

## **Понятие о фитоценозе. Система взаимоотношений растений в фитоценозе. Жизненные стратегии растений.**

### **План**

- 1. Жизненные формы растений**
- 2. Понятие о фитоценозе.**
  - а) Определение понятия «структура биоценоза»**
  - б) Основные направления в трактовке понятия «структура фитоценоза»**
- 3. Видовая структура фитоценоза**
- 4. Пространственная структура фитоценоза**
- 5. Динамика фитоценозов**

### **Жизненные формы растений.**

*Когда мы путешествуем и попадаем в края с непривычными, экзотическими для нас ландшафтами, поневоле в первую очередь обращаем внимание на общий облик, или габитус, растений, создающих этот ландшафт. Все необычные для нас формы растений мы поневоле будем сравнивать с обычными для нас, господствующими в умеренном ландшафте, — лесными деревьями, кустарниками, травами.*

Термин «жизненная форма растений» впервые предложил датский ботаник Е. Варминг в 1884 г. Этот термин означает форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни.

И.Г. Серебряков (1962) понимает жизненную форму как своеобразный исторически сложившийся в определенных условиях внешней среды габитус (внешний облик) групп растений, возникающих в онтогенезе в результате роста и развития,\* как выражение приспособленности к условиям среды.

Используя и обобщив ранее предложенные классификации жизненных форм по морфологическим признакам, И. Г. Серебряков положил в основу своей системы признак длительности жизни всего растения и его скелетных осей, как наиболее четко отражающий влияние внешних условий на морфогенез и рост. Эта система выглядит следующим образом: различие между деревьями, кустарниками, кустарничками, полукустарниками и полукустарничками и травянистыми растениями состоит, помимо разной

степени одревеснения их стеблей, именно в длительности жизни и характере смены скелетных побегов в общей побеговой системе.

Ствол у **деревьев** живет столько же, сколько и все дерево целиком, — от нескольких десятков до нескольких сотен лет, а иногда и до тысяч лет (мамонтово дерево). Спящие почки у основания ствола дают сестринские +стволы только в случае, если главный ствол срублен или поврежден иным путем (пневая поросль).

У **кустарников** главный побег ведет себя как небольшое деревцо, однако довольно рано, на 3, 5, 10-й год жизни, из спящих почек у основания стволика начинают расти новые стволики, часто перегоняющие материнский и постепенно сменяющие друг друга. В целом длительность жизни кустарника может быть тоже очень большой, в несколько сотен лет, но каждый из стволиков, или скелетных осей, живет в среднем 10— 40 лет (крайние пределы — от 2 лет у малины до 60 с лишним лет у желтой акации, сирени и др.). Они сосуществуют во времени, сменяясь по мере отмирания главного и ближайших к нему дочерних стволиков в центре куста и появления новых на периферии куста.

**Кустарнички** представляют собой миниатюрные кустарники с тем же основным способом ветвления, однако они более низкорослы и длительность жизни отдельных скелетных осей у них меньше, 5 —10 лет. Очень распространены кустарнички в тундрах, высоко в горах, на сфагновых болотах, под пологом хвойных таежных лесов (черника, брусника, голубика, клюква, вереск, водяника и т. д.). Многие из них принадлежат к семейству вересковых.

Если у кустарничков, как и у кустарников, в связи с цветением и плодоношением отмирают ежегодно очень небольшие части их побеговой системы, то у **полудревесных**, а особенно у **травянистых** жизненных форм это отмирание играет решающую роль в сложении общего облика растения.

**Полукустарники и полукустарнички**, особенно характерные для пустынных и полупустынных областей (разные виды полыней, солянок), формируются по принципу кустарника, но имеют меньшую продолжительность жизни скелетных осей (5—8 лет) и к тому же ежегодно (во взрослом состоянии) теряют после цветения всю верхнюю часть своих годичных цветonoсных побегов, иногда составляющую до 3/4 и более от общей высоты побегов. Остающаяся деревянистая многолетняя система «пеньков» несет на себе почки возобновления, располагающиеся над землей

(хамефиты, по Раункиеру). Это отражает специфику пустынных полукустарничков: почки не могут находиться в почве, которая летом чрезмерно перегревается.

У **многолетних травянистых растений** прямостоячие надземные побеги живут один вегетационный сезон и после цветения и плодоношения отмирают до основания. Но на остающемся основании под землей или на уровне почвы формируются зимующие почки (по Раункиеру, это геофиты или гемикриптофиты). У некоторых трав, розеточных и ползучих, надземные стебли могут жить и несколько лет, но при условии, что они остаются плотно прижатыми к почве.

Подразделение наземных травянистых растений основано в системе И. Г. Серебрякова на признаке **моно- или поликарпичности**, т. е. способности к повторному плодоношению. Большинство многолетних трав поликарпики, но бывают и монокарпики: несколько лет растут, оставаясь в виде вегетативной розетки, а потом зацветают и после плодоношения отмирают целиком. Так ведут себя многие наши зонтичные: тмин, порезник, дягиль — в средней полосе, ферулы - в Средней Азии.

К монокарпикам относятся и однолетники (терофиты), цветущие в первый год жизни; особенно краток жизненный цикл эфемеров, укладывающийся в считанные недели. В предгорных пустынях Средней Азии рано весной образуются эфемерные луга, в составе которых преобладают однолетники. К началу мая они уже полностью исчезают, выгорают, оставляя в почве только семена.

**Многолетние поликарпики** подразделяются большей частью по форме подземных многолетних органов. Обычно различают стержне-корневые, кистекорневые, дерновые, коротко-и длиннокорневищные, клубневые, луковичные многолетние травы. Особый отдел составляют водные травы (табл. 15); они подразделены по самому бросающемуся физиономическому признаку на погруженные (элодея), плавающие (кувшинки, водокрас) и земноводные (частуха, стрелолист, белокрыльник).

Наибольшую популярность не только среди ботаников, но и среди неспециалистов завоевала классификация жизненных форм, предложенная крупным датским ботаником **К. Раункиером**. Раункиер очень удачно выделил из всей совокупности признаков жизненных форм один чрезвычайно важный признак, характеризующий приспособление растений к перенесению неблагоприятного времени года - холодного или сухого. Этот

признак положение почек возобновления на растении по отношению к уровню субстрата и снегового покрова. Раункиер связал это с защитой почек в неблагоприятное время года.

По Раункиеру, жизненные формы растений можно подразделить на пять главнейших типов: фанерофиты (Ph), хамефиты (Ch), гемикриптофиты (НК), криптофиты (К) и терофиты (Th) (от греч. слов «фанерос» — открытый, явный; «хаме» - низкий, приземистый; «теми» - полу-; «криптос» - скрытый; «терос» — лето; «фитон» — растение). Схематически эти типы показаны на рисунке 60 (вверху).

У **фанерофитов** почки зимуют или переносят засушливый период «открыто», достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты). В связи с этим они обычно защищены специальными почечными чешуями, имеющими ряд приспособлений главным образом для сохранения конуса нарастания и молодых зачатков листьев, заключенных в них от потери влаги. Почки хамефитов располагаются почти на уровне почвы или не выше 20—30 см над ней (кустарнички, полукустарнички, стелющиеся растения). В холодном и умеренном климате эти почки очень часто получают зимой дополнительную защиту, помимо собственных почечных чешуи: они зимуют под снегом.

**Гемикриптофиты** - обычно травянистые растения; их почки возобновления находятся на уровне почвы или погружены очень неглубоко, главным образом в подстилку, образуемую листовым и прочим мертвым растительным отпадом,— это еще один дополнительный «покров» для почек. Среди гемикриптофитов Раункиер различает «протогемикриптофиты» с удлиненными побегами, ежегодно отмирающими до основания, где располагаются почки возобновления, и розеточные гемикриптофиты, у которых укороченные побеги могут зимовать на уровне почвы целиком (рис. 60).

**Криптофиты** представлены либо геофитами (G), у которых почки находятся в земле на некоторой глубине (они подразделяются на корневищные, клубневые, луковичные), либо гидрофитами, у которых почки зимуют под водой.

**Терофиты** — особая группа; это однолетники, у которых все вегетативные части отмирают к концу сезона и зимующих почек не остается, — эти растения возобновляются на следующий год из семян, перезимовывающих или переживающих сухой период на почве или в почве.

## Понятие о фитоценозе

Каждая область суши имеет свою, характерную для неё флору, т.е. набор семейств, родов, видов, который отличается от флоры других регионов. Эти различия объясняются разнообразием геологических, почвенных и климатических условий. Важно отметить, что растения, составляющие флору данного региона, распределяются по его территории не беспорядочно, а образуют растительные сообщества или фитоценозы. Точное и полное определение фитоценоза дал академик В.К. Сукачёв: «Фитоценоз – это совокупность растений, произрастающих совместно на данной территории в определённых условиях, характеризующаяся определённым видовым составом, структурой сложения, и взаимоотношениями как друг с другом, так и с условиями окружающей среды».

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.

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.

## Структура фитоценоза.

Что же такое структура биоценоза?

Любой фитоценоз обладает сложной внутренней структурой и каждый компонент фитоценоза, может быть объектом внимания с этой точки зрения.

Структура фитоценоза - очень широкое понятие. Оно развилось из фитоценологии и биоценологии и рассматривается как **состав подчиненных**

**систем, компонентов, элементов, а также различные взаимоотношения между ними и взаимное расположение и все это - в динамике, с изменениями, как в пространстве, так и во времени.** В зависимости от цели исследований структура биогеоценоза может рассматриваться с компонентно-организационной, эколого-биологической, конституционной, функциональной, энергетической и динамической сторон.

В зависимости от специфики исследований в понятии «структуре биоценоза» В.В. Мазингом (1973) выделяются три направления, разработанные им для фитоценозов.

1. Структура, как **синоним состава** (видовая, конституционная). В этом смысле говорят о видовой, популяционной, биоморфологической (состав жизненных форм) и других структурах ценоза, имея ввиду лишь одну сторону ценоза – состав в широком смысле. В каждом случае проводится качественный и количественный анализ состава.

2. Структура, как **синоним строения** (пространственная, или морфоструктура). В любом фитоценозе растения характеризуются определенной приуроченностью к экологическим нишам и занимают определенное пространство. Это относится и к остальным компонентам биогеоценоза. Между частями пространственного расчленения (ярусы, синузии, микрогруппировки и др.) можно достаточно легко и точно провести границы, можно нанести их на план, вычислить площадь, а затем, например, рассчитать ресурсы полезных растений или кормовые ресурсы животных.

3. Структура, как **синоним совокупностей связей между элементами** (функциональная). В основе понимания структуры в таком смысле лежит изучение взаимоотношений между видами, в первую очередь изучение прямых связей. Это изучение цепей и циклов питания, обеспечивающих круговорот веществ и раскрывающих механизм связей трофических (между животными и растениями) или топических (между растениями – конкуренция за питательные вещества в почве, за свет в надземной сфере, взаимопомощь).

Все три аспекта структуры биологических систем тесно взаимосвязаны на ценоотическом уровне: видовой состав, конфигурация и размещение структурных элементов в пространстве являются условием для их функционирования, т.е. жизнедеятельности и продуцирования растительной массы, а последнее, в свою очередь, в значительной степени определяет морфологию ценозов.

В состав сообщества входят виды, различные по своим экологическим и биологическим свойствам. Это не случайный набор растений, а исторически сложившиеся сообщества. Каждое растительное сообщество характеризуется определёнными признаками. Основными из которых являются: 1) *видовой состав*; 2) *ярусность*; 3) *мозаичность*; 4) *сезонная*

*изменчивость и аспект; 5) количественные и качественные соотношения между видами; 6) обилие и проективное покрытие вида; 7) жизненность.*

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗА

В состав растительного сообщества входят как высшие, так и низшие растения. Выявление флористического состава, т.е. списка видов, образующих фитоценоз, - основа фитоценологического исследования. Для существования сообщества важно не столько величина численности организмов, сколько видовое разнообразие, которое является основой биологического разнообразия в живой природе. Естественно природа лесных биогеоценозов в разных географических районах будет существенно разной.

Видовое разнообразие, или флористическое богатство – это число видов в данном сообществе ( $\alpha$ -разнообразие) или регионе ( $\beta$ -разнообразие). Оно имеет конкретное содержание и является одной из важнейших как качественных, так и количественных характеристик устойчивости экосистемы.

Обычно бедными видами природные биоценозы считаются, если они содержат десятки и сотни видов растений и животных, богатые – это несколько тысяч или десятки тысяч видов. Богатство видового состава биоценозов определяется либо относительным, либо абсолютным числом видов. Относительное число видов называют видовой насыщенностью. Это количество видов в данном фитоценозе на единице площади, обычно на 1 м<sup>2</sup> или на 100 м<sup>2</sup>. Сравнивать видовую насыщенность разных фитоценозов можно только на площадях одинакового размера.

В мелком масштабе наибольшим видовым разнообразием характеризуются альварные луга, которые распространены в Эстонии и Швеции. Эти луга связаны с неглубокими почвами на карбонатных породах и образованы маленькими по размеру растениями. На учетной площадке размером 1 дм<sup>2</sup> уместается до 40 видов. В курских степях В.В.Алехин (1931) на 1 м<sup>2</sup> насчитывал до 100 видов. В крупном масштабе (сотни квадратных метров) наиболее богаты видами тропические леса, где на 400 м<sup>2</sup> может произрастать до двух тысяч видов деревьев, лиан и эпифитов.

Существуют несколько объективных факторов, определяющих число видов в фитоценозе. Эти факторы взаимодействуют друг с другом, и потому очень трудно построить математическую модель для прогноза видового богатства.

Растения имеют разные возможности к освоению пространства. Жизненные стратегии характеризуют, если можно так выразиться, "поведение" растений в пространстве, их способность захватывать

территорию и удерживать ее за собой. Понятие жизненной стратегии предложил выдающийся русский эколог-ботаник Леонтий Григорьевич Раменский. Он очень ярко и остроумно сравнивал различные способы освоения территории у растений с поведением и особенностями жизни некоторых широко известных животных. Всего Л.Г. Раменский выделил три основных типа жизненных стратегий.

**1. Виоленты** (силовики, агрессоры) - Раменский образно назвал их "львами" растительного мира. Это растения, которые отличаются высокой конкурентной мощностью. Энергично развиваясь они захватывают территорию, вытесняя другие растения и, что очень важно, длительное время удерживают эту территорию за собой, подавляя и заглушая соперников.

В.Н. Сукачев называл такие виды эдификаторами, то есть формирующими внутреннюю среду сообщества. Типичные примеры видов этой группы: ель, дуб. Для этих видов характерна морфологическая реакция на ухудшение условий или на их улучшение, то есть растения растут лучше или хуже, но не обладают какими-либо специфическими физиологическими или биохимическими механизмами для обитания в условиях стресса. Численность их регулируется механизмом обратной связи зависимости плотности от смертности. Они, как правило, не обладают банком семян в почве, так как у них нет в этом необходимости. Чаще их семена распространяются животными. Они не приспособлены к условиям нарушений, так как их семян продуцируется сравнительно немного, и они не могут конкурировать.

**2. Пациенты** (выносливцы) - "верблюды" - в борьбе за существование берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к очень суровым условиям, постоянным или временным. Пациенты, в силу своей выносливости, существуют в крайне неблагоприятных условиях (либо там, где слишком жарко; либо там, где слишком холодно; либо там, где слишком сухо и т.д.), то есть в таких условиях, где другие виды выжить не могут, а значит и не могут составить им конкуренции.

Типичными выносливцами являются растения пустынь, солончаков, тундр и высокогорий. Они растут на исключительно бедных субстратах и довольствуются ничтожным количеством питательных веществ, содержащихся в атмосферной пыли. Они переживают стресс под влиянием виолентов. Это виды-специалисты. Они входят в состав сомкнутых сообществ и способны произрастать при сильном затенении (копытень, ясменник и другие растения наших лесов) или при других вариантах



биотического стресса. У них имеются особые физиологические и биохимические приспособления для организации скаредной экономики.

3. Эксплеренты - "шакалы" растительного мира - имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато, продуцируя громадное количество семян способны быстро захватывать освобождающуюся территорию. Однако, они не могут удерживать территорию за собой и в скором времени вытесняются силовиками. Эти растения как бы постоянно кочуют по нарушенным участкам.

Ложные или фитоценотические эксплеренты. Это виды, которые в отличие от истинных эксплерентов постоянно присутствуют в сообществах, но часто пребывают в покое состоянии и дают вспышку развития лишь тогда, когда внезапно ослабевают фитоценотические отношения. К этому типу относятся эфемероиды наших лесов. Они успевают пройти свой жизненный цикл до того, как распустится листва на деревьях и их полог перехватывает основную часть ресурса света. Сюда же относятся растения-однолетники пустынь, которые сохраняются в почве в стадии семян, но дают вспышки численности в периоды после осадков.

Истинные эксплеренты. Они отличаются высокой семенной (часто усиливаемой еще и вегетативной, за счет корневищ) силой размножения. Как правило, их семена этих растений распространяются ветром или образуют в почве «банки семян», которые бурно реагируют прорастанием на нарушения. Это растения обочин, дорог, лесных гарей, сорные растения наших полей. Они первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных фитоценозах без нарушений. К эксплерентам относятся все сорные растения. Это объясняется отношениями, которые сложились между человеком и сорняками, когда человек стремился очистить от них поля. В итоге сорняки приобрели защитные свойства, позволяющие им конкурировать с культурными растениями. Они быстрее отрастают в весенний период и благодаря более развитым и глубоким корневым системам активнее усваивают воду различные элементы почвы.

Развитие представлений о стратегии привело к заключению, что в природе реально существует множество видов с различными комбинациями признаков поведения, так что нельзя целиком отнести их ни к одному из трех рассмотренных типов стратегий.

**Экотоп.** Экологические условия, в которых формируется фитоценоз. При благоприятном экотопе - почвы достаточно влажные, богаты питательными элементами и имеют близкую к нормальной реакцию среды, а климат мягкий, - в одном фитоценозе потенциально могут произрастать многие виды. В экстремальных условиях (пустыня, солончак, арктическая пустыня и т.д.) потенциально может расти небольшое число видов, они будут представлять группу пациентов.

В суровых условиях экотопа в фитоценозе будут преобладать пациенты. Но в благоприятных условиях в составе фитоценоза может быть (или не быть) виолент. При появлении виолента видовое богатство резко снижается. Так, в буковых лесах в напочвенном покрове крайне мало видов, поэтому эти леса называют «мертвопокровными»; бедны видами фитоценозы плавней с доминированием тростника в дельтах рек.

Если виолент отсутствует, то экологические ресурсы могут быть разделены между разными видами за счет дифференциации экологических ниш (как, например, в луговых степях), и видовое богатство будет очень высоким.

Каждый конкретный биоценоз характеризуется строго определенным видовым составом. При этом одни виды биоценоза могут быть представлены многочисленными популяциями, а другие малочисленными. В зависимости от количества и значимости в определении свойств сообщества, все виды можно разделить на 4 группы: доминанты, субдоминанты, второстепенные и третьестепенные виды растений.

В связи с этим в любом биоценозе можно выделить один или несколько видов, определяющих его облик. Эти виды называются доминирующими или доминантами. Они занимают ведущее, господствующее, положение в биоценозе. Обычно наземные биоценозы называют по доминирующим видам: лиственничный лес, дубрава или дубняк, сфагновое болото, ковыльно-типчаковая степь.

Доминанты – это растения, которые преобладают над другими видами и образуют большое количество биомассы. Например, в ельнике с выраженным ярусом из черники и гипновых мхов можно выделить 3 доминанта: ель в первом ярусе, чернику в третьем кустарничковом ярусе, гипновый мох – в четвертом моховом ярусе. В каждом растительном сообществе создаётся особая среда, свой микроклимат, особые почвенные условия. Среди доминантов есть такие, без которых другие виды существовать не могут. Доминанты, обладающие большой средообразующей способностью, называются эдификаторами, строителями сообщества.

Субдоминанты – это виды, встречающиеся в меньшем количестве, чем доминанты, но играющие в фитоценозе заметную роль.

Определение доминирующих и субдоминирующих видов в сообществе имеет значение при составлении названия фитоценоза. Например, сосновый лес с субдоминантом брусничкой называется сосняк-брусничник.

Второстепенные и третьестепенные виды встречаются в растительных сообществах в меньшем количестве или очень редко. Эти виды – малочисленные и даже редкие тоже очень важны в сообществе. Их присутствие – это гарантия устойчивого развития сообществ.

Эдификаторам (лат. – «строители») принадлежат главные средообразующие функции фитоценоза. Они определяют микросреду (микроклимат) всего сообщества и их удаление грозит полным разрушением биоценоза. Это виды, создающие условия для жизни других видов, ими во многом определяются особенности биоценоза. Эдификаторы всегда доминанты, но доминанты не всегда эдификаторы. Эдификаторов обычно немного.

В сообществах нередко несколько пород, выполняющих большие средообразующие функции, одна или две из них являются главными эдификаторами, а остальные несколько уступают главным. Они – со-эдификаторы. Господствующие виды во второстепенных ярусах и обладающих сильными эдификаторными свойствами являются субэдификаторами. В степных биоценозах мощным эдификатором служит ковыль.

Ассектаторы – оказывают малое влияние на среду внутри сообщества. Это виды-спутники, большинство из них – второстепенные по представленности в ценозе. Как правило, у каждого вида, обладающего сильными средообразующими функциями, т.е. у мощных эдификаторов, формируются собственные свиты видов-спутников.

Следует различать детерминанты – это виды, доля которых во флористическом составе фитоценоза невысока, но они и в малом количестве проявляют присущие им эдификаторные функции

## **Пространственная структура растительного сообщества**

**Под пространственной структурой растительного сообщества понимается распределение надземной и подземной массы растений в пространстве. Пространственная структура растительного сообщества**

**включает: надземную и подземную ярусность, синузальность и мозаичность фитоценоза.**

Такие же различия наблюдаются и по глубине проникновения корней.

Ярусность фитоценоза – это размещение органов растений над поверхностью почвы и на разных глубинах в почве. Различают наземную и подземную ярусность. Ярусность хорошо выражена в лесах, где совместно произрастают растения, относящиеся к различным жизненным формам. Слабо или не выражена ярусность в луговых и степных сообществах, где все растения относятся к одной жизненной форме (травы). Благодаря наземной ярусности обеспечивается более полное использование солнечной энергии, а подземная ярусность позволяет полнее использовать элементы минерального питания и воду из почвы.

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, и т.д.

К тому или иному ярусу следует относить растения, достигшие обычных для данного вида размеров. Молодые же растения, временно входящие в состав более низких ярусов не должны в них включаться. Не следует выделять в особый ярус те экземпляры того или иного вида, которые временно настолько угнетены, что не способны размножаться семенным или вегетативным путем.

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.

Растения, развивающие свою листву в разных ярусах, называют межъярусными (или внеярусными) растениями.

Наряду с вертикальным расчленением сообщества существует расчленённость их в горизонтальном направлении на пятна, отличающиеся по количественному соотношению различных видов, по сомкнутости и другим свойствам. Такая неоднородность сообщества получила название мозаичности.

Обычно фитоценоз не бывает совершенно одинаковым на всем своем протяжении. В лесу отличают участки под кронами деревьев и более освещенные, на болотах – кочки и пространства между кочками, в степях – дерновины ковыля со всеми связанными с ними растениями и участки между ними (дерновинами) и т. д. Такие участки, различающиеся друг от друга по особенностям строения растительного покрова, называются микроценозами (Быков, 1953), или микрофитоценозами (Лавренко, 1959). А. А. Гроссгейм (1929) называл их микроассоциациями, П. Д. Ярошенко (1953, 1961) – микрогруппировками, а Н.В. Дылис – парцеллами.

При изучении горизонтальной неоднородности напочвенного покрова предпочтительно пользоваться термином микрогруппировка. Микрогруппировка – однородная группировка растений напочвенного покрова без деления его на ярусы, т.е. это мелкие сочетания растений внутри сообщества, занимающих одну территорию.

Горизонтальная неоднородность фитоценоза характеризуется двумя понятиями – мозаичностью и комплексностью.

Мозаичность – горизонтальное расчленение внутри фитоценоза, обусловленное ценотическими факторами.

Причины ее разные: Неравномерность условий существования, вызванная жизнедеятельностью тех или иных растений: различия в затенении, химизме и физических особенностях опада, в нанорельефе. Результат деятельности животных, выбрасывающих на поверхность почву из глубоких горизонтов (землерои) или нарушающих в некоторых участках обычный строй растительного сообщества (грызуны). Способ роста тех или иных растений, образующих кочки или куртины. Так, высокие кочки, образуемые осокой дернистой на болотах, способствуют возникновению весьма разнообразных микроценозов на вершинках, на откосах и в понижениях между кочками.

Нередко мозаичность развивается одновременно с развитием фитоценоза или несколько отстает в развитии от фитоценоза и появляется позже его возникновения. Наконец, она может явиться результатом смыкания ранее разобщенных микроценозов, образующих мозаичный фитоценоз постепенно путем слияния (Ярошенко, 1961).

Мозаичность – горизонтальное расчленение внутри фитоценоза – не всегда легко отличить от комплексности – сочетания участков различных

сообществ, т.е. комплексность отражает влияние экологических (экотопических) факторов.

П. Д. Ярошенко предложил различать мозаичность и комплексность по следующим признакам: при мозаичности каждое пятно представляет один единственный микроценоз, а при комплексности каждое пятно в свою очередь может состоять из микроценозов, т. е. комплексность – более сложное явление, чем мозаичность.

Фитоценозы характеризуются постоянством видового состава, условиями обитания, но там все равно происходят непрерывные изменения. Свойство изменяться называется динамичностью.

Динамические процессы бывают:

#### А. Обратимые

1. Суточные – связаны с суточной ритмикой жизнедеятельности растений, образующих фитоценоз; выражаются в изменениях активности транспирации, дыхания, фотосинтеза, в суточных движениях цветков и листьев, в ритме открывания и закрывания цветков. Определяются особенностями фитолимата, создаваемого растительным сообществом.

2. Сезонные – определяются особенностями ритма развития видов, образующих фитоценоз. Эти изменения позволяют существовать совместно большому числу видов растений, чем в том случае, если бы они развивались одновременно. Например, весной – ранние эфемероиды, летом – позднелетние травы, кустарники, деревья.

Растительные сообщества подвержены непрерывным изменениям. Прежде всего изменяется состояние фитоценозов по сезонам года – сезонная изменчивость. Подбор видов с различным режимом сезонной вегетации определяет возможность совместного существования большого числа видов и более полного использования ими среды. Особенности сезонной изменчивости отдельных видов проявляются в различиях наступления фенологических фаз в течение вегетационного периода. Благодаря этому в сообществах видов с различным режимом вегетации происходят изменения их внешнего вида – смена аспекта. Аспект – это внешний вид фитоценоза, его облик. Определяется он как вегетативными, так и генеративными органами растений, видовым составом, изменением фенологических фаз. Особенно резко аспект меняется в течение лета. Например, весной пойменный луг имеет зелёный аспект за счёт зелёной окраски трав, затем становится жёлтым от цветения лютиков, зацветает клевер – луг красноватый, при наступлении цветения злаков – приобретает сизый оттенок. На лугах в течение вегетационного периода можно проследить 8 - 10 аспектов. Таким образом, внешний вид фитоценоза

меняется в связи с прохождением растениями определённых фаз развития, называемых фенологическими фазами.

#### Фенологические фазы растений

1. Вегетация (вег.); 2. Бутонизация (бут.); 3. Цветение (цвет.);  
4. Плодоношение (пл.); 5. Осеннее отмирание (осен. отм.); 6. Период покоя (пер. покоя).

3. Флуктуации — это многогодичные изменения, связанные с неодинаковыми условиями существования растений в разные годы. Состав не изменяется, может меняться численность и возрастной состав популяции.

Б. Необратимые (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения сообществ).

Сукцессии — это постепенные изменения фитоценозов необратимые и направленные, вызванные внутренними или внешними причинами, по отношению к фитоценозам, причинам.

Выделяются первичные и вторичные сукцессии. Первичные сукцессии начинаются на безжизненных субстратах (скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках), вторичные же начинаются на субстратах, на которых растительность была, но нарушена (восстановление после лесного пожара). Первичная сукцессия — формирование растительности на песчаной отмели реки, вторичная — восстановление степной растительности на распаханном месте.

Первичные сукцессии развиваются параллельно с почвообразованием под влиянием постоянного попадания извне семян, отмирания неустойчивых к экстремальным условиям семян и лишь с определённого времени — под влиянием межвидовой конкуренции. Развитие того или иного серийного сообщества и его смена обусловлены в основном содержанием азота в почве и степенью разрушения её минеральной части.

В качестве примера вторичной сукцессии обычно приводят ельник, уничтоженный пожаром. На занимаемой им ранее территории сохранилась почва и семена. Травяное сообщество образуется уже на следующий год. Дальше возможны варианты: во влажном климате доминирует ситник, затем он сменяется малиной, она — осинкой; в сухом климате преобладает вейник, он сменяется шиповником, шиповник берёзой. Под покровом осинового или берёзового леса развиваются растения ели, со временем вытесняющие лиственные породы. Восстановление темнохвойного леса происходит примерно за 100 лет. Восстановление климаксных дубрав в Московской области обычно не происходит, поскольку лес вновь вырабатывается.

Каждая сукцессия всегда заканчивается стадией, наиболее устойчивой при данных физико-географических условиях. Наиболее совершенную стадию серии называют «заключительной», и так как эта заключительная стадия обычно находится в соответствии с климатическими условиями. Заключительные фитоценозы иногда называют *коренными*, так как они представляют коренной растительный покров, не нарушенный человеком, развившийся в соответствии с общеклиматическими условиями.

В известной работе Ю. Одума описан также специфический тип вторичной сукцессии — циклическая сукцессия. Эта сукцессия имеет отличительную черту — в недрах сообщества зреют предпосылки для отката сообщества к более примитивному типу (например, посредством формирования огнеопасной среды). Одумом показано на примере калифорнийской чапарали.

Совершенно особо стоят сукцессии, которые так или иначе нарушают или изменяют ход сукцессий, начавшихся на обнаженном месте. Эти изменения вызываются внешними причинами, причем можно различать такие сукцессии:

1. Климатогенные, обусловленные изменением климата (их нужно отличать от рассмотренных выше смен, зависящих от метеорологических колебаний из года в год и не влекущих за собой изменений климата в целом).
2. Эдафогенные, обусловленные изменением почвенно-грунтовых условий, вне зависимости от деятельности человека (например изменение растительности в результате естественного заболачивания местности, естественной осушки, наносов рекой и пр.).
3. Зоогенные, вызванные влиянием животных (выпас, влияние роющих животных, влияние тех или иных насекомых-вредителей и пр.).
4. Антропогенные, вызванные воздействием человека (искусственное орошение, осушка, воздействие путем порубок, покосов и т. п.).

По большей части эти сукцессии проявляются в смешанном виде так, например, антропогенные сукцессии в одних случаях сочетаются с эдафогенными, в других — с фитогенными и др.