н. Беклемишев, предложенный им термин, употребил в мужском роде – консорций. По его мнению, организмы входят в состав биогеоценоза не сами по себе, а в составе какого-либо консорция (или иначе – консорции). Консорция состоит из особи-эдификатора и целого ряда поселяющихся на теле или в теле эдификатора особей других видов. Следовательно, центром консорции, по Беклемишеву, является не популяция вида как поселение особей, а одна особь какого-либо доминирующего вида, причем это может быть как растение, так и животное.

В дальнейшем понятие консорции значительно расширилось. Так, В.В. Мазинг, предложил в состав консорции включать как виды организмов, непосредственно связанные с популяцией автотрофного кормового растения, образующие I круг вокруг нее, так и виды, связанные с нею опосредованно через организмы I круга, составляющие II, III и IV круги. В результате консорция выглядит весьма сложной как по составу, так и по своему строению единицей функциональной организации биоценоза и биогеоценоза в целом.

Любая консорция состоит из центрального организма или видовой популяции, называемых ядром, эдификатором или детерминантом консорции, и группы организмов-консортот, связанных в своей жизнедеятельности с центральным видом. Но что считать центром консорции? Е.М. Лавренко, вслед за Л.Г. Раменским, предлагает центром консорции в сухопутных системах считать популяцию высшего автотрофного зеленого растения, являющегося как бы «энергетической установкой биоценоза». По Т.А. Работнову, центральным видом консорции могут быть не только высшие, но и всякие другие автотрофные растения, в частности, мхи, водоросли и др. А.А. Корчагин считает, что в положении центра консорции может оказаться не только автотрофное растение, но и гетеротрофное животное. И.А. Селиванов и П.М. Рафес идут еще дальше, считая, что в качестве центра консорции следует признать не только живые авто- и гетеротрофные существа, но и мертвые тела (пни, валежник, трупы животных), но консорции, развивающиеся на мертвых (отмерших) телах, должны быть выделены в особую группу.

Еще более глубокие расхождения во взглядах биологов обнаружились по вопросу о составе консортот и в связи с этим о структуре и объеме самих консорций. К группе консортот принято относить: потребителей живой растительной и животной биомассы – это так называемые биотрофы (консументы) и потребителей отмерших остатков и мертвого органического вещества растительного и животного происхождения – это сапротрофы (биоредуценты). Т.А. Работновым сюда же относятся: эккрисотрофы, использующие в качестве источника энергии прижизненные выделения организмов и эпифиты, для которых живые существа, образующие ядро консорции, служат лишь субстратом для прикрепления. Иными словами, в состав консортот входят организмы или видовые популяции, связанные с детерминантом консорции трофически или топически.

В состав I круга консорции усложненной структуры входят консорты, непосредственно связанные с центральным видом консорции. Одни из них связаны с ним трофически, получая от него вещества и энергию: животные-фитофаги, симбионты, паразиты, вредители, фитопаразиты, растения-полупаразиты, азотфиксирующие растения-симбионты, получающие от центрального вида энергию и вещества (за исключением азота). Другие консорты связаны с центральным видом трофически и топически: растения-паразиты, животные, поселяющиеся внутри его особей или вступающие с ними в симбиотические отношения. У третьих консортот связь с детерминантом консорции только топическая: растения-эпифиты, использующие его в качестве субстрата для прикрепления, и животные, которые находят здесь убежище для себя и для своего потомства.

II круг консорции составляют видовые популяции, организмы которых в качестве источника энергии используют биомассу организмов I круга как в живом, так и в отмершем состоянии, а также их экскременты. Сюда относятся: животные-зоофаги, зоопаразиты животных-

фитофагов, беспозвоночные животные-сапрофаги, некрофаги, копрофаги, живущие за счет мертвого органического вещества и экскрементов животных.

В состав III и последующих кругов консорции входят видовые популяции живых существ, использующих в процессах своей жизнедеятельности энергию, заключенную в биомассе организмов предшествующих кругов: хищники 2-го и 3-го порядка, зоопаразиты плотоядных животных предшествующих кругов, животные-сапрофаги и микроорганизмы, живущие за счет использования энергии мертвого органического вещества.

В связи с изменившимся представлением о консорции по сравнению с первоначальным появился целый ряд новых определений консорции. Из всех современных определений консорции наиболее полным является определение Т.А. Работнова: «...*Под консорцией следует понимать сочетание популяции любого самостоятельно существующего (т.е. не эпифита) в пределах определенного фитоценоза автотрофного растения и совокупности организмов, связанных с ними трофически (консументов, редуцентов), или использующих как субстрат, для прикрепления (эпифиты), или как источник воды и элементов минерального питания (автотрофные полупаразиты)*».

Однако наиболее точно раскрывающим суть консорций как функциональных структурных единиц биогеоценоза следует признать определение Н.В. Дылиса: «С биогеоценологической точки зрения, консорции есть функциональные структуры биоты, отражающие в своей совокупности разнообразие путей перемещения и трансформации веществ и энергии от первичных продуцентов биогеоценоза ко всем в нем участвующим консументам и деструкторам».

3.2. Классификация консорций

В любом биогеоценозе консорций много, ибо каждая популяция самостоятельно существующего автотрофного вида растений, по крайней мере доминантного, может стать центром (ядром) консорции со своим специфическим набором консортов. Формирование и обособление консорции, как указывает В.В. Мазинг – длительный во времени процесс, связанный с экологической и ценотической дифференциацией самого центрального вида консорции. По имеющимся литературным данным, большинство консорции и консортивных связей в составе биогеоценозов современного биогеоценотического покрова складывались в четвертичный геологический период. Они филогенетически закреплены и для каждого автотрофного ценозообразующего вида растений специфичны. Следствием всего этого является большое разнообразие консорций, что вызвало необходимость в подразделении их на разного рода группы, типы и т.п., ибо популяционно-видовой состав каждой консорции в совокупности определяет специфику обмена веществ и энергии в данном пункте биогеоценотической системы.

Б.А. Быков подразделяет консорции на группы по их объему и некоторым другим признакам и различает следующие три группы консорций:

- *индивидуальные*, центром (ядром) которых является одна особь автотрофного детерминанта;
- *популяционные*, с центром, представленным видовой популяцией детерминанта или видом в целом в пределах всего ареала;
- *синузидальные*, центральное ядро которых охватывает виды, относящиеся к одной жизненной форме (экобиоморфе), например мезофильные темнохвойные древесные породы (ель, пихта и др.).

В.В. Мазинг, исходя из тех же принципов, различает шесть групп консорций. Наряду с индивидуальными и популяционными группами консорции он выделяет группу видовых консорций, расчленив выделенную Быковым группу популяционных консорций на две самостоятельные группы. Помимо этого, им выделена группа родовых консорций на том основании, что в отдельных случаях центром консорции становится не один вид растения, а род в целом, например сфагнумы на верховых болотах, березы в лесной полосе. Кроме того, он считал возможным выделить две группы консорций, занимающие промежуточное положение между названными группами консорций: клональные консорции, объединяющие консорты по клонам (по совокупности вегетативно разросшихся побегов одной материнской особи), и группу регио-

нальных консорций, представляющую собою совокупность популяционных консорций не всего ареала центрального вида, а какой-либо его части.

Е.М. Лавренко консорции по их роли в ценозе подразделяет на три группы:

- *эдификаторные консорции*, в которых центральная видовая популяция является эдификатором сообщества;
- *доминантные консорции*, центральная популяция которых – доминант сообщества;
- консорции, центральная популяция которых находится в *подчиненном положении* по отношению к эдификатору.

Первую попытку классификации консорции как единиц функциональной организации фитоценоза и биогеоценоза в целом предпринял Б.А. Быков. Взяв за основу выделенные им группы популяционных и синузидальных консорций, он объединил их в типы консорций, выделяемые по принадлежности их детерминанта к тому или иному подклассу экобиоморф. Типы консорций объединяются им в классы консорций по типу питания основных ценозообразователей. Всего автором выделено три класса, подразделяемых на ряд подклассов:

I Класс консорций автотрофных видов, ядрами которых являются автотрофные растения; накопленная ими энергия рассеивается гетеротрофными организмами.

Подкласс консорций высших растений, доминирующих в растительном покрове суши.

Подкласс консорций макрофитных водорослей, доминирующих в растительном покрове морских шельфов.

II Класс консорций гемиавтотрофных видов, их ядра представлены зелеными насекомоядными растениями; при этом происходит рассеивание накопленной в процессе фотосинтеза энергии и одновременно аккумуляция рассеянной энергии в гетеротрофных организмах. Значение этих консорций в преобразовании веществ и энергии сравнительно небольшое.

III Класс консорций гетеротрофных видов, их ядрами являются сравнительно крупные, доминирующие по биомассе, численности и значению в ценозах животные; полученная от гетеротрофных и автотрофных организмов энергия рассеивается.

Подкласс консорций морских растительноядных (в особенности питающихся фитопланктоном) и плотоядных животных.

Подкласс консорций наземных животных – фитофагов и полифагов.

Несмотря на отмеченную выше устойчивость формирующихся в течение длительного времени консорций, последняя все же является относительной. В действительности наблюдается изменение консорций во времени и в пространстве. Это обусловлено особенностями развития компонентов консорций, в первую очередь центрального её вида, динамикой биогеоценоза, в состав которого она входит, и особенностями физико-географической среды, в условиях которой протекает функционирование биогеоценоза и консорций в его составе.

Т.А. Работнов различает следующие формы изменения консорций:

- *сезонные*, связанные с годовым ритмом жизни детерминанта консорций и других ее компонентов;
- *флюктуационные* в составе, численности и жизненном состоянии детерминанта и консортов, связанные с разно-годовыми различиями погодных условий и циклами развития отдельных консортов, особенно массово размножающихся;
- *сукцессионные*, связанные с коренными или обратимыми сменами самих биогеоценозов;
- *эволюционные*, выражающиеся в коренной перестройке консорций в связи с эволюционным преобразованием компонентов консорции и изменениями консортивных связей между ними.

Что же касается неоднородности, вариабельности консорций в пространстве, то она выражается в том, что один и тот же доминирующий автотрофный вид в различных ландшафтно-географических зонах образует неодинаковые по своему составу и структуре консорции. Вследствие этого, формирующиеся в различных физико-географических условиях консорции, проявляют себя по-разному в составе соответствующих зональных биогеоценозов. В частности, от

тропиков к умеренным и арктическим условиям наблюдается обеднение видового состава и упрощение структуры консорциев.

3.3. Специфичность видов по воздействию на среду

В зависимости от воздействия различных видов на окружающую среду, среди них выделяют – эдификаторы и ассектаторы.

Эдификаторы – виды растений с сильно выраженной средообразующей способностью, т.е. определяющие строение и, в известной степени, видовой состав фитоценоза. Они оказывают сильное воздействие на среду и через неё на жизнь прочих растений сообщества. К эдификаторам относится, например, ель в еловом лесу, которая, образуя густую крону, задерживает до 50% осадков и пропускает мало света. В связи с этим в густом еловом лесу царит полусумрак, что позволяет жить в нём только теневыносливым растениям. Кроме того, под пологом ели наблюдается повышенное содержание водяных паров и углекислоты, а также пониженная днём и повышенная ночью (по сравнению с соседними открытыми местами) температура, что отражается на средней годовой температуре внутри леса.

Эдификаторы часто выступают в качестве ядра консорции, компонентами (видами-консортиями) которой являются непосредственно связанные с ним (трофически и топически) организмы.

В зависимости от биоценоза, в качестве эдификатора может выступать один или несколько видов, или же значительное их число. Небольшое количество видов-эдификаторов свойственно лесным биоценозам умеренной зоны и субтропиков, а также тундры. В травянистых сообществах (луг, степь) или в экваториальных лесах задача выделения компактной группы эдификаторов зачастую является затруднительной.

Ассектаторы – виды растений, участвующие в построении сообщества, но мало влияющие на создание фитосферы. Ассектаторы делят на *аутохтонные*, включая эдификаторофилы, и *адвентивные* – случайно попавшие в сообщество, не свойственные ему в нормальной обстановке.

3.4. Эколого-фитоценологические стратегии жизни растений

Первым исследователем стратегий растений, видимо, был Дж. Макклиод, который разделил их по способу выживания на пролетариев и капиталистов. Разумеется, столь экстравагантные названия для типов были данью моде (именно в этот период в Европу пришел марксизм). Тем не менее, аналогии Макклиода весьма удачны. Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, накапливая к зиме фитомассу многолетних тканей – древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр. Растения-пролетарии, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без капитала, так как при этом типе стратегии энергия затрачивается на размножение.

Спустя восемь десятилетий, П. Макартур и Е. Уилсон заново открыли типы стратегий Макклиода, описав их как результат двух типов отбора видов: r- и K-отбора. Позднее представления об этих типах отбора подробно разработал Э. Пианка: r-отбор – это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение, а K-отбор – на поддержание жизни взрослого организма.

Таким образом, в основу классификации стратегий положена способность популяции противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объем гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушений.

Другая система стратегий – Раменского–Грайма – отражает не только возможности выживания при разных затратах энергии на репродуктивное усилие, но и адаптации растений к различным условиям среды.

Свойства К- и г-стратегий у растений

Характерный признак	К-стратегия	г-стратегия
Скорость развития особей	Медленное развитие	Быстрое развитие
Продуктивность	Низкая	Высокая
Размеры	Крупные	Мелкие
Продолжительность жизни	Значительная	Короткая
Размножение	Позднее	Раннее
Общее направление признаков	Направлены на более эффективное использование ресурсов	Направлены на более высокую продуктивность
Среда, в которой наиболее эффективна данная стратегия	Конкурентная среда	Заселение незаполненных биотопов

По Л.Г. Раменскому выделяют виоленты (конкурентно мощные растения), пациенты (растения выносливые к неблагоприятным условиям), эксплеренты (растения, быстро реагирующие на нарушения в фитоценозе).

Виоленты – виды, наиболее мощные по способности образовывать сообщества или внедряться в них, энергично развиваться, захватывать территорию, удерживать ее за собой, подавлять соперников превосходящей энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды. Это, как правило, растения богатых и стабильных местообитаний, доминанты сообществ высокой биологической продуктивности. Это наиболее малочисленная и гомогенная группа растений. В ее составе – деревья (бук), реже крупные корневищные злаки (двукосточник в поймах рек лесной зоны, тростник в сообществах плавней в низовьях 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 – достаточно гетерогенная в морфологическом и ценогическом 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 фитоценогическими пациентами, и их примером могут служить растения напочвенного покрова лесов.

В любом случае пациенты устойчивы к стрессу благодаря специальным физиологическим механизмам. Их реализованные и фундаментальные ниши, как и у виолентов, тоже близки по объему, но в этом случае уже не по причине конкурентной мощности, а в результате тонкой специализации к произрастанию в настолько экстремальных условиях, что другие растения на них не претендуют.

Таким образом, пациенты – это растения, побеждающие в борьбе за существование благодаря своей выносливости. По выражению Л.Г. Раменского – это «верблюдами растительного мира».

Эксплеренты – 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 высоким энергетическими

расходами на размножение (репродуктивным усилием). Они способны формировать банк семян в почве или имеют приспособления для распространения плодов и семян. К интенсивному семенному размножению нередко добавляется вегетативное, например корневищами и корневыми отпрысками у многих видов и сортов.

Эксплерентов образно называют “шакалами растительного мира”. Среди них различают: эксплеренты ложные и эксплеренты настоящие.

Настоящие 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 эксплерентам* 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.

Сравнительная характеристика типов стратегий растений на видовом уровне

Признак	Тип стратегии по Л. Раменскому		
	Виолент	Пациент	Эксплерент
	Тип стратегии по Дж. Грайму		
	Конкурент (C)	Стресс-толерант (S)	Рудерал (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции растений	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираанием в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биологический	Морфологический
Экологическая ниша	Широкая, по объему реализованная ниша близка к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая, по объему реализованная ниша приближается к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; по объему реализованная ниша много меньше фундаментальной, дифференциация ниш слабая

Дж. Грайм выделил первичные – С (конкурент), R (рудерал), S (стресс-толерант) и вторичные (переходные) CR (конкурент-рудерал), CS (конкурент-стресс-толерант), RS (рудерал-стресс-толерант), CRS (конкурент-рудерал-стресс-толерант) типы стратегий. Первичные стратегии всегда связаны между собой вторичными переходными типами. Так, например, многие луговые злаки сочетают в своем поведении черты виолента, пациента и эксплерента, хотя и представлены в разном соотношении у разных видов. Кроме того, многие виды обладают пластичностью стратегий, 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 узколистный 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.

Лекция 4. СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ

4.1. Флористический состав фитоценоза

Важнейшим признаком фитоценоза является его видовой (флористический) состав. Число видов растений в сообществе называют его видовым богатством. *Видовое (флористическое) богатство* – количество видов, произрастающих на определенной территории, в данном сообществе, ассоциации. Оно зависит от ряда факторов.

Большую роль играют общие физико-географические и исторические условия, от которых зависит видовое богатство флоры каждого конкретного района. Так, например, видовая насыщенность фитоценозов влажных тропических лесов, формирующихся в условиях исключительно богатой тропической флоры, оценивается сотнями видов высших растений, а видовая насыщенность сибирских таежных лесов, формирующихся на фоне бедной бореальной флоры, варьирует, как правило, в пределах 15-30 видов.

Флористическое разнообразие фитоценозов зависит также от условий местообитаний: чем они благоприятнее, тем сложнее видовой состав, и, наоборот, в неблагоприятных местообитаниях формируются флористически простые фитоценозы.

В фитоценозах, как правило, присутствуют не все виды, потенциально способные произрастать в данных условиях. Это может быть связано с незрелостью ценозов, нарушениями их развития и, конечно, изоляцией. Исходя из этого, Л.Г. Раменский ввел понятие *полночленных* и *неполночленных фитоценозов*. Абсолютно полночленных фитоценозов в природе, вероятно, не существует. Считается, что ресурсы многих ценозов используются местными, аборигенными видами не до конца, и таким образом складывается достаточно благоприятная ситуация для вселения новых видов из других ареалов.

Рост уровня видовой полночленности сообществ сопровождается снижением числа особей, приходящихся на один вид. Соответственно, сообщества с высокой полночленностью характеризуются меньшей численностью (или встречаемостью) составляющих его видов – по сравнению с ненасыщенными ценозами. Установлено, что чем больше средняя численность каждого вида в сообществе, тем менее устойчиво оказывалось сообщество к вселению инородцев. Это означает, что менее полночленные ценозы содержат больше адвентивных видов. Как аборигенные, так и адвентивные виды реагируют на рост полночленности одинаково – снижением средней численности.

На локальных участках полночленных фитоценозов малое количество и низкая встречаемость видов-вселенцев могут и вовсе привести к их полному исчезновению. Однако в условиях интенсивного заноса новых видов их количество в фитоценозах все же будет возрастать, несмотря на полночленность последних.

Видовая насыщенность – количество видов растений на единицу площади. Как же определить минимальный размер площади, на которой можно выделить фитоценоз? Очевидно,

наименьшая территория выявления фитоценоза должна иметь такие размеры, чтобы могли проявиться все признаки самого фитоценоза (видовой состав, структура и др.), а также все основные особенности почвы, микроклимата, микрорельефа поверхности, словом, особенности фитоценоза. Само собой разумеется, что для разных фитоценозов размеры этой наименьшей территории неодинаковы: чем проще строение фитоценоза, чем меньше его влияние на среду обитания, тем меньше размеры территории. В умеренном поясе они меньше для лугов по сравнению с лесами. Для лесов умеренного пояса они меньше по сравнению с тропическими лесами.

4.2. Состав жизненных форм фитоценоза

Представление о сообществе существенно дополняет анализ жизненных форм растений, входящих в него.

С эколого-морфологических позиций жизненная форма, как было показано выше, представляет собой своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы), возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям.

С эколого-ценотической точки зрения жизненная форма – это выражение способности определенных групп растений к пространственному распространению на территории, к их участию в формировании растительного покрова.

Оба определения жизненной формы не противоречат друг другу, а отражают различные грани единого сложного явления. При характеристике жизненных форм растений принимают во внимание приспособительные признаки. В фитоценологии находят применение различные системы жизненных форм.

При характеристике растительного сообщества необходимо знать, какие это растения – травянистые или деревянистые, с отмирающими на неблагоприятный период надземными частями или сохраняющие их, многолетние или однолетние, образующие дерновины или подушки и т.д.

Для экологических исследований лучше подходит классификация жизненных форм К. Раункиера, ибо при выделении жизненных форм растений, характеризующих обширные территории, следует использовать в основном два признака: влажность (которая может быть выражена количеством осадков) и температура. При выделении жизненных форм К. Раункиер учитывает положение почек возобновления, а при выделении более мелких экологических групп растений – некоторые другие признаки: степень защищенности почек, наличие или отсутствие листьев в течение неблагоприятного периода и другие.

Таким образом, классификация К. Раункиера является основанием для построения так называемых биологических спектров, отражающих состав жизненных форм фитоценоза, той или иной растительности. К настоящему времени на основании соотношений числа разных типов жизненных форм составлены биологические спектры для сообществ различных областей земного шара. Такие биологические спектры позволяют разделить главнейшие типы растительности.

4.3. Ценопопуляции растений

Каждый вид в фитоценозе представлен, как правило, более или менее значительным числом особей. Совокупность особей одного вида, входящих в состав определенного растительного сообщества, называется *ценопопуляцией* (ценотической популяцией). Каждая ценопопуляция занимает в фитоценозе определенное положение, т.е. играет определенную роль, которая зависит от следующих признаков ценопопуляции: количественного участия, возрастного состава, фенологического состояния, жизненного состояния, эколого-биологических особенностей.

Каждый растительный организм в течение вегетационного периода проходит ряд стадий сезонного роста и развития, начиная от прорастания генеративных зачатков или от возобновле-

ния роста перезимовавших почек и побегов до отмирания растения или подготовки к новому зимнему периоду. Эти стадии развития растений, адаптированные к сезонной динамике факторов среды, называют фенологическими фазами, или *фенофазами*.

Результаты фенологических исследований отражают в виде так называемых фенологических спектров, на которых показывается последовательность и длительность прохождения фенологических фаз особи, ценопопуляции или фитоценоза в целом. Характер фенологических спектров зависит, с одной стороны, от видовой специфичности растений и, с другой стороны, от особенностей сезонных изменений экологических условий. Поэтому анализ фенологических спектров ценопопуляций позволяет выявлять экологию видов, фенологическое состояние ценопопуляций в каждый конкретный момент времени, их годовой цикл развития, изменение роли ценопопуляций в течение вегетационного периода, а также фазы сезонного развития всего фитоценоза.

Биологической предпосылкой для выделения возрастных состояний является то, что особи в ходе большого жизненного цикла претерпевают ряд сложных физиологических и морфологических преобразований. Каждое возрастное состояние в этой цепи изменений характеризует качественно и количественно узловые моменты развития. Возрастной состав ценопопуляции определяется количественным соотношением возрастных групп особей и является важной характеристикой ценопопуляции.

Для семенных растений выделяют следующие возрастные состояния: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, зрелое генеративное, старое генеративное, субсенильное, сенильное, практически отмершее. В зависимости от характера жизненной формы качественные признаки возрастных состояний имеют специфическое морфологическое выражение.

Проростки имеют смешанное питание за счет запасных веществ семени и собственной ассимиляции. Это маленькие растения, для которых характерно наличие зародышевых структур: семядолей, начавшего расти зародышевого корня и, как правило, одноосного побега с небольшими листьями, имеющими часто более простую форму, чем у взрослых растений.

Ювенильные растения переходят к самостоятельному питанию. У них отсутствуют семядоли, но организация еще проста, часто сохраняется одноосность и листья иной формы и меньшего размера, чем у взрослых.

Имматурные растения имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных растений к взрослым вегетативным. У них часто начинается ветвление побега, что приводит к увеличению фотосинтетического аппарата.

Виргинильное возрастное состояние характерно для взрослых растений, у которых появляются черты типичной для вида жизненной формы в структуре подземных и наземных органов и строение вегетативного тела принципиально соответствует генеративному состоянию, но репродуктивные органы пока отсутствуют.

Переход растений в *генеративный* период определяется не только появлением цветков и плодов, но и глубокой внутренней биохимической и физиологической перестройкой организма.

Молодые генеративные растения зацветают, образуют плоды, происходит окончательное формообразование взрослых структур. В отдельные годы могут быть перерывы в цветении.

Зрелые генеративные растения обычно достигают наибольшей мощности, имеют наибольший ежегодный прирост и семенную продукцию, также могут иметь перерыв в цветении. В этом возрастном состоянии у клонообразующих видов часто начинает проявляться дезинтеграция особей, возникают клоны.

Старые генеративные растения характеризуются резким снижением репродуктивной функции, ослаблением процессов побего- и корнеобразования. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами новообразования, усиливается дезинтеграция.

Субсенильные растения характеризуются прекращением плодоношения, снижением мощности, усилением деструктивных процессов, ослаблением связи между побеговыми и корневыми системами, возможно упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа.

Сенильные растения характеризуются крайней дряхлостью, уменьшением размеров, при возобновлении реализуются немногие почки, вторично появляются некоторые ювенильные черты (форма листьев, характер побегов и т.д.).

Практически отмершие особи – крайняя степень выражения сенильного состояния, когда у растения остаются живыми лишь некоторые ткани и в отдельных случаях – покоящиеся почки, которые не могут развить надземные побеги.

Для определения численности каждой возрастной группы у разных видов используют различные счетные единицы. Счетной единицей могут быть отдельные особи, если в течение всего онтогенеза они остаются пространственно обособленными (у однолетников, стержнекорневых моно- и поликарпических трав, многих деревьев и кустарников) или являются четко разграниченными частями клона. У длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений счетной единицей могут быть парциальные побеги или парциальные кусты, так как при физической целостности подземной сферы они оказываются нередко физиологически разобщенными, что установлено, например, для ландыша майского при использовании радиоактивных изотопов фосфора. У плотнодерновинных злаков (щучка, типчак, ковыли и др.) счетной единицей наряду с молодыми особями может быть компактный клон, который в отношениях со средой выступает как единое целое.

Если в возрастном спектре ценопопуляции в момент ее наблюдения представлены только семена или молодые особи, ее называют *инвазионной*. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию, и существование ее зависит от поступления зачатков извне. Часто это молодая ценопопуляция, только что внедрившаяся в биоценоз.

Если ценопопуляция представлена всеми или почти всеми возрастными группами (некоторые возрастные состояния у конкретных видов могут быть не выражены, например, имматурное, субсенильное, ювенильное), то она называется *нормальной*. Такая популяция независима и способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем. В ней могут преобладать те или иные возрастные группы. В связи с этим различают молодые, средневозрастные и старые нормальные ценопопуляции.

Нормальная ценопопуляция, состоящая из особей всех возрастных групп, называется *полночленной*, а если особи каких-либо возрастных состояний отсутствуют (в неблагоприятные годы временно могут выпадать отдельные возрастные группы), то популяция называется *неполночленной*.

Регрессивная ценопопуляция представлена только сенильными и субсенильными или также генеративными, но старыми, не образующими всхожих семян растениями. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне.

Кроме этой классификации используют более раннюю классификацию (Боденхеймер, 1938), в которой опираются на преобладающую возрастную группу:

- *растущие*, в которых преобладают молодые особи;
- *стационарные*, с естественным соотношением особей разных возрастных групп;
- *сокращающиеся*, со сдвигом господства в них на зрелые и старческие.

Анализ возрастного состава ценопопуляций позволяет выяснять состояние отдельных ценопопуляций и фитоценоза в целом, прогнозировать направление их дальнейшего развития, помогает разрабатывать режим рационального использования фитоценозов, решать задачи их оптимизации и охраны.

Плотность – важный популяционный параметр, который определяется многими факторами: количеством поступающих на популяционное поле диаспор, их сохраняемостью, наличием условий для прорастания, закрепляемостью всходов и выживаемостью особей. Плотность популяции определяется как число особей на 1 м².

Плотность оказывает большое влияние на состояние популяций. Так, у многолетников под влиянием плотности резко уменьшается доля растений переходящих к цветению, уменьшается вероятность образования генеративных побегов. Плотность влияет на скорость развития растений и, соответственно, на продолжительность жизни. Например, у многолетников в загущенных посевах развитие замедляется. Важное регуляторное значение имеет воздействие плот-

ности на смертность особей в популяции. Зависимая от плотности, смертность направлена против неограниченного роста популяции в условиях ограниченных ресурсов и стабилизирует численность в некоторых пределах.

Виталитет – это жизненность (степень процветания или угнетения) организма. Жизненность ценопопуляции определяется жизненным состоянием образующих ее особей, а под жизненностью особей понимают их свойства, проявляющиеся в мощности особей и различных перспективах их развития. Жизненность особей характеризуется такими показателями, как возрастное состояние, диаметр, высота и степень разветвленности побегов, размер листовых пластинок, число генеративных побегов и т.д. Жизненность ценопопуляций изменяется во времени и при переходе от одного фитоценоза к другому. Поэтому изучение жизненного состояния ценопопуляций помогает определить положение и роль каждой ценопопуляции в конкретном фитоценозе.

Глазомерные оценки жизненности на уровне особей и ценопопуляции обычны даже для маршрутного изучения растительности. В частности, при геоботаническом описании растительного сообщества часто отмечаются нормально развитые и угнетенные особи (малого размера, не цветущие).

Чаще всего используют бальную оценку виталитета. Ю.А. Злобиным разработано два варианта оценки виталитета: одномерный (по одному из признаков) и многомерный. Ю.А. Злобин отмечает, что в первом случае наиболее приемлемым показателем является вес особи. Во втором случае каждая особь, включенная в выборку для характеристики виталитета, оценивается по множеству признаков, а далее в ходе факторного анализа устанавливается направление максимального варьирования этого признакового пространства и выбираются ключевые признаки, которые наиболее точно отражают виталитет особи.

Ограничимся рассмотрением первого варианта. Логика и методика определения виталитета этим способом предельно просты. Выбрав признак, который отражает виталитет (вес растения, число побегов, высота и т.п.), получают выборку из 25-50 результатов измерений растений, которую ранжируют от минимума к максимуму и делят на три части – крупные, промежуточные и мелкие особи, соответственно обозначаемые буквами а, b и с. При этом, первоначально выделяют границы для особей промежуточного класса виталитета. Они определяются как лежащие между значениями среднеарифметического и ошибки его выборочности. Поскольку значение зависит от объема выборки, то, видимо, лучше использовать более простой вариант: разделить вариационный ряд на три равные части.

Количественное участие видов в растительных сообществах, обычно называемое в геоботанике *обилием*, выражается различными показателями: численностью особей, проективным покрытием поверхности почвы их надземными частями, массой, объемом. В большинстве фитоценозов есть виды, которые по численности особей преобладают над другими. Такие виды называют доминантами. По количеству доминантов различают фитоценозы моно- и полидоминантные (имеется лишь один господствующий вид или же их несколько). Примером монодоминантных сообществ могут быть многие леса таежной зоны, где в древесном ярусе господствует какой-либо один вид (ель, сосна и др.). Дубравы, напротив, обычно полидоминантны. В травяных сообществах (луга, степи) нередко происходит смена доминантов по годам в зависимости от изменения погодных условий. Очень трудно выделить доминирующие виды в дождевых тропических лесах, в некоторых типах лугов и ряде других сообществ.

Лекция 5.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ И ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ

Фитоценозы расчленяются на отдельные морфологические части как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении, в соответствии с этим различают вертикальную и горизонтальную структуру фитоценозов.

Вертикальная структура фитоценозов обуславливается тем, что произрастающие в нем растения имеют неодинаковую высоту, а их корневые системы проникают в почву на раз-

ную глубину. В результате фитоценоз расчленяется в вертикальном направлении на отдельные более или менее отграниченные друг от друга слои – ярусы, что приводит к более полному использованию растениями ресурсов местообитания.

Распределение растений по надземным ярусам определяет неодинаковая освещенность, которая приводит к различиям в температурном режиме и режиме влажности. В одних и тех же ярусах находятся растения одинаковой высоты, сходные или различающиеся по своим экологическим особенностям (например, хвойные и лиственные породы), но имеющие примерно одинаковую потребность в освещении.

Растения разных ярусов влияют друг на друга. Растения верхних надземных ярусов более светолюбивы, чем растения нижних ярусов, и лучше приспособлены к колебаниям температуры и влажности. Под своими кронами они создают условия слабой освещенности и стабильной температуры и влажности. Поэтому нижние ярусы образованы растениями, у которых потребность в свете меньше.

В свою очередь растения нижних ярусов влияют на растения верхних ярусов. Так, например, ярус мхов в еловом или пихтовом лесу накапливает значительное количество влаги; травяной покров леса участвует в процессе почвообразования, формируя опад.

Не все ярусы одинаковы. Одни из них, образованные только деревьями или только кустарниками и кустарничками, постоянны и сохраняют систему стволов и ветвей, а в ряде случаев и листьев, круглогодично. Другие же непостоянны. Они образованы травянистыми растениями, надземные части которых полностью или частично отмирают на неблагоприятный период года.

Наиболее четко ярусность выражена в лесном фитоценозе. Число ярусов в разных типах леса различно. Например, сосняк сфагновый может иметь всего два яруса: в первом – сосна, во втором – сфагнум. В дубраве можно выделить до семи ярусов.

Обычно в лесу выделяют:

- древостой, или древесный ярус;
- подлесок, или кустарниковый ярус;
- травяно-кустарниковый ярус (травы, кустарнички и полукустарнички);
- мохово-лишайниковый ярус.

В лесных фитоценозах есть также внеярусные растения, к ним относятся лианы и эпифиты.

В некоторых типах фитоценозов вертикальная структура бывает выражена слабо. Так, например, во влажных тропических лесах, где плотность растительного населения особенно велика, вертикальная структура приобретает непрерывный характер и ее можно расчленить на ярусы лишь условно. Нечетко выделяется ярусность во многих травянистых фитоценозах, в которых на непрерывность вертикальной структуры в пространстве накладывается ее изменчивость во времени.

Подземная ярусность фитоценозов изучена хуже, чем надземная. Распределение корней растений по подземным ярусам определяется изменением с глубиной степени увлажнения почвы, ее богатством питательными веществами и уменьшением степени аэрации почвы с глубиной.

Подземные ярусы, также как и надземные влияют друг на друга. Корни, образующие верхний подземный ярус, могут перехватывать дождевую воду у растений, корни которых находятся в более глубоких ярусах. В свою очередь корни, составляющие более глубокие подземные ярусы, перехватывают поднимающуюся капиллярно воду у корней верхних подземных ярусов.

Подземная ярусность хорошо выражена в лесных и луговых фитоценозах.

Фитоценоотические горизонты – структурные части биогеоценоотических горизонтов, выделение которых в биогеоценозах обосновано Ю.П. Бялловичем (1960). По Ю.П. Бялловичу, «биогеоценоотический горизонт есть вертикально обособленная и по вертикали далее не расчлененная структурная часть биогеоценоза. Сверху донизу биогеоценоотический горизонт однороден по составу биогеоценоотических компонентов, по взаимосвязи их, происходящим в нем пре-

вращения 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, грибами-паразитами, эпифитами и др.). Так, в лесах можно выделить следующие фитоценотические горизонты:

- *кроновый*, включающий кроны деревьев (ветви, листья) совместно с эпифитами;
- *стволовой*, включающий стволы деревьев с эпифитами и лианами, а также подлесок;
- *травяной*, травяно-кустарничковый или кустарничковый, включающий прикорневую часть стволов с эпифитами, травами и кустарничками, а также нижнюю часть подлеска;
- *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) горизонтов.

С вертикальной структурой фитоценозов также тесно связано понятие синузии, которое было введено в науку Х. Гамсом (1918). Вероятно, нет ни одной категории явлений, характеризующих структуру фитоценоза, представления о которых были бы столь разноречивыми, как синузии.

Синузия рассматривается как структурная часть фитоценоза, характеризующаяся строго определенным видовым составом, а главное, одинаковой жизненной формой входящих в нее видов, т.е. эколого-биологическим единством. Это, например, синузия сосны, синузия брусники, синузия зеленых мхов и другие синузий лесной зоны.

Синузия – всегда одноярусное образование. Если она состоит из растений одного вида, то называется простой; если из двух и более – то сложной. В понимании синузии намечаются два подхода: синузия – понятие экологическое, оно охватывает растения, относящиеся к одной жизненной форме в сообществе; синузия – понятие структурное, ценоотическое.

В связи с этим *синузией могут быть*:

- ярус, составленный растениями, относящимися к одной жизненной форме, если он однороден на всей территории, занятой фитоценозом;
- часть яруса в пределах участка, занятого микрофитоценозом, если весь ярус неоднороден и в различных микрофитоценозах, образующих данное сообщество, представлен растениями, относящимися к различным жизненным формам;
- совокупность эпифитов, относящихся к одной жизненной форме в пределах всего фитоценоза, если отсутствуют вариации в их экологических особенностях или на протяжении микроценоза, если в разных микроценозах эпифиты представлены разными жизненными формами;
- совокупность растений, обуславливающих аспект, характеризующихся развитием в одни и те же сроки.

Синузии классифицируют по количеству видов в них входящих, по расположению, по времени их существования.

1. По количеству видов:

- *одновидовые* – к разным синузиям будут относиться даже разные поколения одного и того же вида (ель взрослое растение и ель подрост);
- *смешанные* – ель и пихта, дуб и ясень и т.д.

2. По расположению:

- *наземные*;
- *эпифитные* (лишайники и мхи на стволах деревьев и т.д.);
- *эпиксильные* (некоторые лишайники, лианы);
- *эпилитные* (на минеральных субстратах).

3. По времени:

- *сезонные* (эфемероиды);

- *флюктуационные* (много влажности – хорошо развились гигрофиты);
- *демутационные* (восстановление нарушенного биотопа).

Горизонтальная структура фитоценозов определяется характером распределения растений по их площади. В естественных фитоценозах, как правило, ценопопуляции распределяются неравномерно, при этом в одних точках особи образуют скопления (группы), между которыми особи данной ценопопуляции не встречаются совсем или встречаются значительно реже.

В любой почве можно найти участки, в какой-то степени отличающиеся по плодородию. На этих участках будут в большей степени представлены те виды, у которых экологические требования более близки к экологическим условиям этих участков.

Климатические условия также накладывают свой отпечаток на характер сложения фитоценоза. Чем не благоприятнее климатические условия для растений, тем более разобщена растительность территории. Иногда она представлена в виде единичных экземпляров (пустыня).

Неравномерность распределения растений в фитоценозах обусловлена целым рядом причин:

- особенностями размножения растений и формой их роста;
- неоднородностью экотопа в разных точках, в которых особи находят неодинаковые условия существования;
- взаимоотношениями растений друг с другом;
- деятельностью животных;
- разнообразными влияниями человека.

Растения, размножающиеся корневищами (пырей, кострец), обычно располагаются группами вокруг материнского растения. Некоторые растения развиваются из одного куста, например, плотнокустовые злаки (луговик дернистый, овсяница овечья).

В целом, можно выделить следующие типы сложения фитоценоза:

- раздельное,
- раздельно-групповое,
- сомкнуто-групповое,
- сомкнуто-диффузное.

Раздельное сложение свойственно фитоценозу в первые фазы формирования. Растения при таком сложении расположены одиночно и оказывают друг на друга очень малое влияние.

Со временем одиночные растения размножаются, около них вырастают другие растения, но образующиеся группы еще не смыкаются. Фитоценоз приобретает *раздельно-групповое сложение*.

По мере дальнейшего расширения групп растительный покров смыкается, но еще ясно заметно, что он состоит из разнородных пятен. Это *сомкнуто-групповое сложение*.

Сформировавшемуся фитоценозу обычно свойственно *сомкнуто-диффузное сложение*, характеризующееся внедрением растений одних групп в группы других растений.

В зависимости от типа распределения доминантных ценопопуляций возникает два типа горизонтальной структуры – диффузный и мозаичный.

Диффузная структура характеризуется более или менее однородным (гомогенным) горизонтальным строением.

Регулярное распределение особей растений в пределах одной ценопопуляции – крайне редкое явление. Так же редко можно встретить 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. Закономерно повторяющиеся пятна, различающиеся составом видов или их количественным соотношением, связаны с фитоценотическими причинами. Это явление называется мозаичностью фитоценозов, а элементы мозаики – микрогруппировками.

Мозаичная структура характеризуется явно неоднородным (пятнистым) распределением доминантных ценопопуляций, в результате чего в фитоценозе выделяются мелкие участки, отличающиеся друг от друга по составу и строению. Наличие мозаичности имеет большое значение в функционировании фитоценозов, так как в мозаичных ценозах усложняется экологи-

биологический состав ценопопуляций, полнее используются ресурсы местообитания, повышается устойчивость фитоценозов.

В настоящее время различают несколько типов мозаичности по ее происхождению:

Фитогенная мозаичность обусловлена конкуренцией, изменением фитосреды или спецификой жизненных форм растений. Вариантом фитогенной мозаики может служить также мозаичность, связанная 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.

Клоновая мозаичность обусловлена неоднородностью фитоценозов, связанной с вегетативным размножением растений (земляника).

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 – вытаптывание вследствие рекреационной нагрузки, выпас сельскохозяйственных животных, выкашивание травяных и вырубка лесных растительных сообществ, ресурсными заготовками и т.д.

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

Демутационная мозаичность связана с восстановлением растительности в нарушенных местах. По происхождению демутационная мозаичность может быть различной, т.к. 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 (ветров).

Свойство покрова образовывать закономерные, повторяющиеся в разных местах территории сочетания ассоциаций обозначается как комплексность, а сами повторяющиеся сочетания называются растительными комплексами. Таким образом, *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.

Лекция 6.

ГРАНИЦЫ МЕЖДУ ФИТОЦЕНОЗАМИ. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЭКОТОНОВ

Между фитоценозами могут быть резкие границы, но чаще же переходы постепенны, незаметны. Этим вызваны трудности выделения фитоценозов. Постепенность переходов от одного типа фитоценоза к другому – следствие постепенного изменения экологических условий местообитания. Если изменяющиеся значения какого-либо фактора (например, условий увлажнения, засоления и т.д.) нанести на график, то им будут соответствовать и постепенно сменяющие друг друга сочетания видов растений. Исходя из этого, Л.Г. Раменским было разработано учение о непрерывности растительного покрова (московская школа геоботаники), или, как его часто называют, учение о континууме.

В качестве основных факторов, приводящих к континууму растительности, могут выступать следующие причины:

- экологическая специфичность видов;
- постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве;

– «растекание» видов в пространстве.

Многие ученые, следуя этому учению, не признают реальность существования фитоценозов. Вопрос о выделении (на графике и на местности) границ того или иного фитоценоза оказывается, по Л.Г. Раменскому, до некоторой степени условным и зависит не только от родства этого фитоценоза с соседними, но и от целевой установки, работы исследователя. Иными словами, границы между двумя фитоценозами могут отсутствовать и в разных случаях или разными исследователями могут быть проведены неодинаково.

В настоящее время учение о непрерывности растительного покрова получило широкое распространение, особенно в работах американских ученых: Х. Глизона (1939), Д. Куртиса (1958), Р. Уиттекера (1960), Ф. Иглера (1954), польского исследователя В. Матушкевича (1948). Основная идея этого учения – невозможность уложить все разнообразие сочетаний растений с множеством различных переходных группировок в ограниченное число ассоциаций. Сторонники этой концепции, как правило, считают фитоценозы (ассоциации, растительные сообщества) условными, абстрактными категориями, не существующими в природе, хотя, как полагают некоторые из них, необходимыми с практической или для теоретической точки зрения.

В связи с этим вопрос о существовании резких или постепенных границ между фитоценозами приобретает существенное значение. Л.Г. Раменский, Т.А. Работнов (1967) и другие сторонники теории континуума полагают, что правилом являются постепенные, неясные границы, а исключением – резкие.

Указанные выше 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. К этим причинам можно отнести:

- дифференцированность экотопов;
- трансформация среды растениями-эдификаторами;
- катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов (пожары и др.);
- деятельность животных;
- деятельность человека.

В связи с этим сторонники другого учения (ленинградская школа) – о дискретности растительного покрова, например В.Н. Сукачев, Г. Дюрье, в противоположность взгляду Л.Г. Раменского, считают, что, как правило, границы между ассоциациями резкие, но иногда возможны и плавные переходы.

На самом деле право на существование имеют обе теории. Характер границ между фитоценозами отражает влияние на среду растений-эдификаторов. Плавные переходы от одного ценоза к другому чаще наблюдаются там, где влияние эдификаторов не столь уж сильно изменяет среду, например на лугах, а резкие – там, где один мощный эдификатор сменяется другим (например, на границах участков леса, образованных различными древесными породами).

Как указывал Б.А. Быков (1957), эдификаторы своим влиянием в значительной степени определяют резкость границ даже при постепенной смене условий местообитания. Поэтому границы растительных ассоциаций намечены в природе резче, нежели границы местообитаний.

Природная среда и актуальные процессы, происходящие в ней, исследуются с различных позиций, однако генеральной целью всегда остается познание организации экосистемного (биогеоценотического) покрова Земли, его функционального единства и роли в поддержании гомеостаза биосферы. Много сделано для этого в области изучения экологии зональных экосистем различных природных зон Земли.

Однако, экотоны – переходные, граничные пространства между различными природными системами (экосистемами, ландшафтами), между природными и антропогенными системами, между различными средами (вода – суша) и между различными природными зонами (лес – тундра) оказались значительно менее исследованными. Вместе с тем, распространенность экотонов в природе огромна, а роль весьма существенна.

Эти переходные пространства имеют специфическую структуру и служат местом формирования и сохранения видового и биологического разнообразия. На экотонных территориях образуются экотонные биотические сообщества и экотонные системы. Они обладают особым составом, структурой и механизмами устойчивости, отличающимися от таковых в зональных экосистемах. Повышенная флуктуационная активность факторов среды представляет одну из главных особенностей экотонных территорий и акваторий, что определяет специфические экотонные структуру, режим функционирования, механизмы устойчивости и условия развития экотонных систем. Экотоны определяют возможность континуальности биогеоценотического покрова, осуществляя функцию соединения. Собственно экотоны играют роль «швов» между различными природными или природными и агротехноприродными системами и, одновременно, исполняют роль природных мембран и буферную функцию, а также функцию рефугиумов для ряда видов растений.

Кроме того, повышенная активность экологических и географических процессов на переходных территориях обеспечивает экотонам особо важную роль в эволюционном процессе, в развитии особенно быстротекущих процессов адаптациогенеза организмов, развития спонтанной гибридизации и симпатрического формообразования.

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, т.е. 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. Стоит отметить, что к таким видам растений относятся многие редкие и исчезающие виды, которые слабо конкурентноспособны, и поэтому могут расти только в условиях ослабленной конкуренции.

В настоящее время в результате деятельности человечества резко возрастает дробность и контрастность биогеоценотического и ландшафтного покровов, возникают множественные нарушения биогеоценотического континуума и, как следствие, появляются антропогенные и природно-антропогенные границы и формируются новые пограничные экотонные биотические сообщества и экотонные системы.

Наблюдения в разных природных зонах показывают, что процесс возникновения новых экотонов различного уровня сложности организации быстро прогрессирует. Например, на аридных территориях Средней Азии и Казахстана экотоны занимают уже около одной трети площади региона. Этот процесс получил название «экотонизации биогеоценотического (экосистемного) и ландшафтного покровов». Сохранение этой тенденции образования новых экотонов позволяет предположить, что природная среда планеты в будущем – это сфера господства экотонов. Именно поэтому столь важна проблема изучения экотонов, их организации, динамики, закономерностей развития (включая формирование и деградацию), их типологии и возможности контролировать процесс экотонизации и управлять развитием и динамикой экотонных систем.

Прежде, чем рассмотреть проблему динамики и развития экотонов в связи с особенностями их структурной организации, необходимо выявить основные типы экотонов. С одной стороны – это проблема пространственной дифференциации территории, на которой распространен комплекс экотонных сообществ, с другой – это проблема анализа структуры самих

природных или природно-антропогенных экотонных биотических сообществ или экотонных систем, существующих на этих переходных территориях.

Особый предмет исследования составляет анализ свойств экотонов. Мембранные, буферные, контактные свойства экотонных систем по-разному реализуются при разных типах их структурной организации, что, соответственно, требует дифференцированных способов управления.

В первичном понимании по Ф. Клементсу (1928) экотоны представляют собой контактные микрзоны между растительными сообществами или между соседними экосистемами. Они отличаются выраженным краевым эффектом: повышенной численностью организмов и проявлением разнообразных влияний сообществ организмов на физическое состояние среды собственного и соседних биоценозов. Они не образуют самостоятельных элементарных экосистем и являются объектом фитоценологического изучения.

В современном понимании экотонные экосистемы, в отличие от экотонов Ф. Клементса, представляют собой сложившиеся целостные элементарные экосистемы, обладающие географической специфичностью организации, занимают географически выделяемые территории и в этом смысле могут рассматриваться как географическое явление и объект биогеографического и геоэкологического изучения.

Когда мы говорим слово экотон, то обычно подразумеваем переходную территорию или даже трехмерное пространство и, вместе с тем, имеем в виду саму природную систему, существующую в этом пространстве. Однако экотонная система представляет собой предмет специального исследования, включающего не только анализ особенностей переходной территории, а более всего имеющего целью установление закономерностей биогеоценотических взаимосвязей внутри системы, определяющих ее функциональную целостность, тип организации и механизмы устойчивости.

По особенностям структурной организации экотонные системы принципиально отличаются от зональных экосистем, поскольку стратегия жизни биотических комплексов экотонов должна обеспечивать экотонной системе устойчивое существование в неустойчивой среде, характеризующейся, как правило, повышенной частотой и широким диапазоном флуктуаций ее показателей.

Поэтому следует четко различать понятия структура экотонной территории (пространства) и структура экотонной системы (хотя она также имеет пространственное выражение).

Так, территориальная структура экотона маргинальных участков оазисов обычно представлена контрастным чередованием заросших рудеральной растительностью участков и оголенных заселяющихся территорий, полос заброшенных полей на землях древнего орошения, где почва постепенно расселяется, и на этой же территории могут встречаться мозаично разбросанные фрагменты естественного экосистемного покрова в виде островов зональных экосистем и островов современных полей с агросистемами. Здесь же располагаются водоемы-накопители дренажных засоленных вод. Таким образом, пространственная структура гетерогенной экотонной территории показывает картину взаиморасположения различных биотических сообществ и экосистем как зональных, так и разных экотонных.

Структура же экотонных сообществ и экотонных систем на той же территории отражает схему взаимодействия составляющих сообщества организмов и схему функциональных взаимосвязей компонентов экотонной экосистемы. Главным предметом ее анализа является установление облигатных функциональных связей, обеспечивающих целостность системы как природного объекта, ее устойчивость, саморегуляцию и возобновимость.

Следует заметить, что молодое биотическое сообщество экотонного характера, состоит из ограниченного числа видов, даже в случае, если оно приобрело весьма широкое распространение. Например, примитивное сообщество растений-однолетников или сообщество галофитов, опоясывающее все берега Аральского моря и сдвигающееся вслед за регрессирующими водами моря, не станет экотонной экосистемой, пока не создаст механизм устойчивого самовоспроизводства всей системы, а не отдельно каждого вида.

В то же время биотическое сообщество, занимающее ограниченную площадь, может создать устойчивую экотонную структуру за счет успешной натурализации нового вселившегося вида, оказавшегося активным ценообразователем. Такой пример представляют заросли солянки Паулсена с участием астры солончаковой и лебеды татарской в зоне влияния Каракумского канала. Это сообщество проявляет способность к самовозобновлению.

Крупномасштабные антропогенные нарушения природной среды во второй половине прошлого столетия, охватившие целые регионы на разных континентах, привели к возникновению катастрофических экологических ситуаций. Таковы экологические катастрофы в Сахеле (Африка), в бассейне Аральского моря (Средняя Азия), трагедия Чернобыля (Восточная Европа) и другие. Как правило, глубокие нарушения природной среды вызывают быстрые перестройки и часто резкую деградацию природных систем – экосистем и ландшафтов.

Нарушения в составе и структурной организации экосистем и в межсистемных связях разрушает эргодичность ландшафтов – функциональную общность группы генетически связанных ландшафтов. На основе этого формируется вторичный эндогенный механизм саморазрушения системы взаимодействий ландшафтов и экосистем. Это вызывает перманентные перегруппировки видов в биотических сообществах, что служит основой возникновения явления пространственного саморасширения очага нарушений.

Трансформация природных систем при этом обычно проходит следующий ряд событий:

- изменение среды обитания (почвы, целостности земной поверхности, условий увлажнения территории, гидрологического режима водоемов и качества вод и т.п.);
- изменение в составе биотических сообществ, элиминация некоторых видов, в том числе ценообразователей и нарушение или ослабление биопродукционного процесса;
- развитие эрозионных процессов и усиление транспорта веществ, изменение и активизация геохимических потоков;
- активизация расселения растений и существенные изменения соотношений видов в сообществах, развитие быстро протекающих сукцессий;
- разрушение структуры зональных экосистем и ландшафтов и возникновение на время хаотических перемещений организмов и случайных взаимодействий;
- постепенное выявление участков, где возникают условия оптимума жизни второго порядка – оптимума для немногих специфических видов и на этих территориях формируются локальные малочленные (из 3-7 видов) сообщества растений, способных создавать всплески численности некоторых видов и всплеск активизации биопродукционного процесса;
- резкое возрастание мозаичности экологических условий, возникновение повышенной дробности и контрастности биотического покрова;
- формирование новой структуры изменившихся по составу биотических сообществ, которая качественно отличается от исходной более упрощенной схемой внутренних связей и несформированностью, случайным характером внешних взаимодействий.

Экологическая дестабилизация природной среды служит источником и базой развития процесса экотонизации природных систем и всей ландшафтной оболочки. Этот процесс характерен для зон экологических катастроф, но проявляется на значительно большей территории.

Множественные нарушения структуры и условий нормального функционирования элементарных экосистем, целостности и континуальности биогеоценотического покрова антропогенной деятельностью приводит к образованию очагов структурно-функциональных перестроек экосистем, с одной стороны, и к возникновению новых пограничных условий, с другой. Территории, которые подверглись разрушительному воздействию человека и где происходят активные перегруппировки видов в сообществах и расселение организмов, приобретают характер экотона. Здесь соседствуют коренные зональные экосистемы, их фрагменты и новообразованные экотонные сообщества и системы, находящиеся на разных стадиях развития, а также агропромышленные и техно-природные системы.

Такой очаг или полоса нарушений обычно имеет тенденцию к пространственной экспансии и захвату все большей территории в результате возникновения новых биогеоценотических связей и активного дальнейшего расселения видов-вселенцев, участие которых в перестройках

связей внутри биотических сообществ создает затем эндогенный механизм поддержания внутрисистемного дисбаланса.

Одновременно нарушается и схема межэкосистемных связей. В результате весь ландшафт утрачивает устойчивость и вовлекается в орбиту достаточно быстрых трансформаций.

Этот агрессивный процесс, в основе которого лежит образование многочисленных новых границ между экосистемами и возникновение экотонных сообществ, в настоящее время принято называть процессом экотонизации биогеоценотического и ландшафтного покрова.

Сложность управления процессом экотонизации заключается в том, что изменения в экосистемах с какой-либо определенной стадии становятся необратимыми. В связи с этим важнейшими путями ограничения развития процесса экотонизации следует признать усилия по сбалансированному развитию природы и хозяйства на основе обновленной стратегии природопользования и применения комплекса специальных мероприятий в природоохранных целях.

Лекция 7.

СУТОЧНАЯ, СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ

Каждый фитоценоз представляет собой не застывшее явление природы, а систему, находящуюся в состоянии постоянной динамики. Изменчивость фитоценоза во времени – это одна из наиболее характерных его особенностей. Фитоценозы претерпевают разнообразные изменения, которые можно разделить на модификации и смены.

К *модификациям* относят обратимые изменения фитоценозов. Это сравнительно непродолжительные и неглубокие, главным образом, количественные изменения признаков фитоценозов. Вызываются они обратимыми изменениями экологических условий и являются следствием приспособительных реакций растений на изменения этих условий. При восстановлении экологических условий в исходное состояние, возвращаются в исходное состояние и все обратимые признаки фитоценозов.

В зависимости от продолжительности модификаций различают суточную, сезонную и разногодичную изменчивость.

Суточная изменчивость фитоценозов обусловлена сменой дня и ночи, с которой сопряжено изменение различных факторов местообитания. Прежде всего, изменяются условия освещения, а вместе с ними изменяются температура, влажность, воздействие животных и другие факторы. Растения реагируют на суточные изменения экологических условий изменением интенсивности процессов жизнедеятельности. Кроме того, у ряда видов растений существуют суточные ритмы в цветении, в расположении листьев или соцветий. Все это ведет к незначительным изменениям во внешнем облике и структуре фитоценозов, в то время как видовой состав в течение суток остается неизменным.

Сезонная изменчивость фитоценозов, так же как и суточная, характеризуется строгой периодичностью. Она обусловлена двумя причинами – сезонными изменениями экологических условий и особенностями сезонного роста и развития растений. Флористический состав является одним из наиболее стабильных признаков, так как он практически не зависит от фенологического развития растений. Резко меняются по сезонам года состав вегетирующих и покоящихся ценопопуляций, возрастной состав (особенно у ценопопуляций однолетних растений), количественные соотношения ценопопуляций.

К изменчивым признакам в сезонной динамике фитоценозов относится также аспект, под которым понимают внешний вид фитоценоза, его физиономичность в каждое конкретное время года. Смена аспектов фитоценозов определяется сезонной динамикой их структуры и сменой фенологического состояния ценопопуляций. Смену аспектов переживают все фитоценозы, но не в одинаковой степени. Для травянистых фитоценозов, в особенности для степных и пустынных с большим участием эфемерных растений, характерна резкая смена аспектов, а для вечнозеленых хвойных лесов – слабая, визуально трудно различимая смена аспектов.

К *разногодичным изменениям*, называемым также *флюктуациями*, относят более продолжительные, по сравнению с сезонными, модификации фитоценозов. Это такие изменения,

которые осуществляются в течение нескольких лет и для которых временным масштабом измерения является один год. Флюктуации, также как и сезонные изменения, являются обратимыми и не ведут к смене одного фитоценоза другим. Однако, в отличие от сезонной изменчивости, флюктуации не отличаются строгой периодичностью, а совершаются то в одну, то в другую сторону от какого-то среднего состояния фитоценоза.

Флюктуациям подвержены почти все признаки фитоценозов, но не в одинаковой степени. Наиболее устойчив флористический состав фитоценоза, достаточно сильно могут флюктуировать признаки структуры, продуктивность, характер фитосреды и т.д. Травянистые фитоценозы подвержены более резким разногодичным изменениям, нежели лесные. Наименее подвержены флюктуациям фитоценозы, образованные вечнозелеными растениями.

Флюктуации могут быть вызваны различными причинами, но главнейшую роль играют циклические изменения климатических и гидрологических условий. Так, во влажные годы в одном и том же фитоценозе сильнее разрастаются более влаголюбивые виды, а в засушливые, наоборот, более засухоустойчивые. Для фитоценозов пойменных лугов большое значение имеет продолжительность затопления весной. Если пойма остается под водой более длительный период, чем обычно, то в травостое большую роль начинают играть гигрофиты и даже болотные виды.

Флюктуации фитоценозов бывают настолько резкими, что создается впечатление смены одного фитоценоза другим. Однако, в отличие от смен, флюктуации всегда завершаются через сравнительно непродолжительное время возвратом к исходному состоянию.

Т. А. Работнов предлагает различать следующие основные типы флюктуаций: экотопические (климатогенные), фитоциклические, зоогенные, антропогенные.

Экотопические (климатогенные) флюктуации связаны с различиями по годам в метеорологических, гидрологических и др. условиях экотопа. Экотопические флюктуации свойственны все типам экосистем. Например, урожайность пойменного луга в разные годы может изменяться в 10 раз, облик сообщества может преобразовываться за счет изменения состава доминирующих видов трав. В лесных экосистемах наиболее значительные флюктуации происходят в травяной синузии.

Фитоциклические флюктуации связаны с особенностями биологических ритмов растений, входящих в состав растительных сообществ. Примером могут служить массовые урожаи дуба черешчатого в широколиственных лесах, которые случаются один раз в 4 – 10 лет, и сосны кедровой сибирской в таежных лесах, которые бывают один раз в 3 – 4 года. На следующий год после массового плодоношения наблюдается обильное семенное возобновление.

Зоогенные флюктуации обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных. Например, в широколиственных лесах в годы массового развития непарный шелкопряд уничтожает практически всю листву на деревьях, а его экскременты обильно удобряют почву. Дополнительное питание и улучшение режима освещенности повышают продуктивность травяного яруса в 1,5 – 2 раза, а также приводят к увеличению проективного покрытия светолюбивых видов трав.

Антропогенные флюктуации связаны с изменениями антропогенного влияния на растительные сообщества при экстенсивном режиме хозяйственного использования. Например, состав травостоя пастбищ может сильно изменяться в зависимости от режима выпаса или сенокоса.

Другой важной формой флюктуаций являются *регенерационные мозаики*, связанные с процессами восстановления экосистемы после локальных нарушений. Эта форма динамики характерна для сообществ разных типов, что нашло отражение в концепции мозаично циклической организации экосистем. Суть этой концепции заключается в том, что устойчивое сосуществование многих видов в одной экосистеме достигается за счет постоянно происходящих в ней естественных локальных нарушений в результате жизнедеятельности и смерти отдельных особей и их групп (смерть и падение старых деревьев, уничтожение подроста деревьев, рыхление, уплотнение и удобрение почвы животными и пр.), приводящих к созданию новых микроместобитаний.

Возрастные изменения – вызываются изменением возрастной структуры популяций растений, образующих фитоценоз, в частности возрастными изменениями (онтогенезом) эдификаторов. Роль вида в фитоценозе определяется не только его численностью, экологическими особенностями, но и возрастным составом его популяции, потому что отдельные особи, входящие в состав популяции вида, в связи с различиями в возрасте и жизненном состоянии сильно отличаются друг от друга по массе подземных и надземных органов и по интенсивности влияния на среду и другие растения. Слабые изменения условий произрастания какого-либо вида сказываются преимущественно на численности ювенильной части его популяции, а более глубокие изменения резко влияют на количество генеративных особей, и многие экземпляры взрослых растений находятся в вегетативном состоянии и т.д. Возрастные смены могут быть очень длительными, от нескольких лет до нескольких десятков лет, например, развитие лесного сообщества от стадии молодняка до спелого леса. Оно сопровождается не только изменением возраста дерева-эдификатора, но и соответствующими изменениями фитосреды и соотношений компонентов растительного покрова (не выходящими за рамки одного фитоценоза, например ельника-кисличника). Однако изменения фитосреды, т.е. режимов средообразующих факторов, не выходят за пределы определенной нормы, соответствующей растительным условиям, подходящим для данного типа сообщества. Длительность прохождения фитоценозом возрастных стадий определяется условиями существования вида в данном фитоценозе и урожайностью семян.

Лекция 8.

СУКЦЕССИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ, ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Как было показано выше, фитоценозы претерпевают разнообразные изменения, которые можно разделить на модификации и смены.

К *сменам* относят необратимые изменения фитоценозов, которые ведут к замещению одного фитоценоза другим. В отличие от модификаций, смены носят более глубокий характер, так как затрагивают не только изменение количественных соотношений ценопопуляций, но всегда сопровождаются существенными изменениями флористического состава фитоценозов.

Способность к сменам – одно из важнейших свойств фитоценозов, обусловленное двумя причинами: во-первых, тем, что фитоценозы представляют собой открытые системы, испытывающие различные воздействия внешних факторов, поэтому направленные изменения факторов вызывают смены фитоценозов; во-вторых, тем, что сами растения способны существенно изменять среду, в результате чего возникают смены. Поскольку обе эти причины действуют постоянно в каждом фитоценозе, постольку ни один фитоценоз не может существовать вечно, рано или поздно он сменяется другим фитоценозом. Такие смены носят название сукцессий.

Теорию сукцессий изначально разрабатывали геоботаники, но затем стали широко использовать и другие экологи. Одним из первых теорию сукцессий разработал Ф. Клементс и развил В. Н. Сукачев, а затем С. М. Разумовский.

Сукцессия растительности – это последовательный ряд смены серийных (временно существующих) растительных сообществ на конкретном местообитании после выведения конкретной экосистемы из состояния динамического равновесия. В результате сукцессии на конкретном местообитании восстанавливается исходное растительное сообщество.

Коренное сообщество растений устойчиво и в данных климатических условиях не изменяется. При этом конкретная экосистема возвращается в свое исходное состояние и пребывает в нем до тех пор, пока не изменятся климат, рельеф, гидрологический режим, пока вновь не пройдет пожар, или не случится какая-то другая катастрофа. И вновь начнется новая сукцессия, которая либо приведет к восстановлению исходного сообщества, либо нет. Если прошел пожар, лес вырубил, луг или степь распахали и потом забросили, то, скорее всего, сукцессия завершится восстановлением коренного сообщества, которое так же, как и исходное, будет находиться в состоянии относительного равновесия с внешней средой. Однако если изменился климат, понизился или повысился уровень грунтовых вод, сообщество растений, выведенное из

состояния равновесия, в процессе сукцессии не восстановится прежним. Оно будет коренным, согласуясь с новыми условиями среды, но иным, чем исходное коренное сообщество.

В зависимости от причин, вызвавших сукцессии, их делят на автогенные и аллогенные.

Автогенные сукцессии вызываются внутренними факторами, заложенными в самих фитоценозах, в свойствах слагающих фитоценоз растений, в особенностях влияния их на среду. Примером автогенных сукцессий могут служить: зарастание водоемов, заболачивание леса или луга, восстановление исходного типа фитоценоза после пожара, вырубки и т.п.

Автогенные сукцессии разделяются на сингенез и эндоэкогенез.

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 однолетние растения 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.

Автогенные сукцессии очень разнообразны, они могут быть *первичными* и *вторичными*, *прогрессивными* (увеличивают видовое богатство, повышают продуктивность) и *регрессивными* (уменьшают видовое богатство и снижают продуктивность), *быстрыми* и *медленными*. Как правило, они необратимы и протекают постоянно. Несмотря на спонтанность этих сукцессий, их может вызвать также и человек, нарушающий растительность. При этом на месте нарушения начинаются восстановительные автогенные сукцессии.

Все разнообразие автогенных сукцессионных процессов можно свести к четырем принципиальным моделям сукцессии.

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.

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 пациентности. 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 травостои, типичные для данной зоны.

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.

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-фитоценотическими типами стратегий. Роль взаимодействия популяций при данном типе сукцессий незначительна и пред-

шественники 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.

Аллогенные сукцессии обусловлены внешними по отношению к фитоценозам факторами. 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.

В зависимости от действующего фактора различают: *климатогенные* (наступление или отступление ледника), *эдафогенные* (засоление водоемов), *зоогенные* (подпруживание рек бобрами, в результате чего затопляются участки поймы), *антропогенные* (распашка, сенокошение, вырубка леса и т.д.) сукцессии.

По типу развития растительного покрова различают *первичные сукцессии* (формирование сообщества на первично незаселенных растениями субстратах) и *вторичные* (на месте уничтоженных сообществ). Примером первых может быть зарастание вновь возникшего острова на реке, вторых – восстановление леса на вырубке.

А.Г. Воронов выделяет в процессе сукцессии растительности на обнаженных почвах или грунтах две фазы:

- заселение оголенной территории и формирование фитоценоза из поселяющихся на голых площади растений (простая группировка растений, состоящая из случайного их сочетания);
- смена одного сформировавшегося фитоценоза другим (сложная группировка растений).

Фитоценозы, формирующиеся на оголенных площадях, на первой стадии развития характеризуются: случайным составом растений, отсутствием сомкнутого растительного ковра, слабым воздействием на среду и почти полным отсутствием взаимовлияния между особями. *Простые смешанные группировки*, существующие весьма длительное время – это сообщества однотипных накипных лишайников на камнях, бурьянистая стадия залежи.

Сложная группировка – следующая за простой группировкой стадия развития фитоценоза. Она характеризуется следующими признаками: видовой состав не вполне постоянен, сообщество незамкнутое, новые виды могут легко в него проникать; виды распространены еще не диффузно, хотя в скопления особей одного вида могут проникать особи других видов; намечаются ярусы; взаимное влияние растений становится более заметным; обычно образована несколькими видами различных жизненных форм.

Стадия замкнутого фитоценоза – следующая стадия развития фитоценоза, которая характеризуется: крайне затрудненным проникновением в него новых видов и равномерным, не слишком густым распределением особей отдельных видов. Стадия замкнутого фитоценоза представлена двумя формами сочетаний растений – фитоценозами зарослей и двух- и более ярусными фитоценозами. Многоярусные фитоценозы развиваются не в столь суровых условиях, как заросли. Это все типы лугов (пойменные, суходольные, залежные), все лесные сообщества.

Границу между флуктуационными изменениями (обратимыми сменами) в фитоценозе и сукцессиями (необратимыми сменами одного фитоценоза другим) провести трудно. Сукцессии накладываются на изменения, происходящие в растительном сообществе – суточные, сезонные, многогодичные, онтогенетические. Для того чтобы различить, каким изменениям соответствуют те или иные явления в жизни растительного покрова, необходимы стационарные исследования и сравнение фитоценозов, существующих в различных условиях и представляющих как бы проекцию в пространстве тех изменений, которые осуществляются в растительном покрове в течение определенного времени.

В процессе сукцессий возникают биогеоценозы, в наибольшей степени соответствующие условиям среды, как климатическим, так и эдафическим, а также состоящие из «подогнанных» к совместному обитанию видов со свойственным этому ценозу фитоклиматом и гидрологическим режимом. Эта завершающая стадия сукцессии получила название *климаксовой, климакса*.

В качестве основного критерия классификации климакса рассматривается длительность жизни доминантов серийных и климаксовых сообществ:

Аклимакс. В данном случае время генерации доминантов меньше цикла изменений условий среды и флуктуации сообществ постоянны. Климаксовые и серийные сообщества в таком случае неразличимы. Примером аклимакса могут служить сообщества планктона.

Циклоклимакс. Такой тип устойчивого состояния сообщества, в котором время генерации доминантов совпадает с годовыми колебаниями условий среды. Как климаксовые сообщества, так и серийные в данном случае могут быть охарактеризованы главными доминантами-однолетниками. В качестве примера циклоклимаксовых сообществ могут рассматриваться некоторые сообщества пустынь, формируемые однолетними растениями.

Катаклимакс. В данном случае генерация доминантов происходит в период между повторяющимися нарушениями среды, уничтожающими растительность. Это могут быть, к примеру, пожары, сели. Климаксовые и серийные сообщества в данном случае будут в большей или меньшей степени различаться.

Суперклимакс. Характерен для тундры. В данных условиях формируется крайне низкая биомасса сообщества и более или менее стабильные популяции растений. При этом генерация доминантов длительна, а изменения среды незначительны. Все это приводит к тому, что серийные и климаксовые сообщества формируются из одних и тех же видов и различаются лишь своей структурой.

Эуклимакс. По-видимому, наиболее широко распространенное устойчивое состояние фитоценоза, возникающее в условиях длительной генерации доминантов и более или менее непрерывно изменяющегося состава доминантов в ходе сукцессии. Данные фитоценозы характеризуются, как правило, высокой биомассой. Серийные сообщества при этом хорошо отличаются от климаксовых. Примером подобного процесса может служить классическая «клемментсовская» сукцессия, которая приводит к развитию лесной растительности.

В современной фитоценологии концепция климакса играет важную роль, но климакс не абсолютизируется, а понимается как тенденция формирования фитоценозов зонального типа.

Каждому фитоценозу свойственна не только изменчивость, но и устойчивость. Устойчивость фитоценозов в первую очередь зависит от продолжительности жизни их эдификаторов. Так, фитоценозы, образованные однолетними растениями, менее устойчивы, чем фитоценозы с господством многолетних растений. С другой стороны, большое влияние на устойчивость растительных сообществ оказывает степень устойчивости занимаемых ими местообитаний. Например, пойменные лесные фитоценозы, местообитания которых изменяются сравнительно быстро в связи с регулярным отложением аллювиальных наносов, отличаются малой устойчивостью – продолжительность их существования измеряется несколькими годами или десятилетиями. В то же время, устойчивость зональных темнохвойных лесов, занимающих устойчивые водораздельные местообитания таежной зоны, измеряется столетиями.

По происхождению различают *естественные* (коренные и производные) и *искусственные* фитоценозы.

Естественные коренные фитоценозы – это природные растительные сообщества, возникшие без постороннего вмешательства извне. Например, отдельные участки Национального парка Беловежская пуша.

Нарушения, как антропогенного, так и природного генезиса могут полностью трансформировать фитоценоз. Это происходит при пожарах, вырубках, выпасе скота, рекреационной нагрузке и т.п. В этих случаях формируются *естественные производные фитоценозы*, которые постепенно изменяются в сторону восстановления коренного, если воздействие нарушающего агента прекратилось.

К *естественным фитоценозам* Беларуси относят:

- широколиственные леса;
- смешанные широколиственно-хвойные леса;
- мелколиственные леса;
- хвойные леса;
- кустарники;
- верховые болота;
- переходные болота;
- низинные болота;
- пойменные луга
- материковые луга;
- прибрежные фитоценозы;
- водные фитоценозы.

Если воздействие на естественные фитоценозы долговременно (например, при рекреации) формируются сообщества, приспособленные к существованию при данном уровне нагрузки. Так, деятельность человека привела к образованию фитоценозов, ранее не существовавших в природе (например, сообществ на токсичных отвалах промышленных производств).

В целом, учитывая огромное воздействие человека на природные экосистемы, которое нередко приводит к коренному их преобразованию, необходимо различать собственно искусственные и антропогенно-трансформированные фитоценозы.

К *искусственным фитоценозам* относят:

- полевые угодья;
- сады и ягодники;
- лесозащитные посадки;
- приусадебные хозяйства;
- растительность урбанизированных территорий (парки, скверы, бульвары и т.д. в городах, поселках).

Все эти растительные сообщества могут напоминать естественные фитоценозы, хотя не равновесны и не устойчивы во времени.

К *антропогенно-трансформированным фитоценозам* относят:

- растительность вдоль транспортных магистралей;
- растительность вдоль оросительных и осушительных каналов;
- растительность заброшенных карьеров;

- растительность по берегам искусственных водоемов;
- окультуренные луга, используемые под сенокосение;
- луга, используемые под пастбища;
- канализированные реки;
- водохранилища, используемые для хозяйственной деятельности (рыбоводство и т.д.);
- лесные массивы с высокой рекреационной нагрузкой.

По уровню антропогенной трансформации выделяют:

– *слабо трансформированные фитоценозы* – близкие к саморегулирующимся системам, но отличающиеся от них слабо нарушенным естественным покровом (естественные луга с умеренным выпасом скота);

– *полуприродные умеренно трансформированные фитоценозы* с частично саморегулируемым режимом функционирования и не высоким уровнем биологического разнообразия (улучшенные сенокосы);

– *радикально трансформированные фитоценозы* – самостоятельно не регулируемые, с низким уровнем биологического разнообразия (луга с интенсивным выпасом скота).

Лекция 9

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ И ОРДИНАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ

Классификация растительности (синтаксономия) – раздел фитоценологии, включающий в себя теоретическое учение и практические методы по выделению условно однородных типов (фитоценозов) из фитоценотического континуума и их субординацию в синтаксономическую иерархию.

Синтаксономия применяет опыт таксономии, которая уже к началу XX столетия была достаточно развитой наукой. Сложность классификации растительности объясняется тем, что растительные сообщества в отличие от видов – это условности, объединённые в многомерный континуум. Кроме того, растительные сообщества обладают невысоким уровнем целостности, что ведёт к изменчивости архетипов (наборов диагностических признаков) синтаксонов, иногда очень значительной. Также в синтаксонах более низких рангов весьма редко представлены полностью диагностические виды высших единиц. Все это обусловило значительную сложность выделения синтаксономических единиц и установление диагнозов сообществ.

До начала 1970-х годов существовало множество подходов к классификации растительности, которые постепенно трансформировались в два основных подхода: доминантный (физиогномический) и эколого-флористический.

При *доминантном подходе* синтаксоны выделяются по доминантам отдельных ярусов растительных сообществ. Основными единицами доминантной классификации являются *формация* – совокупность сообществ с одним доминантом (например, формация дубовых лесов) и *ассоциация*, которая выделяется на основании доминантов различных ярусов (например, дубрава рябиново-кисличная). Этот подход является простым и целиком применимым к лесной растительности бореальных, суббореальных и субтропических лесов, то есть там, где в составе сообщества имеются несколько явных доминантов с сильными эдификаторными свойствами и где растительный покров обладает высокой степенью дискретности.

Доминантная классификация растительности возникла при систематизации сообществ лесов умеренного климата с выраженными доминантами. 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. 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 местобитания. Примерами ассоциаций будут являться сосняк вересково-лишайниковый, ракитниково-лишайниковый, можжевельниково-мшистый, березово-орляковый и др.

Но этот подход является неприменимым при классификации лугов, рудеральной растительности, растительности вырубок и гарей, где доминанты могут быстро меняться в разные годы и даже сезоны и обладают слабыми эдификаторными свойствами, что ведет к большой вариабельности видового состава сообществ, и растительный покров характеризуется контину-

альностью и гиперконтинуальностью. Потому все большее распространение приобретает флористический подход.

Возникновение *эколого-флористического подхода к классификации* связано с именем швейцарского геоботаника Ж. Браун-Бланке. Метод классификации растительности, названный его именем, основывается на группировке сообществ в соответствии с подобием флористического состава, который отображает экологические условия и стадию сукцессии, и установлении синтаксонов от более низких к высшим. Синтаксоны в системе Браун-Бланке выделяются на основании диагностических видов, среди которых отличают характерные, дифференцирующие и константные:

- *характерные виды* встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других;

- *дифференцирующие виды* диагностируют границы своего ареала и входят в состав нескольких синтаксонов;

- *константные виды* встречаются с высоким постоянством, но проходят через этот синтаксон транзитом.

Виды, константные для более низких единиц, могут быть дифференцирующими или характерными для высших. Но есть мнение, что разница между дифференцирующими и характерными видами незначительная, и часто их объединяют в единую группу диагностических видов (в этом случае константные виды рассматриваются отдельно).

При классификации фитоценозов сходные сообщества объединяют в группы – классификационные единицы. Низшая единица классификации – ассоциация – совокупность однородных фитоценозов, имеющих более или менее одинаковый внешний облик, сходный флористический состав и одни и те же доминирующие виды по ярусам. Ассоциация включает фитоценозы, сходные по своему флористическому составу, структуре, сезонной и многолетней динамике и по условиям существования.

Создание названий синтаксонов, их видоизменение и отмена регулируется «Кодексом фитосоциологической номенклатуры», впервые опубликованным в 1976 году. Существуют следующие основные ранги синтаксономической классификации (сверху вниз): класс (окончание *-etea*), порядок (*-etalia*), союз (*-ion*), ассоциация (*-etum*). При выделении синтаксона указывают фамилию его автора и год утверждения.

Названия ассоциаций даются перечислением русских названий доминирующих растений каждого яруса фитоценоза, начиная с самого верхнего яруса (сосна обыкновенная + ель европейская – брусника + черника – мох плеурозиум) или латинских родовых и видовых названий доминантов (*Pinus sylvestris* + *Picea abies* – *Vaccinium vitis-idaea* + *Vaccinium myrtillus* – *Pleurozium schreberi*) с прибавлением к основе латинских названий суффиксов *-etum*, *-osum*, *-estosum*: *Piceetum oxalidosum* (от *Picea* и *Oxalis*) – ельник кисличный.

В основу *генетической классификации* положены закономерности процессов возникновения и развития леса, она включает все стадии развития лесных насаждений и поэтому может служить целям прогноза их будущего состояния. Основная классификационная единица – тип леса. Это этап лесообразовательного процесса. Объем конкретного типа леса оценивается и определяется показателями, устойчивыми и относительно постоянными на протяжении полного цикла развития одного поколения лесообразующей породы (от зарождения до отмирания) на данном участке, относящемся к определенному типу лесорастительных условий. Такими показателями являются: лесообразующая и сопутствующие ей древесные породы, форма рельефа, к которой приурочен тип леса, и ход роста лесообразующей породы, условно оцениваемый через производительность (бонитет) на стадии физической спелости ее преобладающего в древостое поколения. В понятие тип леса важнейшей составной частью входит понятие тип условий местопроизрастания. Под ним понимаются участки территории, принадлежащие к сходным формам рельефа и характеризующиеся качественно однородным режимом комплекса природных факторов, обуславливающих однородный лесорастительный эффект.

Общие принципы построения географо-генетических классификаций типов леса сформулированы Б.П. Колесниковым. И.С. Мелехов на основе генетической типологии развил уче-

ние о типах вырубок, предложил альтернативное название «динамическая типология», но четко не объяснил различия между «генетической» и «динамической» классификациями.

Любая отрасль знаний не может обойтись без упорядочения изучаемых объектов, их сортировки по тем или иным признакам, т.е. их классификации. Актуальность и необходимость классификации растительности связана с тем, что без данной процедуры невозможно обойтись во многих случаях: при описании растительного покрова, при выработке типологии хозяйственных угодий (лесных, сенокосных, пастбищных, рекреационных и др.); при сельскохозяйственной оценке земель и т.д.

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

При *индуктивном подходе* классификационная схема начинается 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.

Метод Браун-Бланке, в его классическом понимании, основывается на характерных видах и однозначной дихотомии. Этот подход оправдал себя при классификации естественных богатых видами сообществ, когда выделялся ряд синтаксонов, с которыми соотносилась часть сообществ, а другие рассматривались как переходные. Но при использовании такого метода для классификации гиперконтинуальной рудеральной растительности возникли сложности, связанные с широкой экологической амплитудой, эврибионтностью входящих в неё видов. Это приводило к невозможности выделить характерные для той или иной ассоциации виды.

Поэтому в 1974 году чешские ботаники К. Копечки и С. Гейни предложили так называемый дедуктивный метод классификации синантропной растительности, который заключается в том, что вместе с ассоциациями выделяются сообщества, которые подчиняются непосредственно классу или порядку, или одновременно двум высшим синтаксонам на основе представления в них диагностических видов высших единиц. Различают базальные сообщества (сформированные «своим» доминантом) и дериватные (доминант которых является диагностическим видом другого синтаксона).

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.

В 20-м веке геоботаническая наука начала постепенно отходить от описательного подхода в сторону объяснения существующих закономерностей в растительном покрове. Начали применяться разнообразные статистические подходы к анализу накопленных данных. Наибольшее распространение, в связи с широким распространением вычислительной техники, получили методы ординации.

Ординация – это собирательное понятие для обозначения многомерных методов обработки данных о связи растительности и условий среды. Она позволяет расположить описания растительности вдоль некоторых осей, опираясь на данные их видового состава, что дает возможность проследить существующие взаимосвязи между экологическими факторами и составом растительности. Кроме того, с помощью методов ординации можно представлять результаты классификации растительности и оценивать взаиморасположения выделенных групп по отношению к факторам среды. Впервые термин ординация был введен Гудалом (1954).

Ординация растительности – упорядочение фитоценозов вдоль некоторых осей, определяющих характер варьирования растительности. Ординация является наиболее естественной процедурой, соответствующей непрерывности растительного покрова. *Методы ординации* делятся на прямые (ординация ведется по реальным факторам среды – экологическим, пространственным, временным) и непрямым (упорядочение объектов происходит вдоль направления изменения сходства между описаниями), одномерные (ординация вдоль одного фактора или одной оси) и многомерные (вдоль нескольких факторов или осей).

К достоинствам прямой ординации можно отнести легкость ее построения и интерпретации осей. Однако, поскольку выбор осей осуществляется вручную, то всегда существует вероятность пропустить какой-либо фактор, играющий доминирующую роль, и нет никакой возможности проверить, насколько полно выбранные оси отражают структуру растительности. С другой стороны, непрямая ординация позволяет найти оси максимально влияющие на изменчивость видового состава, но в дальнейшем требуется их интерпретация, т.е. нахождение реальных экологических факторов максимально приближенных к построенным гипотетическим осям, что, к сожалению, не всегда возможно.

Первым методом прямой ординации, откуда и берет начало это направление обработки геоботанических данных, является *градиентный анализ растительности*. Впервые он был разработан и предложен для применения Л.Г. Раменским (1956). Суть метода достаточно проста: одновременно с геоботаническим описанием площадок измеряется интересующий нас фактор среды. По этому фактору ранжируются сделанные описания. Далее все описания (объем выборки должен быть достаточно большим 100-300 описаний) группируются по классам выбранного градиента (обычно достаточно 5-7 групп). После группировки по классам и вычисления среднего обилия строится график, на одной оси которого расположен измеренный фактор среды, по другой обилие вида.

Большой объем выборки требуется для того, чтобы полученные средние значения в группах можно было анализировать на статистическую достоверность методами однофакторного дисперсионного анализа. Кроме большого количества описаний для более эффективного изучения распределения популяций по выбранному градиенту среды, необходимо, чтобы описания были схожи по всем другим характеристикам. Например, для изучения влияния высотной поясности на состав растительности надо рассматривать только открытые склоны и только южной экспозиции.

В качестве примера прямой одномерной ординации можно рассмотреть эдафо-фитоценотические ряды, разработанные В.Н. Сукачевым. Фитоценотический ряд показывает, как ассоциации или группы ассоциаций последовательно располагаются в зависимости от изменения какого-либо фактора. В природе ассоциации или группы ассоциаций, образующие эдафо-фитоценотический ряд, могут встречаться на разобренных участках территории:

1) Ельники-зеленомошники. Встречаются в условиях расчленённого рельефа, на более или менее богатых суглинках, а также глинах и супесях. К этой группе относят ельники кисличные, черничные и брусничные.

2) Ельники-долгомошники (в моховом ярусе господствует кукушкин лён). Встречаются в условиях более или менее равнинного рельефа на слабо дренированных почвах с признаками заболачивания (состав почв тот же, что и в ельниках первой группы).

3) Ельники сфагновые. Встречаются в условиях равнинного рельефа, нередко в котловинных понижениях, на не дренированных заболоченных почвах. Моховой покров состоит в основном из сфагновых мхов.

4) Ельники травяные. Располагаются по дну долин небольших речек и ручьёв в виде узких полос на богатых сырых почвах с проточным увлажнением. Хорошо развит травяной покров.

5) Ельники сложные. Приурочены к богатым, хорошо дренированным почвам, часто с близким залеганием известняков. В этих лесах хорошо развиты подлесок и травяной покров, присутствуют широколиственные породы – дуб, клен, липа.

Эти пять групп ассоциаций образуют экологические ряды, отражающие изменения еловых лесов в зависимости от увлажнения и богатства почвы. Ряд А (от кисличного к брусничному ельнику) – увеличение сухости почвы и некоторое обеднение почвы. Ряд В (от кисличного к сфагновому ельнику) – увеличение увлажнения и ухудшения аэрации почвы. Ряд С (от кисличного к сложному ельнику) – увеличение богатства и аэрации почвы. Ряд Д (от кисличного к приручьевому ельнику) – увеличение проточного увлажнения. Ряд Е (от кисличного к сфагновому ельнику) – увеличение застойного увлажнения и уменьшение аэрации почвы.

Таким образом, леса, относящиеся к формации ельников, весьма разнообразны. Они могут расти и вдоль ручьев в условиях проточного увлажнения, бывают сильно заболоченными или развиваются на богатых питательными веществами почвах, по типу сложных ельников и т.д. В то же время эти ряды представляют и сукцессионные серии смен при изменении условий существования в соответствующем направлении.

На практике часто возникает необходимость рассматривать одновременно несколько экологических факторов. Например, в горах сообщества резко изменяются в зависимости от градиентов как высоты над уровнем моря, так и топографического увлажнения, по этому должны быть исследованы оба градиента. Для изучения подобных сообществ, определяемых более чем одним фактором, применяют многофакторный градиентный анализ (обычно двухфакторный). В этом случае, отображать полную информацию об изменении вида по факторам, как это делалось в однофакторном анализе, гораздо сложнее, поэтому проводится редукция данных. С этой целью на графике выделяют только оптимумы обилия, т.е. такие параметры экологического фактора, при которых вид развивается максимально продуктивно, и в дальнейшем сравнивают только эти числа.

В качестве примера прямой двухмерной ординации рассмотрим разработанную для лесов Полесья эдафическую сетку. В основе лесотипологической системы Алексеева – Погребняка лежат два фактора: трофность (плодородие почв) и влажность. По трофности выделяют четыре ступени: боры, суборы, сложные суборы и дубравы, причем перечисленные названия условны. Так, к группе, названной дубравами, относят некоторые еловые, пихтовые и лиственничные леса, связанные с богатыми почвами. По влажности выделяют шесть ступеней: ксерофильные (очень сухие), мезо-ксерофильные (сухие), мезофильные (свежие), мезо-гигрофильные (влажные), гигрофильные (сырые) и ультрагигрофильные (болота). Всевозможные сочетания ступеней трофности со ступенями влажности дают 24 варианта, которые могут быть изображены в виде сетки, где слева направо возрастает трофность, а сверху вниз – влажность местообитаний.

Система Алексеева – Погребняка очень наглядна и внешне весьма проста. Она имеет свои достоинства и недостатки, сыграла значительную практическую роль в лесном хозяйстве, особенно в южных районах европейской части СССР, однако, с позиций теоретической фитоценологии она критиковалась за ориентацию исключительно на почвенные условия, а не на растительность, и получила прозвище «фитоценология без фитоценозов».

В общем случае, когда требуется рассмотреть влияние многих факторов, причем некоторые из них могут быть зависимыми друг от друга, используется канонический анализ соответствий. Сущность метода состоит в том, что он выбирает такую линейную комбинацию факторов среды, которая дает максимальные расстояния между видами (геоботаническими описаниями). Поскольку в этом случае осями ординации оказываются линейные комбинации экологических факторов, то зависимые экологические характеристики выстраиваются параллельно друг другу и не вносят искажений в полученную картину.

Таким образом, методы прямой ординации достаточно просты и эффективны в использовании. Они позволяют без больших вычислительных затрат построить ординационную картину (например используя Microsoft Excel) и легко ее интерпретировать. Однако у этих методов существует ряд недостатков. Они слабо учитывают возможность совместного действия факторов, приводящих порой к совсем неожиданным результатам. Кроме того, значимым фактором может оказаться что-то неучтенное, например, кочковатость болота или загрязнение тяжёлыми

металлами. Предложенные же методы не позволяют проверить насколько выбранные оси объясняют всю изменчивость растительного покрова.

Если, при прямой ординации все расчеты опираются на факторы среды измеренные напрямую или определенные другим образом, то методы непрямой ординации главным образом опираются на видовой состав рассматриваемых геоботанических описаний. Непрямая ординация визуально показывает вариабельность данных, существующие в них структуры и тренды. Поэтому оси ординации не всегда несут в себе ясный биологический смысл, и задачей исследователя становится найти те экологические факторы, которые максимально коррелируют с построенными осями.

Приведем математическую формулировку: исходными данными является прямоугольная матрица $n \times m$, где n – число геоботанических описаний, а m – число видов, найденных на всех площадках. Геоботанические описания (виды рассматриваются как точки в многомерном пространстве, где они встречены) являются координатами этих точек. Задачей ординации является отобразить эту многомерную картину на плоскости (или в пространстве) таким образом, чтобы графически показать взаимное расположение исследуемых объектов. Одним из основных условий при таком проецировании является сохранение расстояний между объектами (минимально возможное их искажение).

К наиболее распространенным методам непрямой ординации относятся: полярная ординация, анализ главных компонент, анализ соответствий, смещенный анализ соответствий, неметрическое многомерное шкалирование и т.д.

Одной из первых методик непрямой ординации предложенных для анализа растительности была Висконсинская *полярная ординация* или анализ Брея-Кёртиса, названная так с одной стороны, по фамилиям авторов, а с другой – по задаче об ординации лесов американского штата Висконсин, где она впервые была применена. Алгоритм расчётов этой ординации довольно прост. Вначале строится матрица расстояний между отдельными описаниями при этом можно использовать любую меру сходства или различия, от коэффициента Жаккара до Евклидова расстояния. Затем выбирают два самых различных сообщества (т.е. сообщества, между которыми минимальный коэффициент сходства). Если минимальное значение коэффициента достигается у нескольких пар сообществ, выбирается та пара, у которой минимальна сумма всех значений коэффициентов сходства с остальными описаниями. Эти сообщества определяют противоположные концевые точки первой оси. Координаты каждого описания относительно этой оси можно вычислить по теореме Пифагора, поскольку мы знаем с одной стороны, расстояние между опорными описаниями, а с другой – расстояние от каждого из этой пары до третьего описания, то можно вычислить координату третьего описания на оси x .

Подобным образом строится вторая ось ординации. Пара концевых точек для второй оси должна отвечать следующим условиям: оба описания должны находится в средней части первой оси, сходство между этими описаниями должно быть минимальным, а их координаты относительно первой пары концевых точек близки. Если этим условиям отвечает несколько пар сообществ, то в качестве концевых точек второй оси выбираются те, для которых наибольшее значение имеет вертикальная дистанция. После того, как выбраны концевые точки второй оси, относительно нее все вычисления повторяются и т.д. Теперь геоботанические описания могут быть представлены как точки в пределах некоторого пространства осей, однако это будут не градиенты экологических факторов. Построенные оси лишь отражают изменения видового состава описаний.

Предложенный метод обладает вполне ощутимыми недостатками. Прежде всего, не ясна проблема с выбором опорной пары для второй и последующей осей. Также наблюдается высокая чувствительность к случайным отклонениям, способным серьёзно искажать результаты ординации. Однако, в целом, этот метод вполне применим к анализу маловидовых сообществ, в частности водораздельных лесов.

В 1973 году Хилл предложил выявлять скрытый градиент среды при помощи так называемого *реципрокного взвешивания* или *анализа соответствий*, которое породило целое семейство методов ординации.

Алгоритм стартует с произвольного задания весов для описаний либо для видов. Для определенности предположим, что веса заданы для геоботанических описаний. Далее для каждого вида рассчитывают его средний вес. Соответственно, зная веса всех видов можно заново определить веса для описаний. Если вид отсутствует в описании, то его обилие приравнивается к нулю. Такие итерации продолжаются до тех пор, пока веса не стабилизируются. Причем можно строго показать, что такие итерации сходятся (т.е. стабилизация всегда будет достигнута), и результат не зависит от выбранных начальных значений. Эти величины и являются координатами описаний и видов в первой оси ординации. Вторая ось (и все последующие) строится по аналогичному принципу, но в вычисления вводится дополнительный шаг, направленный на то, чтобы вторая ось была независимой от первой. Таким образом, смысл расчета второй оси – получение дополнительной информации из данных о видах по сравнению с первой осью.

Описанный алгоритм применяется в широко известной геоботаникам программе TWINSpan (Hill, 1979), предназначенной для кластеризации геоботанических описаний и видов. В этой программе алгоритм реципрокного взвешивания используется для упорядочивания видов и описаний перед процедурой деления пополам.

Однако данный анализ сам по себе не оправдал возложенных на него надежд, поскольку обладал рядом существенных недостатков. Если первая полученная ось может представлять влияние одного сильного фактора среды, то вторая и последующая оси фактически являются искажениями той же самой первой оси и зачастую не вскрывают влияние других факторов. Кроме того, этот метод сильно увеличивает влияние редких видов на получающуюся ординационную картину, что не очень корректно с точки зрения геоботаники. При работе этого метода возникает так называемый эффект подковы, когда точки отдельных описаний выстраиваются на графике в дугу. Это связано с возникновением квадратичных связей между осями.

Для устранения эффекта подковы – главного недостатка метода анализа соответствий Хиллом и Гауком (1980) был разработан *бестрендовый анализ соответствия*. Он отличается от своего предшественника тем, что после вычисления первой оси она проходила дополнительный шаг детрендирования, в ходе которого ось разбивалась на сегменты и в каждом сегменте срезались отклонения от предыдущего. Такой подход, имеет и обратную сторону, т.к. приводит к сглаживанию изменений, связанных с одним из скрытых градиентов, т.е. кроме артефактных подков он разрушает и реально существующие тренды в данных, если таковые попадутся. Таким образом, корректировка дефектов данным методом может иногда привести к непреднамеренному уничтожению информации, имеющей экологическую ценность.

Одним из наиболее интересных и дающих хорошие результаты методов ординации является *алгоритм неметрического многомерного шкалирования*. Изначально он разрабатывался для обработки данных в психологии, однако сейчас нашел применение и в экологии. Его преимуществом является то, что он не требует от исходных данных никаких начальных предположений. Для работы алгоритма требуется всего лишь задать некоторую функцию, которая бы определяла расстояние между рассматриваемыми объектами (например, коэффициент Сьеренсена для определения сходства между геоботаническими описаниями). Алгоритм моделирует размещение точек в некотором n -мерном пространстве, где n (число ординационных осей) заведомо невелико, таким образом, чтобы расстояния между точками в n -мерном пространстве были как можно ближе к расстояниям определенным для наших исходных объектов. Для определения степени сходства между исходной матрицей расстояний и расстояниями между точками вводится функция стресса. Стресс равный нулю обозначает полную тождественность сравниваемых матриц. Соответственно, задача ординации сводится к подбору таких координат точек в новом пространстве, чтобы величина стресса между модельной и эмпирической матрицей была минимальной.

Многие эксперты признают, что этот метод дает наиболее адекватные результаты, особенно в больших блоках материала с сильными случайными отклонениями. Однако и у него существует ряд недостатков. Для построения ординационного пространства данным методом требуется большой объем вычислений, даже по современным меркам. Другим недостатком яв-

ляется то, что число ординационных осей надо указывать самому геоботанику, однако как его определять – не всегда ясно.

Таким образом, методы непрямо́й ординации позволяют определить структуру исследуемых объектов, даже если она нам изначально не известна. Существует возможность подобрать и оценить, какие экологические параметры объясняют наблюдаемую ординационную картину. Однако при использовании формальных методов анализа экологических данных следует иметь в виду, что любой исключительно формальный анализ в той или иной степени оказывается фальсифицированным, далеким от реальности и зачастую трудно интерпретируемым биологически, поэтому результаты ординации требуют дополнительной проверки другими способами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова, В.Д. Изучение смен растительного покрова / В.Д. Александрова – М.–Л.: Наука, 1964.
2. Александрова, В.Д. Классификация растительности / В.Д. Александрова. – Л.: Наука, 1969.
3. Блюменталь, И.Х. Очерки по систематике фитоценозов / И.Х. Блюменталь. – Л.: Наука, 1990.
4. Быков Б.А. Геоботанический словарь // Б.А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1973.
5. Быков. Б.А. Геоботаника / Б.А. Быков. – Алма -Ата: Наука, 1978.
6. Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г. Вальтер. – М.: Мир, 1982.
7. Василевич, В.И. Статистические методы в геоботанике / В.И. Василевич. – Л.: Наука, 1969.
8. Василевич, В.И. Очерки теоретической фитоценологии / В.И. Василевич. – Л.: Наука, 1983.
9. Воронов, А.Г. Геоботаника / А.Г. Воронов. – М.: Высшая школа, 1973.
10. Галанин, А.В. Некоторые вопросы организации растительного покрова: Пространственная структура экосистем / А.В. Галанин.– Л.: Изд-во ВГО, 1982.
11. Галанин, А.В. Опыт сопряженного анализа типологических структур конкретных флор: Теоретические и методические проблемы современной флористики / А.В. Галанин. – Л.: Наука, 1987.
12. Галанин, А.В. Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова / А.В. Галанин. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991.
13. Галанин, А.В. Ценотическая организация растительного покрова / А.В. Галанин. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989.
14. Гельтман, В.С. Географический и экологический анализ лесной растительности Белоруссии / В.С. Гельтман. – Мн.: Наука и техника, 1982.
15. Горышина, Т.К. Экология растений / Т.К. Горышина. – М.: Высшая школа, 1979.
16. Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М.: Мир, 1967.
17. Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – М.: ИПП «Гриф и К», 2005.
18. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1989.
19. Ипатов, В.С. Фитоценология. Учебники / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова. – СПб: Изд-во С.-Петербург ун-та, 1999.
20. Миркин, Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1989.
21. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности: Учебник. / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. – М.: Логос, 2001.
22. Миркин, Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б.М. Миркин. – М.: Наука, 1985.
23. Миркин, Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б.М. Миркин. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
24. Миркин, Б.М. Фитоценология: Принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1978.
25. Миркин, Б.М. Что такое растительное сообщество / Б.М. Миркин. – М.: Наука, 1986.
26. Наумова, Л.Г. Основы фитоценологии / Л.Г. Наумова. – Уфа, 1995.
27. Ниценко, А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования / А.А. Ниценко. – Л.: Наука, 1971.
28. Парфенов, В.И. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В.И. Парфенов, Г.А. Ким, Г.Ф. Рыковский. – Мн.: Навука і тэхніка, 1985.
29. Работнов, Т.А. История геоботаники / Т.А. Работнов. – М.: Аргус, 1995.

30. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: МГУ, 1992.
31. Работнов, Т.А. Экспериментальная фитоценология / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1987.
32. Разумовский, С.М. Закономерности динамики биогеоценозов / С.М. Разумовский. – М.: Наука, 1981.
33. Раменский, Л.Г. Избранные работы: Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л.Г. Раменский. – Л.: Наука, 1971.
34. Раменский, Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л.Г. Раменский. – Л.: Наука, 1971.
35. Розенберг, Г.С. Модели в фитоценологии / Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1984.
36. Сукачев, В.Н. Избранные труды / В.Н. Сукачев. – Л.: Наука. – Т. 1. – 1972.
37. Сукачев, В.Н. Избранные труды / В.Н. Сукачев. – Л.: Наука. – Т. 1. –Т. 2. – 1973.
38. Сукачев, В.Н. Избранные труды / В.Н. Сукачев. – Л.: Наука. – Т. 1. –Т. 3. 1975.
39. Тихомиров, В.Н. Геоботаника: курс лекций. / В.Н.Тихомиров. – Мн.: БГУ, 2006.
40. Трасс, Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития / Х.Х. Трасс. – Л.: Наука, 1976.
41. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980.
42. Шенников, А.П. Введение в геоботанику. / А.П. Шенников. – Л.: ЛГУ, 1984.
43. Юркевич, И.Д. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование / И.Д. Юркевич, Д.С. Голод, В.С. Адериho. – Мн.: Наука и техника, 1979.
44. Юрцев, Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению / Б.А. Юрцев. – Л.: Наука, 1987.
45. Ярошенко, П.Д. Геоботаника / Ярошенко, П.Д. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.
46. Humboldt, A. Essai sur la geographie des plantes, acompagne dune tableau physique des regions equinoxiales / A. Humboldt. – Paris, 1805.
47. Hult, R. Forsok til analytisk behandling af vaxtformationerna / R. Hult. – Helsingfors, 1881.
48. Kerner, A. Das Pflancenleben der Donaulander / A. Kerner. – Innsbruck. 1863.
49. Lippmaa, T. Grundzuge der pflanzensociologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands / T. Lippmaa, – Univ. Tartuensis.1935.
50. Tansley, A.G. Introduction to plant ecology / A.G. Tansley. – London. 1946.

Учебное издание

Бученков Игорь Эдуардович

Геоботаника

краткий курс лекций

Редакторы
Корректор
Компьютерная верстка

Подписано в печать 201 . Формат 60×90 ¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура Times. Ризография.
Усл. печ. л. . Уч.-изд. л. .
Тираж экз. Заказ № .

Издатель и полиграфическое исполнение
учреждение образования «Международный государственный
экологический университет имени А. Д. Сахарова»

ЛИ № 02330/0131580 от 28.07.2005 г.
Республика Беларусь, 220070, г. Минск, ул. Долгобродская, 23
E-mail: info@iseu.by
<http://www.iseu.by>