

**Лекция**  
**для студентов специальности «Биология» профили «Биохимия»,**  
**«Генетика»**

**Основы экологии и географии растений.**

**План**

- 1. Ботаническая география – наука о закономерностях географического распределения видов растений и растительности.**
- 2. Основные разделы.**
- 3. Место геоботаники в системе биологических наук.**
- 4. Цели и задачи геоботаники.**
- 5. Этапы становления и развития геоботаники как науки.**
- 6. Основные понятия и термины Ботанической географии**
- 7. Понятие о фитоценозе.**
- 8. Условия и ресурсы среды.**
- 9. Классификация экологических факторов.**
- 10. Абиотические факторы: космические, планетарные, климатические, почвенные.**
- 11. Биотические факторы.**
- 12. Антропогенные факторы.**

**Ботаническая география** - наука о закономерностях географического распределения видов растений и растительности по поверхности Земли. Ботаническая география подразделяется на географию растений и географию растительности.

**Основные разделы.**

**География растений** - раздел ботанической географии, изучающий закономерности распространения видов растений и более крупных систематических категорий по земной поверхности. География растений подразделяется на флористическую географию, экологическую географию и историческую географию растений.

**География растительности (в широком смысле)** - научная отрасль, изучающая закономерности распространения по земной поверхности растительного покрова. Часто географию растительности также называют геоботаникой.

**Геоботаника** - научная отрасль, изучающая растительные сообщества, их состав, строение, развитие, классификацию, их зависимость от среды и

влияние на нее, особенности фитоценотической среды. Объект геоботаники - фитоценозы и создаваемый ими растительный покров. Широкое развитие в геоботаники получило учение о растительном покрове как непрерывном целом - континууме.

### **Место геоботаники в системе биологических наук.**

Знание геоботаники необходимо каждому биологу, особенно работающему на уровне организмов, популяционном, видовом уровне и уровне сообществ, т.к. она позволяет познать структуру (отвечает на вопрос «как устроено растительное сообщество?») и динамику растительных сообществ (отвечает на вопрос «почему здесь произрастает именно такое сообщество и что будет здесь в будущем?»). Поэтому, как учебная дисциплина «Геоботаника» («Фитоценология», «Фитосоциология») преподается во всех Университетах мира на биологических факультетах.

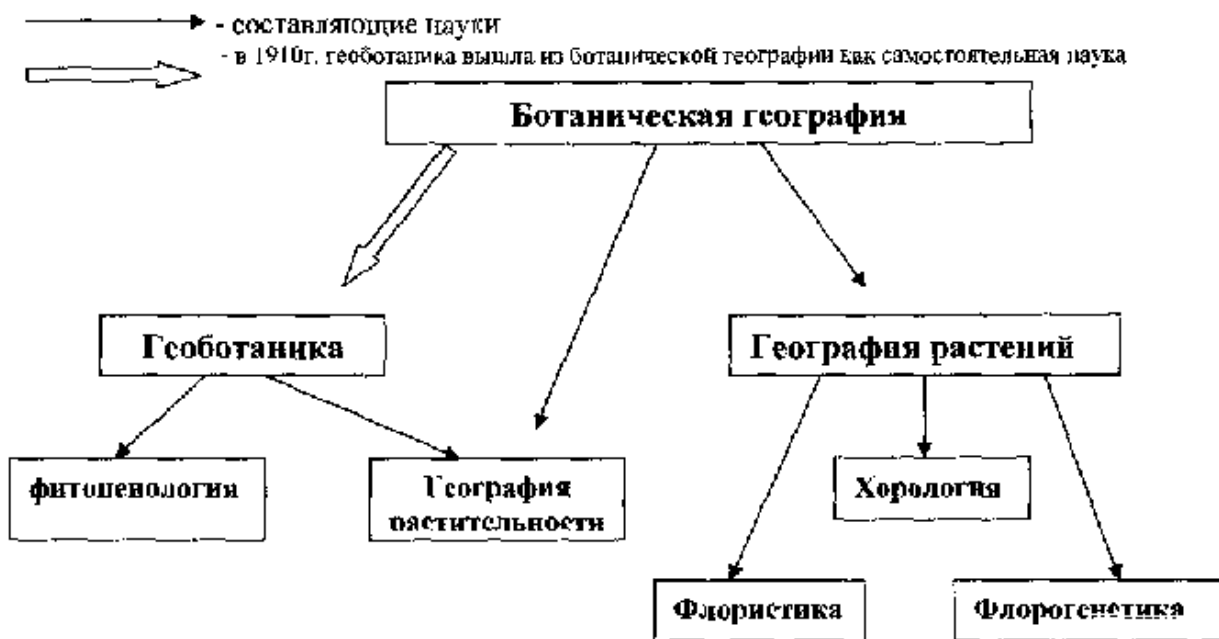
Термин «Геоботаника» был одновременно предложен в 1866 русским ботаником-почвоведом Ф.И. Рупрехтом и немецким ботаником А. Гризенбахом. Геоботаника состоит из двух разделов (наук): фитоценологии (фитосоциологии (в западноевропейской литературе)) и собственно географии растительности.

**Фитоценология** – наука о фитоценозах. Термин «фитоценология» предложен австрийским фитоценологом Х. Гамсом в 1918г.

**География растительности (в узком смысле)** – наука о закономерностях географического распределения синтаксонов (растительных сообществ различного ранга) по поверхности Земли.

Кроме того геоботаника включает в себя и экологию (демэкологию и синэкологию), т.к. изучает вопросы взаимоотношений популяций видов и растительных сообществ с окружающей средой; и в тоже время именно по этим разделам геоботаника входит в экологию. Геоботаника делится также на общую (рассматривает общие закономерности состава, структуры, динамики и географии растительных сообществ) и специальную (изучает особенности тех же свойств фитоценозов применительно к отдельным типам растительности: лесную растительность изучает лесоведение, растительность тундры – тундроведение, лугов – луговедение, болот – болотоведение, определением условий среды по растительности занимается индикационная геоботаника). Геоботаника входит в междисциплинарный научный комплекс «Наука о растительности», который исследует закономерности отношения растений к условиям среды в пространстве и во времени начиная от уровня индивидуума и популяции и заканчивая инфраценотическим уровнем (флора, комплексы растительности). В данный комплекс наук также входят: экологическая физиология растений, популяционная биология и экология растений (демэкология), синэкология (экология сообществ), ботаническая география (включая географию растений (флористика, флорогенетика

(история флор), хорология (наука об ареалах таксонов)) и географию растительности).



### Цели и задачи геоботаники.

**Цель геоботаники** – познание причин и закономерностей формирования взаимоотношений растительных сообществ с условиями местообитания.

Основные **задачи** геоботаники:

- Изучение состава и структуры фитоценозов.
- Изучение закономерностей распределения фитоценозов по эколого-ценотическим градиентам и их динамики фитоценозов.
- 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 размещения и устойчивого использования.

### Этапы становления и развития геоботаники как науки

Развитие фитоценологии в XX столетии характеризовалось наличием двух противоположных концепций природы растительного покрова. Это

обусловило различные пути изучения растительности в зависимости от предпочитаемой концепции.

Первая — **концепция дискретности растительного покрова** — рассматривает сообщества как реальные, объективно существующие исторически обусловленные единицы, отделённые один от другого более или менее тонкими границами. Это концепция получила широкое распространение на начальных этапах развития фитоценологии 1910-е-1950-е годы и связано с именами ведущих геоботаников того времени — Ф. Клементса (США) и В. Н. Сукачёва (Россия). Сообщество рассматривается как некий аналог организма с относительно жёстко детерминированной структурой и динамикой.

Вторая концепция — **концепция континуализма** — рассматривает фитоценозы как условности, искусственно выделенные из растительного континуума. Она начала вытеснять концепцию дискретности с 1950-х годов. Это концепция основывается на индивидуалистической гипотезе, впервые сформулированной русским учёным Л. Г. Раменским в 1910 году. Суть этой гипотезы в том, что каждый вид специфичен по своим отношениям к внешней среде и имеет экологическую амплитуду, не совпадающей полностью с амплитудами других видов (то есть каждый вид распределенный «индивидуалистически»). Каждое сообщество образуют виды, экологические амплитуды которых перекрываются в данных условиях среды. При смене какого-нибудь фактора или группы факторов постепенно уменьшают богатство и исчезают одни виды, появляются и увеличивают богатство другие виды, и таким путём свершается переход от одного типа растительных сообществ к другому. Ввиду специфичности (индивидуальности) экологических амплитуд видов эти смены происходят не синхронно, и при постепенной смене среды растительность изменяется также постепенно. Потому объективно существующих сообществ с детерминированной структурой и динамикой выделить невозможно.

Сегодня считается, что растительный покров представляет собой сложное единство дискретности и континуальности. В суббореальных и бореальных лесах степень дискретности возрастает; на лугах, в степях, тропических лесах она уменьшается и возрастает степень континуальности.

**Таким образом развитие геоботаники можно свести к трем этапам:**

1. **Предистория (допарадигмальный период).** В этот период геоботаника была частью ботанической географии, не имела своего понятийного аппарата, четко поставленных задач. Этот период уходит своими корнями в 16 век и продолжался вплоть до 1910г., когда состоялся 3 Международный ботанический конгресс в г. Брюссель, где впервые было сформулировано определение основного синтаксона (единицы классификации) растительности – ассоциации.

2. **История (период парадигмы дискретности растительности, организмизма) (1910 – 1960-е).** Данная парадигма была названа так потому,

что в ее основе лежала идея сходства между фитоценозом и организмом (фитоценоз как аналог организма). Растительные сообщества рассматривались как результат коэволюции, т.е. эволюции посредством взаимного приспособления видов, уподобляя виды взаимосвязанным частям организма. Фитоценозы представлялись с четкими естественными границами, и считалось, что все фитоценозы можно объективно пересчитать, т.е. создать естественную классификацию фитоценозов.

3. **Современный этап (период парадигмы континуума) (с 1970-х до наших дней).** Критику концепции дискретности растительности мы находим в сделанном еще в 1910г. русским геоботаником-луговедом Леонтием Григорьевичем Раменским в докладе «О принципах непрерывности растительного покрова» и в трудах американского геоботаника Г.Глинзона. Л.Г. Раменский считал, что, каждый вид индивидуально распределен в пространстве и по-своему приходит и уходит из сообщества при его изменении (виды растений это «не рота солдат, шагающих в ногу»). Т.о., естественная растительность – это непрерывное явление, многомерный непрерывный объект, т.е. растительность, рассматривается как непрерывная мозаика популяций видов растений, связанных условиями среды – в этом и заключается парадигма континуума. Основное различие двух концепций в том, что концепция дискретности постулировала возможность создания объективной естественной классификации фитоценозов, т.е. количество фитоценозов конечно, т.к. есть четкие границы между ними, а континуалисты считают, что возможно создать только искусственную, субъективную классификацию растительности, которая необходима для удобства работы с растительными сообществами, т.к. фитоценозы постепенно (континуально) переходят друг в друга (сменяют друг друга во времени и пространстве) и поэтому границы между ними условны и зависят от того, в каком масштабе мы разобьем континуум фитоценозов на условно однородные части (синтаксоны).

## **Основные понятия и термины Ботанической географии**

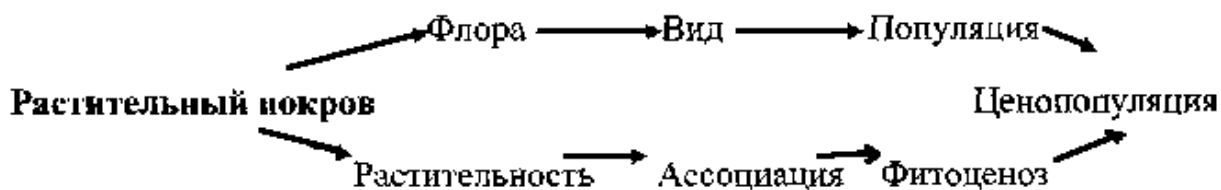
**Понятие флора, растительность, растительный покров. Их взаимодействие и взаимообусловленность**

**Флора** – исторически сложившаяся совокупность видов растений произрастающих или произраставших в прошлые геологические эпохи на определенной территории или акватории.

**Растительность** – совокупность растительных сообществ (фитоценозов) произрастающих или произраставших на определенной территории или акватории.

Флора и растительность исторически связаны между собой, так как флористический состав определяет состав фитоценозов, слагающих растительность.

**Растительный покров** (растительный мир) – безранговая система растительного мира, которая включает в себя флору и растительность.



Основной таксономической единицей в геоботанике является **растительная ассоциация**. По В. Ф. Лейсле «ассоциация — это наиболее мелкая, хорошо улавливаемая физиономическая единица растительного покрова... совокупность участков растительности, имеющих одинаковую физиономичность, структуру, видовой состав и расположенных в сходных условиях местообитания». Таким образом ассоциация — это сходные сообщества растений (Совокупность фитоценозов, сходных по видовому составу, структуре и взаимоотношениям видов между собой и средой). Ассоциации фитоценозов отличаются рядом признаков — видовым и флористическим составом, ярусностью, обилием видов, проективным покрытием, количественным соотношением видов. Ассоциации объединяют в **группы ассоциаций**, группы ассоциаций — в **формации**, формации — в **классы формаций и типы растительности**.

Конкретным выражением растительной ассоциации является растительное сообщество(фитоценоз).

### **Понятие о фитоценозе.**

Основной объект фитоценологии – фитоценоз. Термин предложен И.К. Пачоским в 1915г., а в 1918г. независимо от И.К. Пачоского сформулирован Х. Гамсом.

**Фитоценоз** – это элементарный участок растительности, для которого характерно: относительная однородность по внешнему облику, видовому составу, строению и структуре, относительно одинаковой системой 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 — сложная, динамичная, постоянно развивающаяся система, которая чутко реагирует на малейшие изменения условий окружающей среды. В фитоценозе наблюдается сезонная и многолетняя

его изменчивость. Формирующее влияние на фитоценоз оказывает борьба за существование (конкуренция за свет, воду, пищу, пространство). Растения также сами участвуют в средообразовании. Например, в лесу деревья перехватывают большую часть света и создают условия неполного и отфильтрованного по спектральному составу освещения под пологом леса для трав. Существуют прямые влияния растений друг на друга (паразитизм, полупаразитизм, аллелопатия). Регуляторами отношений в растительном сообществе могут быть травоядные животные, насекомые, патогенные микроорганизмы и т.д. Каждый вид растений имеет свой диапазон распределения по каждому фактору среды. Но обычно он занимает не все те местообитания, в которых он может расти, а те, где он наиболее конкурентоспособен.

Как и всякое явление в природе, фитоценозы возникают, развиваются и сменяются подобными молодыми или другими фитоценозами. Флора более консервативна и изменяется медленнее, чем растительность, состоящая из фитоценозов, так как одни и те же виды могут образовывать различные фитоценозы.

Фитоценоз является частью биогеоценоза, его основным энергетическим блоком, аккумулирующим солнечную энергию.

**Биогеоценоз** – взаимообусловленный комплекс живых и косных (абиотических, неживых)) компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергии; является экосистемой, которая по границам совпадает с фитоценозом. Понятие «Биогеоценоз» было введено в 1942г. академиком Владимиром Николаевичем Сукачевым. Экосистема – безразмерная, безграничная функциональная система, состоящая из сообществ живых организмов и среды их обитания. Понятие «экосистема» введено в 1935г. английским геоботаником А. Тенсли. Как говорил В.В. Мазинг (1966г.) размер экосистемы может быть «от кочки до оболочки» (капля дождя, дерево, биогеоценоз, биосфера, пилотируемый космический корабль et cetera). Элементарная единица биогеоценоза – консорция. Биогеоценоз состоит из биоценоза и экотопа.

**Экотоп** – определенный режим экологических факторов (воздушный, водный, температурный, минерального питания, температурно-радиоационный и др.) на участке земной поверхности. Состоит из климатопа и эдафотопы и/или гидротопы.

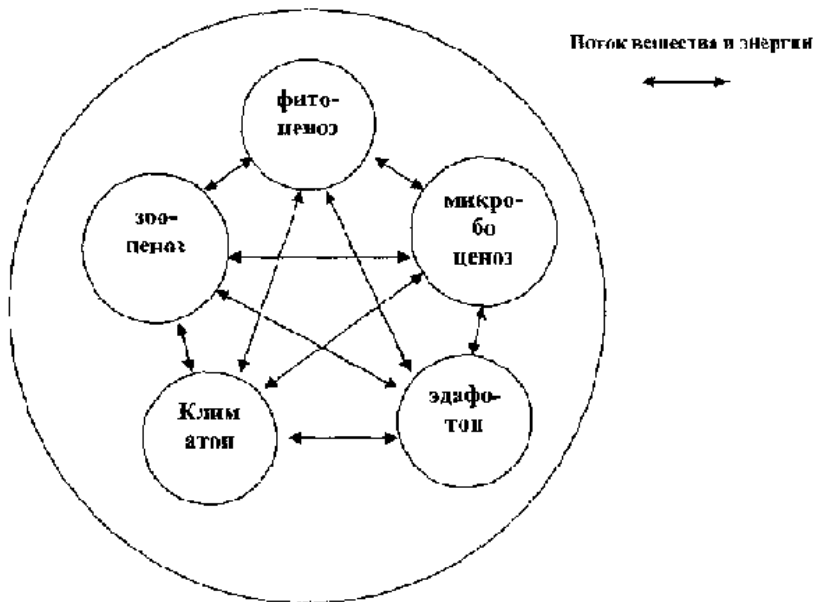
**Биоценоз** – сообщество организмов в пределах биотопа. Термин «биоценоз» впервые был предложен в 1887г. немецким биологом К. Мебиусом. Биоценоз состоит из: фитоценоза, зооценоза и микробоценоза.

**Биотоп** – участок земной поверхности (суши или водоема) с проживающими на нем живыми организмами и однородными абиотическими условиями среды, т.е. экотоп, преобразованный живыми организмами (биоценозом).

Границы биогеоценоза определяются по горизонтали границами входящего в него фитоценоза, а по вертикали – высотой надземных органов

растений и глубиной проникновения их подземных органов, а также микроорганизмов

Схема взаимодействий компонентов биогеоценоза («Звезда Сукачев») [1]



Фитоценоз является центральным компонентом биогеоценоза по 2 причинам:

1. Он определяет границы биогеоценоза.
2. Является главным аккумулятором энергии и вещества в биосфере Земли. Доказательство: фитомасса составляет 95-98% всей биомассы планеты Земля.

#### Свойства фитоценоза:

- Континуум – свойство растительных сообществ (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.
- Фитоценозу присуща эмергентность (англ. emergence от лат. emergo – появляться, выходить). Эмергентность — возникновение новых свойств у системы, появление целостности, невозможность предсказать свойства системы, зная свойства всех ее элементов. (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) она



приближается к нулю, и сообщество можно рассматривать как простую сумму популяций; у сомкнутых фитоценозов с интенсивной интерференцией (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.

**Условия и ресурсы среды** - взаимосвязанные понятия. Они характеризуют среду обитания организмов. Условия среды обычно определяют как экологические факторы, оказывающие влияние (положительное или отрицательное) на существование и географическое распространение живых существ.

Экологические факторы очень многообразны как по своей природе, так и по воздействию на живые организмы. Условно все факторы среды подразделяются на три основные группы.



**Абиотические факторы** - это факторы неживой природы, прежде всего климатические: солнечный свет, температура, влажность, и местные: рельеф, свойства почвы, соленость, течения, ветер, радиация и т.д. Эти факторы могут влиять на организмы прямо, то есть непосредственно, как свет или тепло, либо косвенно, как например, рельеф, который обуславливает действие прямых факторов - освещенности, увлажнения, ветра и пр.

К абиотическим факторам относятся *космические, планетарные, климатические и почвенные.*

**Космические и планетарные факторы** - это солнечное излучение и основные параметры Земли как небесного тела: форма, вращение, наклон земной оси

Солнечное излучение состоит в основном из электромагнитного (светового) и теплового излучений, благодаря которым возникла и развивается жизнь на Земле.

Вращение Земли вокруг Солнца и своей оси обеспечивает смену времен года, дня и ночи. Наклон земной оси и форма нашей планеты влияют на распределение тепла по поверхности Земного шара. Космические планетарные факторы обусловили образования широтных географических поясов (экваториальный, тропический, умеренный и полярный).

**К климатическим факторам** относятся: температура, свет, влажность воздуха, атмосферное давление, осадки, ветер.

Температура. Все растения существуют в определенном диапазоне температур. Большинство из них лучше всего растут при температурах 18-25 градусов по Цельсию. Однако некоторые растения выдерживают сильные морозы, а некоторые повышение температуры до 60 градусов.

Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны длиной более 0,3мкм составляют 10% лучистой энергии, достигающей земной поверхности. В небольших дозах они необходимы животным и человеку. Под их воздействием в организме образуется витамин D. Наибольшее влияние на организм оказывает видимый свет с длиной волны 0,4-0,75 мкм, чья энергия составляет около 45% общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Синий(0,4-0,5мкм) и красный(0,6-0,7мкм) свет особенно сильно поглощается хлорофиллом.

Инфракрасное излучение составляет 45% от общего количества лучистой энергии падающей на Землю. Инфракрасные лучи повышают температуру тканей растений и животных, хорошо поглощаются объектами неживой природы, в том числе водой.

Влажность .В природе, как правило, существуют суточные колебания и влажности воздуха, которые наряду со светом и температурой регулируют активность организмов. Влажность как экологический фактор важна и тем, что изменяет реакцию организма на температурные колебания. Температура

сильнее влияет на организм, если влажность очень высока или низка. Точно так же роль влажности повышается, если температура близка к пределам выносливости данного вида.

Климат во многом определяет формирование экосистем внутри географических поясов (географических зон). Так, в умеренном поясе образуются зоны хвойных (тайга), смешанных и широколиственных лесов, лесостепи, степи, полупустыни и пустыни. В горных системах от подножий к вершинам выделяются высотные географические пояса (высотная поясность или зональность), которые также образуются в результате изменения климата с высотой рельефа.

Почвенные факторы: тепловой режим, влажность и плодородие. Где плодороднее почва, там богаче растительность и, соответственно, разнообразнее животный мир. Чем скуднее почва, тем беднее и животный мир.

В процессе эволюции у растений выработались различные приспособления к условиям существования. На растения в природе действует комплекс условий, складывающийся из различных элементов — факторов среды. Влияние экологических факторов сказывается на всех процессах жизнедеятельности организмов, на их расселение и способность входить в биогеоценозы. При этом роль растений в средообразовании очень разнообразна и важна. Например, в лесу всегда имеется особый режим увлажнения, освещения и температуры.

По отношению к свету выделяют растения светлюбивые, тенелюбивые и теневыносливые.

**Светлюбивыми** называют растения, которые могут нормально развиваться только в условиях высокой освещенности. Это большинство степных, луговых и пустынных растений. Из лесных растений к ним относятся только растения самого верхнего яруса. Корневая система у них обычно сильно разветвленная, листовые пластинки часто мелкие, жесткие, толстые, иногда мясистые. Клетки мякоти листа хорошо дифференцированы на столбчатую и губчатую паренхиму, столбчатая развита сильно, может быть многослойной, почти без межклетников. На поверхности листьев очень много мелких устьиц, нередко в ямках или прикрытых волосками. Сеть жилок густая. Листья располагаются под углом или ребром к лучам света. Междоузлия короткие. Осмотическое давление клеточного сока очень высокое.

**Тенелюбивые** растения хорошо развиваются в условиях слабого освещения, при сильном освещении они жить не могут. Они растут в самых нижних ярусах широколиственных лесов. Корневая система у них развита слабее, чем у светлюбивых, междоузлия более вытянутые, листовые пластинки более крупные, широкие, тонкие, мягкие, эпидермис однослойный, крупноклеточный, кутикула часто отсутствует. Клетки мякоти листа слабо дифференцированы на столбчатую и губчатую паренхиму. Сеть жилок сравнительно редкая. Листья располагаются перпендикулярно к

падающему свету, образуют листовую мозаику для лучшего улавливания света. Осмотическое давление клеточного сока сравнительно небольшое.

**Теневыносливые** растения в наших лесных сообществах представлены наиболее широко. В основном, все они являются светолюбивыми, но могут расти как при очень большом, так и при очень малом количестве света. В хорошо освещенных местообитаниях они проявляют свойства светолюбивых растений, в плохо освещенных — тенелюбивых. Поэтому экземпляры одного и того же вида, выросшие в разных условиях, могут сильно отличаться друг от друга.

По отношению к влажности выделяют следующие группы растений:

**Гидрофиты** — растения, которые растут полностью или частично погруженными в воду. У гидрофитов развивается относительно большая поверхность; особенно заметно увеличение поверхности листьев. Их органы часто бывают покрыты слизью. Механические ткани развиты слабо. Во всех органах сильно развиты межклетные воздухоносные полости, нередко — аэренхима, очень слабо развиты эпидермис и кутикула. На стороне листьев, погруженной в воду, устьица отсутствуют. Слабо развита корневая система. Широко распространено вегетативное размножение.

**Гигрофиты** — это растения, приспособленные к жизни в среде, где воздух насыщен водяными парами, а почва содержит много капельно-жидкой воды (например, на заливных лугах, болотах, вдоль берегов рек и озер). У них обычно толстые, слаборазветвленные корни, часто присутствует аэренхима, устьица располагаются на обеих сторонах листьев, находятся обычно в открытом состоянии. Транспирация регулируется слабо. Листья у многих растений широкие, крупные, мягкие, с хорошо развитой хлоренхимой.

**Мезофиты** — растения умеренно увлажненных местообитаний. К этой группе относятся большинство лесных трав и почти все лиственные деревья. Все растения этой экологической группы имеют хорошо развитую корневую систему. Листья разные по размерам, но чаще — большие, плоские, мягкие, не толстые, с умеренно развитыми тканями: покровной, механической, палисадной и губчатой. Листья у большинства голые, опушение бывает, но умеренное. Устьица располагаются на нижней стороне листа.

**Ксерофиты** — растения, приспособившиеся к жизни в засушливых местообитаниях. Это растения степей и пустынь. Все они делятся на две группы: склерофиты и суккуленты.

**Суккуленты** — растения с сочными, мясистыми стеблями или листьями, в которых запасается вода. Стебли и листья у них, как правило, голые, покрытые кутинизированным слоем. Осмотическое давление клеточного сока у них очень высокое. Устьица располагаются в ямках и почти всегда закрыты. Поступление углекислого газа и кислорода ограничено, и поэтому рост происходит очень медленно. Например: кактусы, алоэ, очитки.

**Склерофиты** по внешнему виду являются полной противоположностью суккулентам. Они твердые, жесткие, не теряющие

тургора даже при очень большой потере воды. Механической ткани очень много, хорошо развиты покровные ткани. Цитоплазма склерофитов обладает свойством связывать воду в коллоиды. Осмотическое давление цитоплазмы очень высокое. Корневые системы часто уходят на большую глубину (до водоносного слоя). Склерофиты обычно низкорослы, надземные части меньше подземных. Листья мелкие или рассеченные, жесткие или кожистые, часто с сильным опушением, могут скручиваться в трубку. При засухе могут сбрасывать листья и отдельные побеги. Например: полынь белая, верблюжья колючка, типчак, ковыли.

Кроме того, выделяют группы растений, приспособившихся переживать неблагоприятные условия засухи и слабой освещенности в состоянии покоя. Весь цикл их развития протекает очень быстро, в короткий благоприятный период года. Это эфемеры и эфемероиды.

Эфемеры переживают большую часть года в виде семян. Их семенная продуктивность очень высока. Семена эфемеров могут сохраняться в почве несколько лет, не прорастая и не теряя всхожести. Это позволяет им сохранять численность популяции даже в те годы, когда условия настолько неблагоприятны, что эфемеры либо не прорастают, либо не успевают отплодоносить. Эфемеры встречаются в основном в степях и пустынях. Например: веснянка весенняя, костенец зонтичный, бурачок пустынный.

Эфемероиды — многолетние растения, которые основное время года проводят в виде корневищ, клубней и луковиц, а в короткий благоприятный период вегетируют, цветут и плодоносят. Они часто встречаются как в степях и пустынях, так и в лесу. В засушливых условиях это позволяет растениям переживать период с недостаточной влажностью. Например: тюльпан Шренка, брандушка русская, безвременник яркий. В лесных сообществах — цвести и вегетировать до распускания листьев древесных растений, когда в лесу много света, и эфемероиды могут активно фотосинтезировать и накапливать запасные вещества, а цветки их более заметны для насекомых-опылителей. Большая часть из них очень светолюбива. Например: пролеска сибирская, хохлатка Галлера.

Иногда также выделяют группу гемиэфемероидов — растений, которые также очень рано начинают цвести, но после цветения их надземная часть не отмирает, а продолжает вегетировать в течение лета, иногда до поздней осени. Это растения широколиственных лесов. Например: будра плющевидная, фиалка приятная. Раннее цветение позволяет им привлечь внимание большего числа насекомых-опылителей, а для вегетации им достаточно довольно слабого и рассеянного освещения, свойственного этому местообитанию.

Влияние химического и механического состава почв на растения очень многогранно и неоднородно, так как из почвы растения получают основную массу питательных и минеральных веществ и воду. Поэтому у большинства растений сформировались приспособления, позволяющие им выдерживать конкуренцию на различных субстратах, и по отношению к химическому и

механическому составу почв выделяют много различных экологических групп растений.

По отношению к кислотности почв выделяют ацидофилы и ацидофобы. **Ацидофилы** — виды, предпочитающие кислую реакцию почвы. К ним относится большая часть болотных растений. Ацидофобы — растения, предпочитающие щелочную реакцию, например, адонис летний.

Растения, которые могут существовать лишь в местообитаниях, богатых легкоусвояемым высшими растениями азотом, называются **нитрофилами**. К ним относятся крапива двудомная и малина.

Для большинства растений токсичны легкорастворимые хлориды и сульфаты, но некоторые виды устойчивы к ним и выносят значительное засоление. Такие растения называют галофитами.

По отношению к карбонатам выделяют две группы растений: кальцефиты и кальцефобы. Первые растут на насыщенных карбонатами почвах и обнажениях мела, вторые — не переносят высокого содержания карбонатов в почвах.

На легких песчаных почвах, где растениям необходимо приспособиться к выдуванию ветром и засыпанию песком, сформировались псаммофиты. Это цмин песчаный, кумарчик, астрагал лисий.

**Биотические факторы** - это всевозможные формы влияния живых организмов друг на друга (например, опыление насекомыми растений, конкуренция, поедание одних насекомых другими, паразитизм) и на среду. Биотические взаимоотношения имеют чрезвычайно сложный и своеобразный характер и также могут быть прямыми и косвенными.

Биотическая среда - часть экосистемы, которая состоит из групп организмов, отличающихся друг от друга по способу питания: продуценты, консументы, детритофаги и редуценты.

**Продуценты** (producentis - производящий) с помощью фотосинтеза создают органическое вещество и выделяют в атмосферу кислород. К ним относятся зеленые растения (трава, деревья), синезеленые водоросли и фотосинтезирующие бактерии.

**Консументы** (consumo - потребляю) питаются продуцентами или другими консументами. К ним относятся звери, птицы, рыбы и насекомые.

**Детритофаги** (detritus - истертый, phagos - пожиратель) питаются отмершими растительными остатками и трупами животных организмов. К ним относятся дождевые черви, крабы, муравьи, жуки-навозники, крысы, шакалы, грифы, вороны и др.

**Редуценты** (reducentis - возвращающий) - разрушители (деструкторы) органического вещества. К ним относятся бактерии и грибы, которые в отличие от детритофагов разрушают мертвое органическое вещество до минеральных соединений. Эти соединения возвращаются в почву и снова используются растениями для питания.

Но главными биотическими факторами являются все же не организмы, а взаимоотношения между ними.

**Антропогенные факторы** - это все те формы деятельности человека, которые воздействуют на естественную природную среду, изменяя условия обитания живых организмов, или непосредственно влияют на отдельные виды растений и животных.

Антропогенные факторы складываются из прямого и косвенного воздействия человека на природу: вырубка лесов, распашка полей, истребление или переселение животных и растений, загрязнение воды, почвы и атмосферы.

Наиболее осязаемое воздействие связано с работой промышленных предприятий и применением тяжелой техники. В этих случаях антропогенные факторы называются техногенными.

По действию все факторы среды можно разделить на прямодействующие и косвенно-действующие (опосредованные, модифицирующие). Прямодействующие: свет, тепло, плодородие почв, влага (на растения), косвенно действующие – они же, но через цепи питания – на животных.

Но то же тепло может быть косвенно действующим фактором – на почвах с многолетней мерзлотой в муссонном климате летом наблюдается интенсивное таяние мерзлоты, но из-за недостаточной теплообеспеченности, корнеобитаемому слою свойственны переувлажнение и анаэробизм, обуславливающие физиологическую недоступность для растений элементов питания; в континентальном сухом климате мерзлота в почвенном профиле, наоборот, в жаркую сухую погоду служит источником влаги и способствует оптимизации водного режима почв. Другие косвенно действующие факторы: ветер (суровость погоды), течения (насыщенность кислородом), снежный покров (!).

Все экологические факторы имеют единицы измерения и определенный диапазон действия. В рамках этого диапазона и осуществляется жизнедеятельность организмов и биосистем.

Можно сгруппировать экологические факторы по времени (эволюционный, исторический), периодичности (периодический, непериодический), очередности (первичный, вторичный), происхождению (космический, абиотический, биотический, биологический, техногенный, фактор беспокойства, послепожарный и др.), среде возникновения (атмосферный, водный, геоморфологический, эдафический, физиологический, биоценотический, популяционный и др.).

## Понятие об оптимуме

Каждый организм, каждая экосистема развивается при определенном сочетании факторов: влаги, света, тепла, наличия и состава питательных ресурсов. Все факторы действуют на организм одновременно. Для каждого организма, популяции, экосистемы существует диапазон условий среды – диапазон устойчивости (рис. 1), в рамках которого происходит жизнедеятельность объектов.

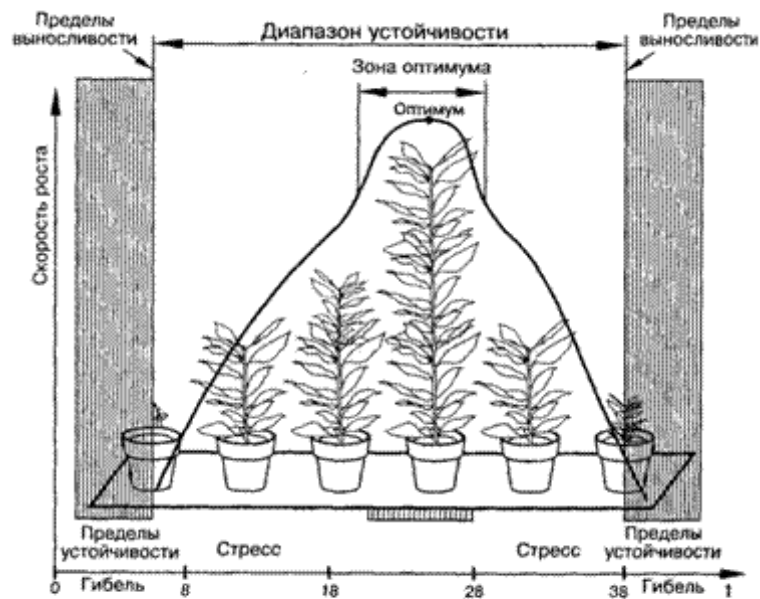


Рис. 1. Влияние температуры на развитие растений (по В. Небелу, 1993)

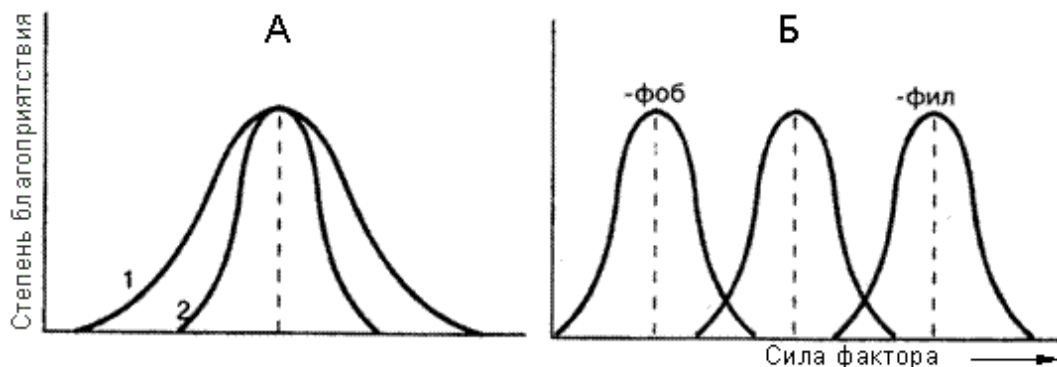


Рис. 2. Экологическая пластичность видов (по Одуму, 1975)

А – виды зврибионтный (1) и стенобионтный (2) по отношению к данному фактору; Б – виды, отличающиеся положением оптимума

В процессе эволюции у организмов сформировались определенные требования к условиям среды. Дозы факторов, при которых организм, популяция или биоценоз достигают наилучшего развития и максимальной продуктивности, соответствует оптимуму условий. С изменением этой дозы в



сторону уменьшения или увеличения происходит угнетение организма и чем сильнее отклонение значения факторов от оптимума, тем снижение жизнеспособности больше, вплоть до гибели организма или разрушения биоценоза. Условия, при которых жизнедеятельность максимально угнетена, но организм и биоценоз еще существуют, называются пессимальными. Для разных видов растений и животных пределы условий, в которых они себя хорошо чувствуют неодинаковы. Например, одни растения предпочитают очень высокую влажность, другие предпочитают засушливые местообитания. Одни виды птиц улетают в теплые края, другие – клесты, кедровки и птенцов выводят зимой. Чем шире количественные пределы условий среды обитания, при которых тот или иной организм, вид и экосистема могут существовать, тем выше степень их выносливости, или толерантности. Свойство видов адаптироваться к условиям среды называется экологической пластичностью (рис.2), а по амплитуде переносимых популяциями естественных колебаний фактора судят об экологической валентности вида.

Виды с узкой экологической пластичностью, т.е. способные существовать в условиях небольшого отклонения от своего оптимума, узкоспециализированные, называются стенобионтными (*stenos* – узкий), виды широко приспособленные, способные существовать при значительных колебаниях факторов – эврибионтные (*euryus* – широкий). Границы, за которыми существование невозможно, называются нижним и верхним пределами выносливости, или экологической валентности.

По отношению к одному фактору вид м.б. стенобионтом, по отношению к другому – эврибионтом. В зависимости от этого выделяют прямо противоположные пары видов: стенотермный – эвритермный (по отношению к теплу), стеногидрический – эвригидрический (к влаге), стеногаленный – эвригаленный (к засоленности), стено- – эврифотный (к свету), и др.

Существуют и другие термины, характеризующие отношение видов к факторам окружающей среды. Добавление окончания «фил» (*phileo* (греч.) – люблю) означает, что вид приспособился к высоким дозам фактора (термофил, гигрофил, оксифил, галлофил, хионофил), а добавление «фоб», наоборот, к низким (галлофоб, хионофоб). Вместо «термофоба» обычно употребляется «криофил», вместо «гигрофоба» – «ксерофил».

Типичные эврибионты - простейшие организмы, грибы. Из высших растений к эврибионтам можно отнести виды умеренных широт: сосну обыкновенную, лиственницу даурскую, дуб монгольский, иву Шверина, бруснику и большинство видов вересковых.

Стенобионтность вырабатывается у видов, длительное время развивающихся в относительно стабильных условиях. Чем сильнее она выражена, тем меньшим ареалом обладает вид, или его сообщество. Наиболее распространенные виды, имеют широкий диапазон толерантности ко всем факторам. Они называются космополитами. Но таких видов мало.

## **Закон Либиха, или «закон минимума», или закон ограничивающего фактора**

В природе нет такого места, где бы на организм действовал один фактор. Все факторы действуют одновременно и совокупность этих действий называется констелляцией. Значения факторов не всегда равнозначны. Они могут быть все недостаточны, и тогда наблюдается общее угнетение биоты (слабое развитие растительного покрова, снижение продуктивности, изменение фракционной структуры биомассы, изменение других показателей экосистем), но чаще одни из них в достатке, даже в оптимуме, а другие – в дефиците. При этом констелляция не является простой суммой влияния факторов, т.к. степень воздействия одних факторов на организмы и популяции зависит от степени воздействия других факторов.

Однако компенсаторные возможности у факторов ограничены. Нельзя ни один фактор полностью заменить другим, и если значение хотя бы одного из факторов выходит за верхний или нижний пределы выносливости компонента биоты, существование последнего становится невозможным, каковы бы благоприятны не были остальные факторы.

В середине 19 века (1846 г.) немецкий агрохимик Либих вывел «закон минимума». Фактор, уровень которого близок к пределам выносливости конкретного организма, вида и пр. компонентов биоты, называется ограничивающим. И именно к этому фактору организм приспособливается (вырабатывает адаптации) в первую очередь. Закон ограничивающих, или лимитирующих, факторов распространяется не только на ситуацию, когда эти факторы в «минимуме», но и в «максимуме», то есть выходит за верхний предел выносливости организма (экосистемы).

В пессимальных условиях ограничивающих факторов несколько и их общее подавляющее влияние может быть выше суммарного подавляющего эффекта отдельно взятых факторов.

Часто ограничивающим фактор бывает на одной из стадий развития вида. Как известно, наиболее уязвимы ювенильные особи и для них ограничивающих факторов м.б. несколько. В разных географических зонах и ограничивающие факторы разные: на Крайнем Севере – чаще тепло, в южных районах – влага. Разные виды по-разному реагируют на один и тот же фактор. По реакции их взрослых особей на тот или иной фактор можно построить экологический ряд (в порядке убывания или нарастания действия фактора).

В пределах популяции тоже можно выделить индивидуумы наиболее и наименее чувствительные к одному и тому же фактору. Это обусловлено сочетанием наследственных (генетических) и приобретенных (фенотипических) признаков организмов. Благодаря экологической индивидуальности в популяциях существуют разные по жизнестойкости особи. Самые жизнестойкие переживают периоды неблагоприятных условий, способствуя сохранению вида в экстремальных условиях.