Тема: Основы геоботаники (фитоценологии).

Лекция 1. Экосистема. Биогеоценоз. Фитоценоз: состав и структура

© Борисова М.А.
Кафедра ботаники и микробиологии ЯрГУ

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Быков Б.А. Геоботаника. Изд. 2-е. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССЗ, 1957. – 458 с.
2. Воронов А.Г. Геоботаника: учебное пособие. – изд. 2-е. исп. и доп. – М.: Высшая шк., 1973. – 384 с.
3. Ипатов В.С.. Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1999. – 316 с.
4. Марков М.В. Общая геоботаника. – М.: высшая школа, 1962. – 450 с.
5. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: учебник для вузов. – М.: Логос, 2002. – 246 с.
6. Работнов Т.А. Фитоценология: учебное пособие. – М.: МГУ, 1978. – 384 с.
7. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. – 448 с.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

- 1. Баландин С.А., Абрамова Л.И., Березина Н.А. Общая ботаника с основами геоботаники: учебное пособие для вузов . – 2-е изд., исп. и доп. – М.: Академкнига, 2006. – 293 с.
- 2. Миркин Б.М. ,Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности: учебник для вузов.– 2-е изд. – М.: Логос, 2001. – 263 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М., 1989. – 223 с.
- 3. Ярошенко П.Д. Геоботаника пособие для студентов пед. вузов. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.

- ФИТОЦЕНОЗ

И ЕГО МЕСТО В ЛАНДШАФТНОЙ ОБОЛОЧКЕ ЗЕМЛИ

• лес

• болото

• луг

- «**Фитоценоз** есть совокупность на определенной территории растений, организованная борьбой за существование между растениями в соответствии с условиями среды и характеризующаяся определенными взаимоотношениями как друг с другом, так и с условиями среды» (Сукачев, 1934).

- ***Фитоценоз,* или *растительное сообщество* -** всякая конкретная растительность, на известном пространстве однородная по составу, синузиальной структуре, сложению и характеру взаимодействия между растениями и между ними и средой (Сукачев, 1951).

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

С фитоценозом тесно связаны другие живые организмы (его животное население, грибы, микроорганизмы), вместе с которым они образует **биоценоз.**

Понятие биоценоза

Карл Мёбиус
(1825-1908)

Биоценоз – это объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах.

«О биоценозе», 1877

Объект экологии - сообщества организмов!
(а не отдельный организм)

Биоценоз характеризуется:

- таксономической структурой (видовой состав и относительное обилие (частота) отдельных видов);
- функциональной структурой.

По трофическим связям выделяют:

продуценты — автотрофы (организмы, создающие первичную продукцию);

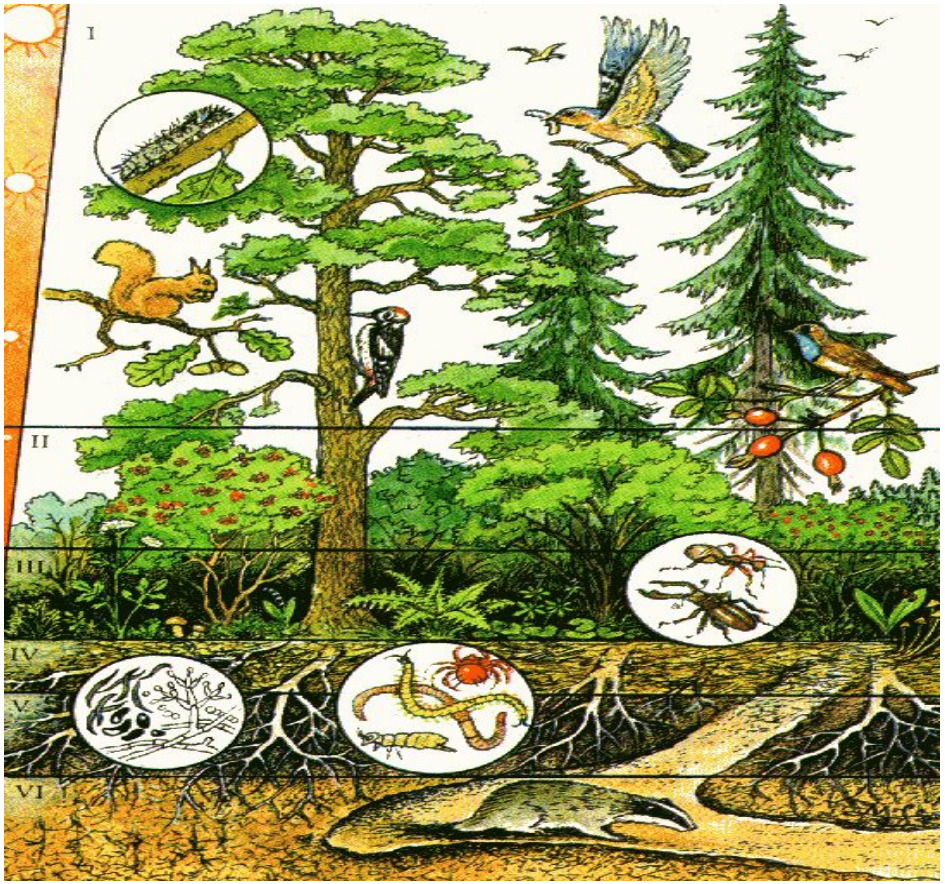
консументы (фитофаги, хищники) — гетеротрофы, поедающие другие организмы или крупные частицы органического вещества;

редуценты, или деструкторы — сапротрофы, (детритофаги – клещи, черви; и минерализаторы - грибы и бактерии), которые разрушают мёртвое органическое вещество, тем самым возвращая в круговорот.

Основной единицей биоценоза является **консорция** (всевозможные связи продуцента со всеми живыми организмами экосистемы или биогеоценоза)

- ***Биогеоценоз*** (от *био...*, греч. *geo* – Земля и *ценоз* – сообщество) – взаимообусловленный **комплекс живых** (*биотических*) **и косных** (*абиотических*) **компонентов**, связанных между собой обменом веществ и энергии.

- Биогеоценоз является *экосистемой,* которая по границам совпадает с фитоценозом (Сукачев,1944).



Биогеоценоз

Владимир Николаевич Сукачев 1880-1967

Биогеоценоз можно определить как участок земной поверхности, где на известном протяжении биоценоз и отвечающие ему части атмосферы, литосферы, гидросферы и педосферы остаются однородными и в совокупности образующими единый внутренне взаимообусловленный комплекс.

В.Н.Сукачев, 1942

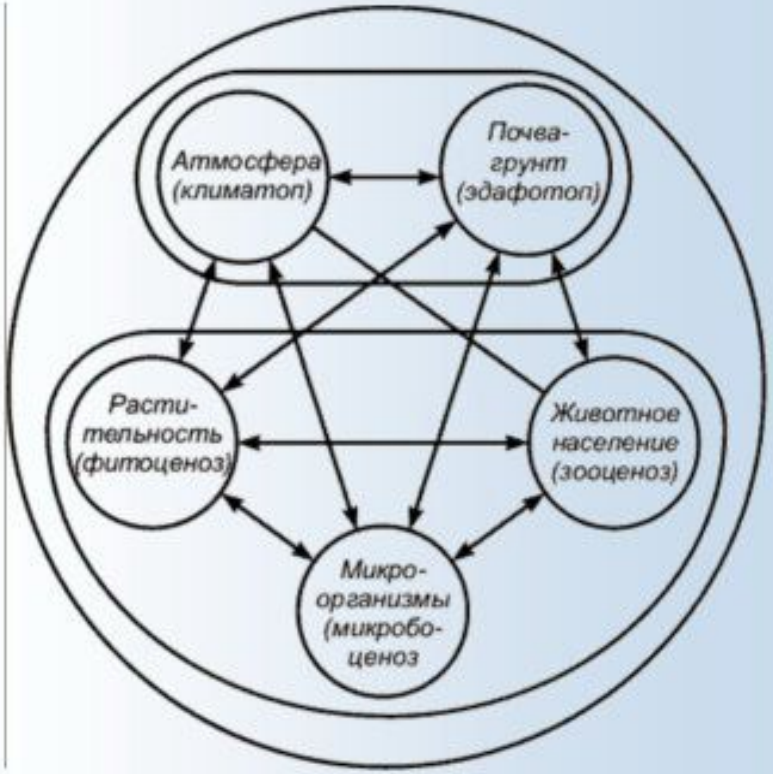


Схема биогеоценоза (из работы В.Н.Сукачева)

Экосисте́ма, или **экологи́ческая систе́ма** (от др.-греч. οἶκος — жилище, местопребывание и σύστημα — система) — биологическая система, состоящая из сообществ живых организмов (биоценоз), среды их обитания (биотоп), системы связей, осуществляющей обмен веществом и энергией между ними.

Экосистема – участок биосферы различной величины, представляющий сложившуюся общность живых (*биотических*) и неживых (*абиотических*) компонентов, в пределах которой происходит частично саморегулирующийся внутренний и внешний (с выходом в другие экосистемы) круговорот веществ и энергии.

Экосистема – совокупность в любом пространстве всех организмов и физической среды, взаимосвязанных обменом энергии и веществом**.**

Структурные части экосистемы:

Биотоп **–** совокупность элементов абиотической (неживая) среды, преобразованных живыми организмами. Синоним *местообитания.*

Биоценоз – сообщество организмов (живого населения) в пределах однородного участка костной среды (*экотопа*), находящихся в тесном взаимодействии друг с другом.

Экотоп – это абиотическая (неживая) составляющая экосистемы. Включает в себя первичный комплекс факторов физико-географической среды.

Основные компоненты экосистемы

I. Абиотическая часть:

1. ***климатический режим*,** определяющий температуру, влажность, режим освещения и прочие физические характеристики среды;
2. ***неорганические вещества***, включающиеся в круговорот;
3. ***органические соединения***, которые связывают биотическую и абиотическую части в круговороте вещества и энергии;

II. Биотическая часть:

4. ***продуценты*** — автотрофы (организмы, создающие первичную продукцию);
5. ***консументы*** (фитофаги, хищники) — гетеротрофы, поедающие другие организмы или крупные частицы органического вещества;
6. ***редуценты,*** или деструкторы — сапротрофы, (детритофаги – клещи, черви; и минерализаторы - грибы и бактерии), которые разрушают мёртвое органическое вещество, тем самым возвращая в круговорот.

Последние три (№ 4-6) компонента формируют биомассу экосистемы.

Фитоценоз, или растительное сообщество **характеризуется**:

I. **определенным видовым составов**;

II. **строением,** или иначе особенностями размещения компонентов в пространстве и во времени;

III. **условиями существования** (взаимоотношениями между растениями в сообществе, между сообществом и средой);

IV. **определенным постоянством**, связанным с непрерывным возобновлением его компонентов (состояние климакса);

V. **динамичностью, изменчивостью в пространстве и во времени**.

1.1. Состав видов, или видовой состав

Состав образуют абстрактные совокупности растений, объединенные сходством в чем-либо.

- В составе биогеоценоза учитывается ***микобиота и лихенобиота***

•***Boletus penicola***

Xanthoria parietina

•***Cladonia rangiferina***

Внеярусные организмы нельзя отнести к конкретному ярусу, это лианы, лишайники, некоторые виды мхов и паразитов.

1. Видовой состав фитоценоза

1.1. ***Видовое богатство*** – количество видов, входящих в фитоценоз.

Видовое богатство зависит от:

а) физико-географических и исторических условий местности

б) эдафических (почвенных) условий местопроизрастания

в) резкой переменчивости экологического режима

г) биотических факторов

д) свойств некоторых компонентов фитоценоза

е) изменений фитоценозов в пространстве (флуктуации, сукцессии) и во времени (сезонная динамика)

1.2. ***Видовая насыщенность*** – количество видов на единицу площади (1 м², 100 м ²).

** Степень видовой насыщенности говорит о полноте использования среды фитоценозом. Поэтому, чем больше видов находится в фитоценозе, тем разностороннее и полнее используется занятая ими среда.

Видовое богатство в фитоценозах Средней полосы России
(Миркин и др., 2002. С. 194)

Тип	Число видов
Сенокосные луга	40-60
Пастбищные луга	20-30
Сенокосные степи	70-90
Пастбищные степи	20-40
Сегетальные пашенные сообщества	10-20
Рудеральные сообщества	5-15
Широколиственный лес	25-40
Хвойный лес	15-25
Низинное травяное болото	10-20
Сфагновое болото	10-20

Тропический дождевой лес

(самый флористически и фаунистически богатый тип растительности мира)

- Один гектар **тропического леса** может содержать 42 000 различных **видов** насекомых, до 807 деревьев 313 **видов** и 1 500 **видов** высших **растений**.

Примеры **одновидовых** сообществ (зарослей) тростника южного, крапивы двудомной, бодяка огородного

- Заросли **тростника** (берег водоема), **крапивы** (сорное место) или **бодяка огородного** (брошенная пашня)

1.2. Количественные показатели оценки вида в сообществе

Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют такие показатели, как *обилие, проекционное покрытие, встречаемость, константность, биомасса* и др.

Обилие — это число особей каждого вида на единицу площади или объема занимаемого пространства.

- Выражается в шт./м^2, шт./га или в баллах. Иногда для расчета обилия вида используют значение биомассы.

Доминант, или **доминирующий вид** (от лат. *dominans* — господствующий) - вид растения (или животного), количественно преобладающий в сообществе (имеет большую биомассу, продуктивность, численность или обилие).

2.1. Учет обилия (количества) видов в фитоценозе

1. Абсолютный учет.

а) **глазомерный метод**

б) **числовые методы** учета количества, веса и объема.

(результаты выражаются числом особей или побегов, весом или объемом данного вида)

2. Косвенный учет через оценки:

- проективного покрытия;

Проекционное покрытие — абсолютная или относительная площадь проекции наземных частей растений на почву, выраженная в процентах.

- площадь, занимаемую особями вида;
- сумму поперечных сечений стеблей или оснований побегов и другие.

3. Относительный учет

- через процентное соотношение между видами по численности, массе, объему

Глазомерный метод оценки по шкале Друде

- **soc (socialis)** – растения смыкаются надземными частями, создают фон;
- **cop 3 (copiosae)** – растения очень обильны;
- **cop2** – растения обильны;
- **cop 1** – растения довольно обильны;
- **sp (sparsae)** – растения редки;
- **sol (solitaries)** – растения единичны.

шкала оценки проективного покрытия Хульта-Сернандера:

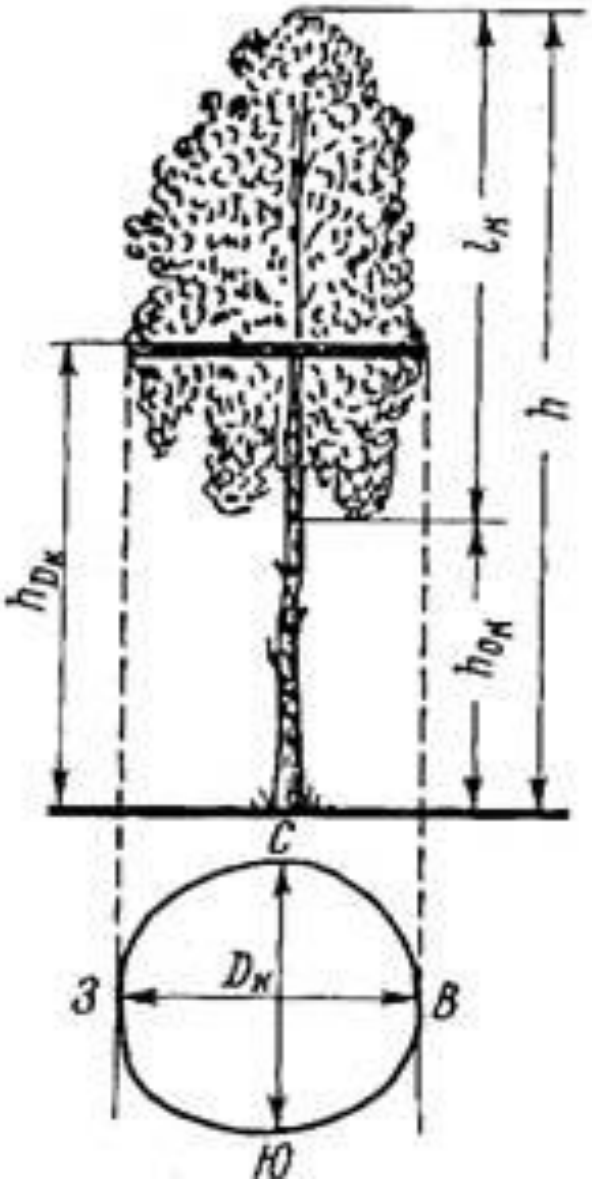
5 – степень проективного покрытия от 100 до 50 %

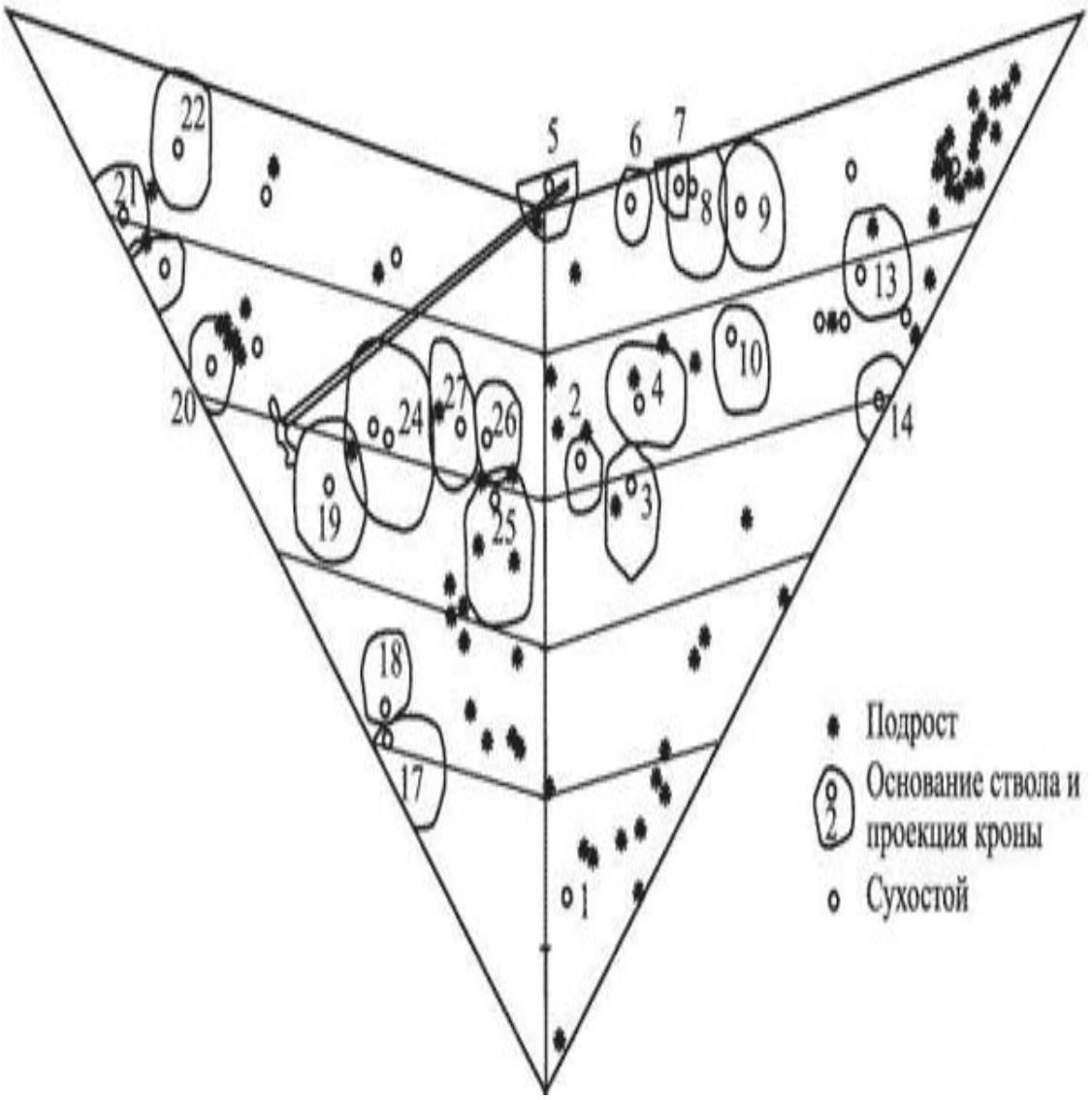
4 – степень проективного покрытия от 50 до 25 %

3 – степень проективного покрытия от 25 до 12.5 %

2 – степень проективного покрытия от 12,5 до 6.25%

1 – степень проективного покрытия ниже 6,25 %


$l_к$
h
$h_{Dк}$
$h_{0к}$
С
З
В
Ю
$D_к$


Подрост
Основание ствола и проекция кроны
Сухостой

Шкала Друде для **оценки обилия** вида в фитоценозе (с дополнениями А.А. Уранова)

Шкала обилия Друде	Обозначения	Среднее проективное покрытие, %	Расстояние между особями, см (по А.А.Уранову)
Вид встречается один раз	Un (unicum)	Менее 1	-
Вид растет рассеянно	Sol (solitaria)	3-5	Более 150
Вид обилен, но сплошного покрова не образует	Sp (sparsae)	10-20	100-150
Вид обилен	Cop 1-3 (copiosae)	Cop1 – 30-40 Cop2 – 50-60 Cop3 – 70-90	Cop1 – 400-100 Cop2 – 20-40 Cop3 – не более 20
Очень обильно, сплошь, фон	Soc (socialis)	Более 95	Не более 10 см

Объединяет покрытия и обилия по:

балльной шкале Браун-Бланке (Braun-Blanquet J., 1964) - **франко-швейцарская школа:**

r – вид встречается единично с проективным покрытием менее 1 %;

+ – проективное покрытие вида – 1-5 %;

1 – проективное покрытие вида – 5-10 %;

2 – проективное покрытие вида – 10-25 %;

3 – проективное покрытие вида – 25-50 %;

4 – проективное покрытие вида – 50-75 %;

5 – проективное покрытие вида более 75 %.

Классификация обилия вида по шкалам Друде и Браун-Бланке

Класс обилия вида	Среднее проективное покрытие вида, %	
	по шкале Друде	по шкале Браун-Бланке
0	Менее 1	Менее 5
1	3-5	5-10
2	10-20	10-25
3	30-90	25-50
4	Более 95	50-75
5	-	Более 75

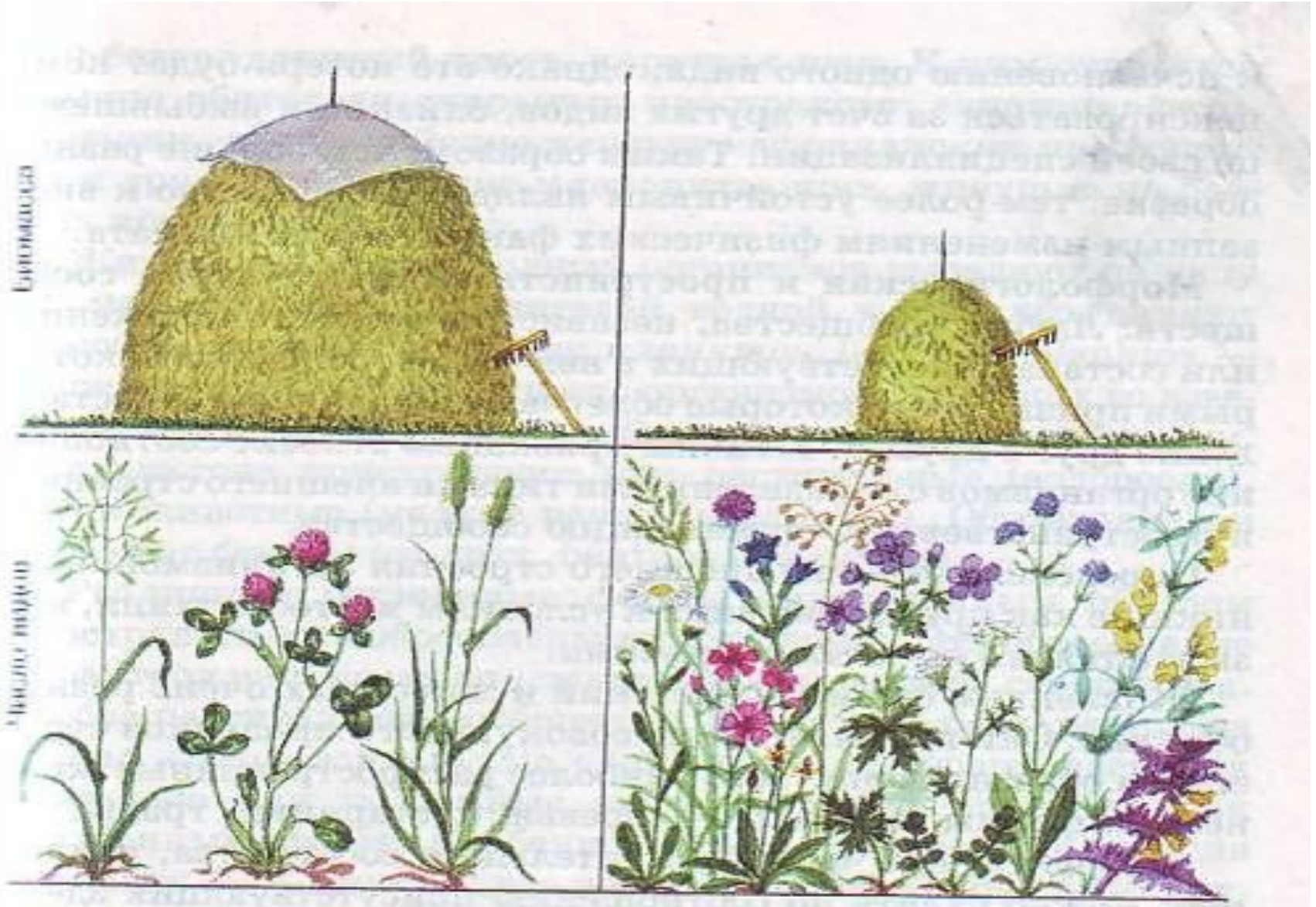
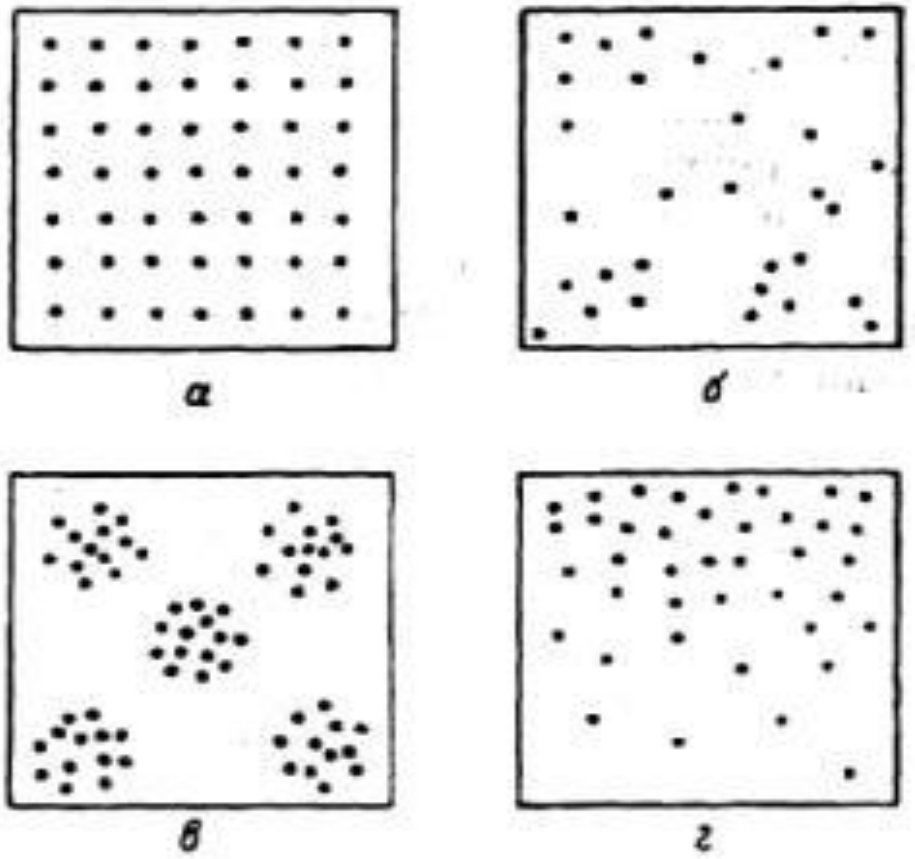


Рис. 60. Соотношение числа видов и их биомассы в биоценозах

Встречаемость – степень равномерности распределения растений в фитоценозе.

Основные типы распределения особей вида по территории (по В.И. Василевичу, 1969)



а) регулярное

б) случайное

в) контагиозное (пятнистое, агрегированное)

г) клинальное

**Рассчитывается как процентное отношение числа проб или учетных площадок, где встречается вид, к общему числу таких проб или площадок.

Равномерное (регулярное) распределение популяции мака в степи

Пятнистое (контагиозное) размещение популяций видов в степи

Частота встречаемости видов

по 5–бальной шкале:

1 – вид редкий, известный по единичным находкам или редко встречаемый,

2 – вид изредка (не часто) встречаемый, обычно известный в качестве редкого во многих районах или редко встречающийся на многих объектах;

3 – вид с умеренной встречаемостью, обычно распространенный широко, но рассеянно, либо в одних районах встречается часто, в других редко или отсутствует;

4 – часто встречаемый вид, обычно широко распространенный, но не везде обильный;

5 – обычный, очень часто, почти повсеместно встречающийся вид

Соотношение между обилием и встречаемостью
(П.Д. Ярошенко, 1961)

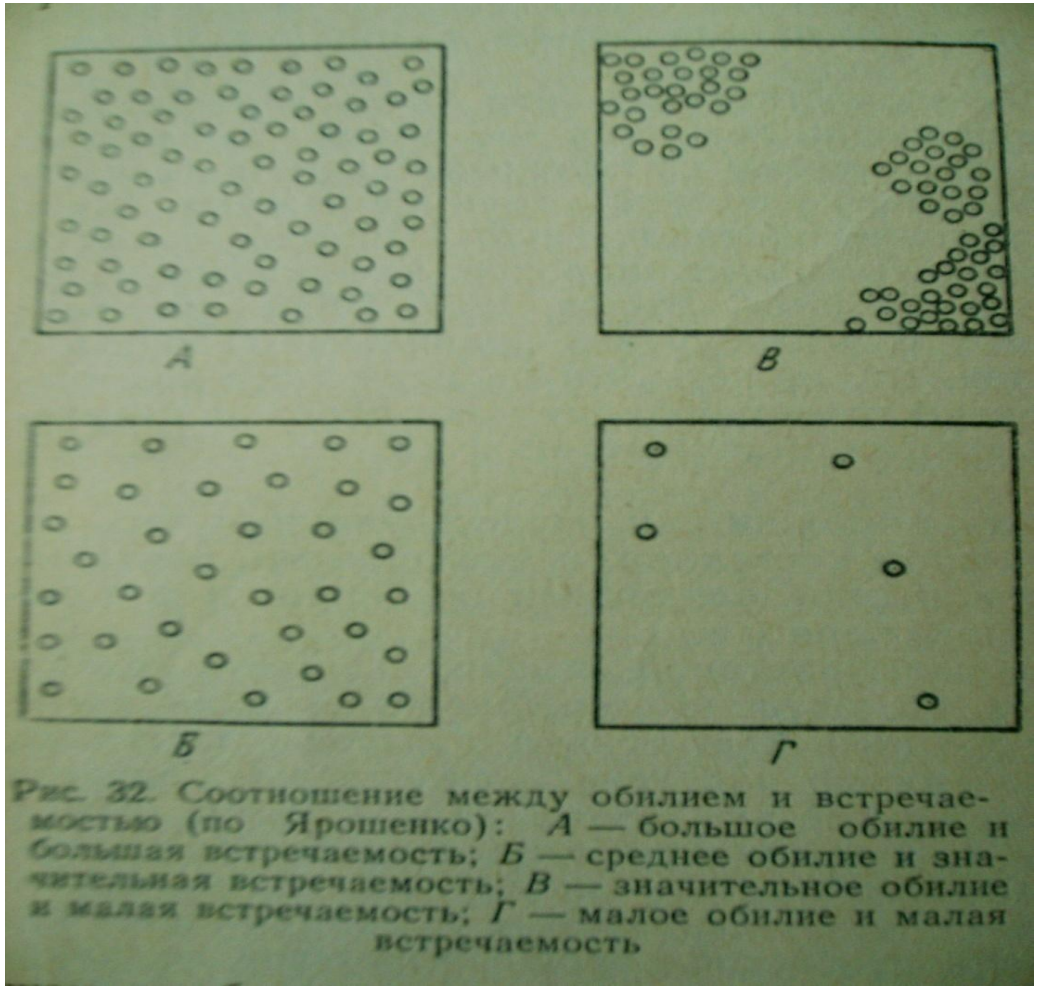


Рис. 32. Соотношение между обилием и встречаемостью (по Ярошенко): *А* — большое обилие и большая встречаемость; *Б* — среднее обилие и значительная встречаемость; *В* — значительное обилие и малая встречаемость; *Г* — малое обилие и малая встречаемость

- А – большое обилие и большая встречаемость
- Б – среднее обилие и значительная встречаемость
- В – значительное обилие и малая встречаемость
- Г – малое обилие и малая встречаемость

** Численность и встречаемость вида не связаны прямой зависимостью. Вид может быть многочисленным, но с низкой встречаемостью или малочисленным, но встречающимся довольно часто.

Шкала обилия растений (по встречаемости и проективному покрытию)
(Юркевич, Гельтман, Ловчий, 1968)

Встречаемость	ПП, %	Обилие, балл
свыше 85	не менее 30	6
свыше 50	от 10 до 30	5
то же	от 1 до 10	4
то же	менее 1	3
от 21 до 50	не менее 5	4
то же	от 1 до 5	3
то же	менее 1	2
от 3 до 20	не менее 1	2
то же	менее 1	1

Выравненность – равномерность распределения видов по их обилию в **сообществе**. В качестве наиболее обычных показателей обилия выступают плотность популяции или биомасса того или иного вида.

Сообщество 1

A: 25% B: 25% C: 25% D: 25%

Сообщество 2

A: 80% B: 5% C: 5% D: 10%

Константность (***постоянство видов***) (*от лат. constans – постоянный, неизменный*) – в геоботанике, одна из количественных характеристик участия вида растений в сложении растительной ассоциации; определяется процентом площадок равной величины, на которых встречается данный вид, от общего числа обследованных площадок.
Постоянство видов приводится в традиционных для направления Ж. Браун-Бланке баллах константности.

Выделялось 5 классов константности:

Классификация встречаемости по классам константности
(для направления Браун-Бланке)

Классы константности	Встречаемость вида, % площадок
I	До 20
II	20-40
III	40-60
IV	60-80
V	Более 80

Шкала оценки активности вида в сообществе (через показатели обилия и встречаемости)

1 балл – неактивные виды, имеющие произведение баллов встречаемости и обилия, равное 1–2, т. е. это виды редкие необильные или редкие малообильные, либо необильные изредка встречаемые;

2 балла – слабоактивные виды с произведением встречаемости и обилия от 3 до 9;

3 балла – активные вид с произведением от 10 до 16;

4 балла – высокоактивные виды с произведением баллов встречаемости и обилия, равным 20, т. е. это обычные высокообильные виды.

Схема обозначений встречаемости видов в сообществе при стационарных исследованиях (по В.Н. Сукачеву)

- особь развивает от корня один, реже 2-3 надземных побега – **О**
- особь несет несколько или много надземных побегов от корня или корневища:

1) стебли в небольшом числе, растут пучком или кустом от одного корневища или корня – **ПЧ**
2) многолетние побеги образуют плотную дерновину или подушку – **Д**
3) побеги растут более или мене рыхлой зарослью (латкой) – **Л**
4) растения, разрастаясь, теряют связь друг с другом и растут хотя и близко к друг другу, но отдельными куртинами – **К**
5) растения, относящиеся к первым 4-м группам растут более или менее скученно – пятнами – **ПТ**

Схема обозначений встречаемости видов в сообществе при маршрутном исследовании (по В.В. Алехину)

gr – растения встречаются частыми плотными группами,

cum – растения встречаются рыхлыми скоплениями, в которых наблюдается примесь особей других видов.

Фитоценоз характеризуется:

II. Функциональной структурой

№	Функциональные группы по:	Пример
1	**Морфотипам**	**Древесные, полудревесные, травянистые растения** (по И.Г. Серебрякову) Фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты, терофиты (по Раункиеру)
2	**Фенотипам**	Одно-, дву- и многолетние, летнезеленые, зимующие, вечнозеленые
3	**Физиотипам**	C_3-тип фотосинтеза, C_4 –тип фотосинтеза. Сам –тип фотосинтеза
4	**Потребностям к основным экологическим факторам (**экоморфы**)**	**Свет:** тенелюбы, теневыносливые, светолюбы; по отношению к увлажнению: гидро-, гигро-, мезо- и ксерофиты **Температура**: термофиллы, термофобы. **Богатств почвы**: олиго-, мезо-, мегатрофы; **Химический состав почвы**: голофилы, кальцефилы. Оксифилы, псаммофиллы
5	**Биотическим связям**	**Мутуалисты** (симбиотрофные, бактериозные р-ия), **комменсалы, паразиты** и **полупаразиты**
6	**Набору фитоценотипов**	**Эдификаторы и субэдификаторы, ассектаторы**
7	**Жизненным стратегиям**	**Виоленты** (конкуренты), **Патиенты** (стресс-толеранты), **Эксплеренты** (рудералы)

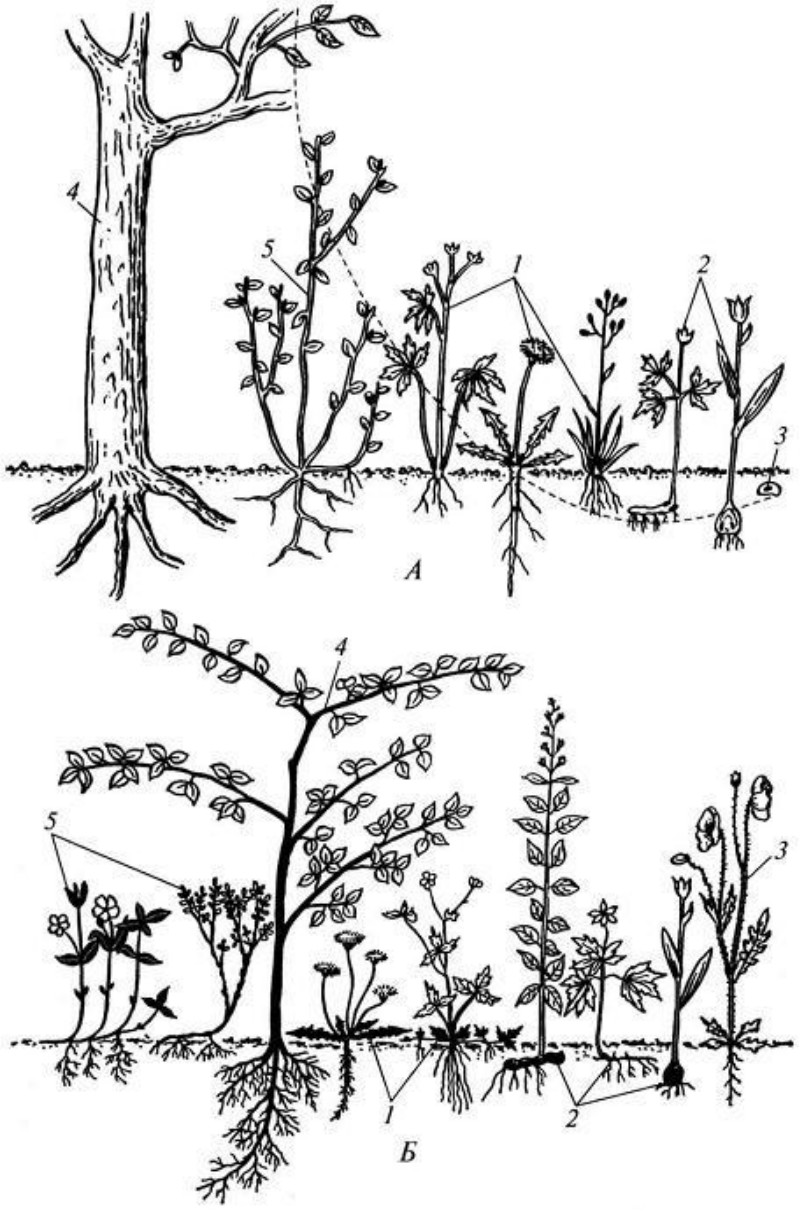
1.2. *Состав жизненных форм*

Жизненные формы по **К. Раункиеру** (1903)

- Фанерофит
- Хамефит
- Гемикриптофит
- Криптофит (геофит, гелофит, гидрофит)
- Терофит

Жизненные формы по **И.Г. Серебрякову** (1962)

- Древесные растения (деревья, кустарники, кустарнички)
- Полудревесные растения (п/кустарники, п/кустарнички)
- Травянистые растения (многолетники, двулетники, однолетники)



В основу классификации ЖФ растений елового леса таежной зоны (Сукачев, 1938) положены признаки: *способ питания, ритмы сезоннного развития, наличие или отсутствие корневищ, признаки физиономического характера.*

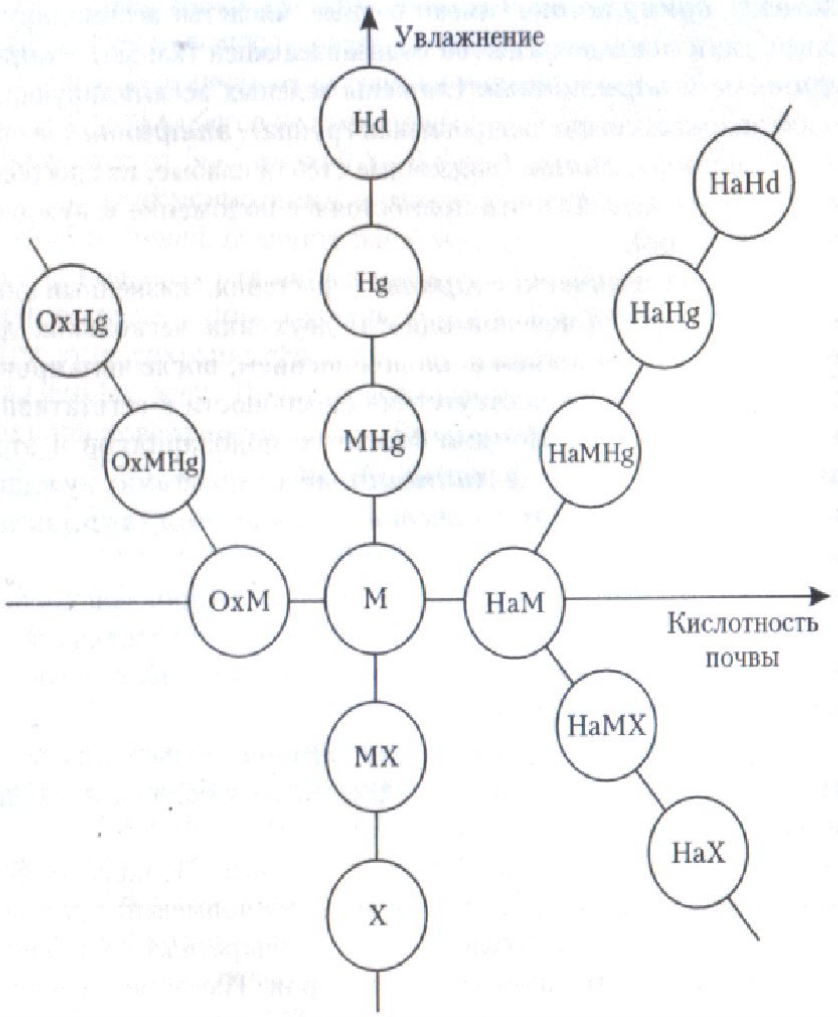
1. теневыносливые микотрофные хвойные
2. длиннокорневищные травянистые микотрофные растения теневого типа
3. длиннокорневищные травянистые микотрофные растения с листьями брусничного типа
4. злаковидные зимне-зеленые растения теневого типа
5. теневые растения с клейстогамными цветками
6. вечнозеленые иглолистные микотрофные травы
7. вечнозеленые микотрофные кустарнички
8. летне-зеленые кустарнички
9. полусапрофиты,
10. сапрофиты,
11. полупаразиты

Все эти группы отражают, у Сукачева, многообразие форм и путей приспособления растений к условиям произрастания в тенистых еловых лесах.

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

Биомы	Ф	Х	Гм	ГЕо	Т
Тропический дождевой лес	**96**	2	0	2	0
Субтропический лес	**66**	17	2	5	10
Широколиственный лес	**54**	9	**24**	9	4
Тайга	10	17	**54**	12	7
Тундра	1	22	**60**	15	2
Степь	1	12	**63**	10	14
Полупустыня	0	**56**	14	0	**30**
Пустыня	0	4	**17**	6	**73**

1.3. *Экологический состав* – перечень экологических групп видов, входящих в фитоценоз.



Условные обозначения:

- M – мезофиты
- X – ксерофиты
- Hg – гигрофиты
- Hd – гидрофиты
- Ha – галофиты:
- HaX – галоксерофиты
- HaMX – галомезоксерофиты
- HaHg – галогигрофиты
- HaHd – галогидрофиты
- Ox - оксилофиты

1.4. Состав фитоценотипов

Фитоценотипы – группы видов (популяций видов) растений, характеризующиеся определенными свойствами, позволяющие им играть сходную роль в жизни фитоценоза.

Фитоценотипы (по В.Н. Сукачеву, 1928)

I. **Эдификаторы** – созидатели, «строители» сообщества

A. Аутохтонные – «строители» сообщества в местообитаниях, где отсутствует влияние человека и животных

B. Дегрессивные – временные «строители» сообщества, при изменении растительного покрова под влиянием человека

II. **Ассектаторы** – оказывают малое влияние на создание среды внутри сообщества

A. Аутохтонных – входят в состав самобытного покрова

B. Адвентивные – занесены в фитоценоз человеком, животными или другими агентами

Субэдификаторы – виды, господствующие во второстепенных ярусах фитоценоза

Фитоценотипы (по А.А. Ниценко, 1965)

1. Доминанты-эдификаторы первого ранга
2. Доминанты-эдификаторы второго ранга
3. Доминанты-субэдификаторы
4. Доминанты-неэдификаторы
5. Субдоминанты в пространстве
6. Субдоминанты во времени
7. Спутники

Эколого-ценотические стратегии видов и популяций растений

(по: Мак Артур и Уилсон, 1967)

ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ

r-стратегия или r-отбор

- Высокая плодовитость
- Ранняя половозрелость
- Короткий жизненный цикл
- Нестабильная численность популяции
- Высокая смертность в раннем возрасте
- Способность пережить неблагоприятное время в покоящейся стадии
- Способность быстро распространяться на новые места обитания

K-стратегия или K-отбор

- Низкая плодовитость
- Поздняя половозрелость
- Длинный жизненный цикл
- Стабильная численность популяции
- Повышение вероятности выживания каждого потомка
- Повышение конкурентоспособности

R-виды ориентированы на репродукцию; **К-виды – на выживание**

Типы экологических стратегий у растений

Л.Г. Раменский (1938) выделил три типа стратегий:

1) **виолентный** (от лат. *violentus* – сильный) **– конкурентоспособные виды с высокой жизненностью** и способностью быстро осваивать пространство («львы»);

2) **патиентный** (от лат. *patientis* – выносливый) **– виды, устойчивые к неблагоприятным воздействиям** и потому способные осваивать местообитания недоступные для многих других видов («верблюды»);

3) **эксплерентный** (от лат. *expletivus* – восполняющий) **– виды, способные к быстрому размножению,** активно расселяющиеся и осваивающие места с нарушенными ассоциациями («шакалы»).

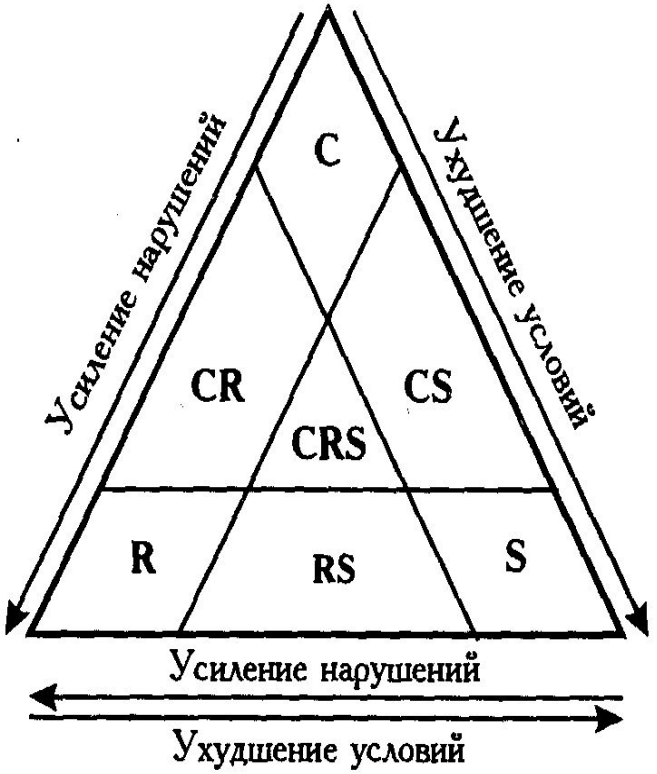
Позднее эта концепция была развита английским ботаником **Д. Граймом, который сблизил ее с позициями R- и К-стратегий.**

1) **конкурентная** (англ. *competitor* – конкурент: конкурентоспособные виды, достигающие высокой плотности в оптимальных местообитаниях; **аналогичны виолентам** Л.Г.Раменского) **С-тип;**

2) **стресс-толерантная** (англ. *stress-tolerant* – устойчивый к стрессу**:** устойчивые к неблагоприятным факторам, но малопродуктивные виды, заселяющие менее благо приятные места **аналогичны патиентам** Л.Г.Раменского) **S-тип;**

3) **рудеральная** (англ. *ruderalis* – сорный: виды, отличающиеся высоким репродуктивным потенциалом и быстрым ростом; осваивают местообитания с нарушенной исходной растительностью, по свойствам напоминают **эксплерентов**) **R-тип**.

Треугольник Граймa
(C, R,S – первичные типы стратегий;
CS, RS, CRS – переходные
(вторичные) типы стратегий



Сравнительная характеристика типов стратегий растений

Признак	Тип стратегии		
	Виолент (C)	Патиент (S)	Эксплерент (R)
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции между особями	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простиранием в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние суккуленты, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением

Тип реагирования на стресс	Морфо-логический	Физиолого-биохимический	Морфо-логический
Экологическая ниша	Широкая; реализованная ниша близка по объему к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; реализованная ниша приближается по объему к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; реализованная ниша по объему много меньше фундаментальной (приближается к нулю), дифференциация ниш слабая

Примеры растений с разными типами стратегий

Тип стратегии	Характеристика	Примеры
Виоленты	Виды, доминирующие в фитоценозах в условиях хорошего обеспечения их основными ресурсами и отсутствия условий, ограничивающие их рост	Деревья климаксовых лесов (ель, дуб и др.); доминанты и субдоминанты (особенно злаки – тимофеевка луговая, лисохвост луговой, ежи сборная, щучка дернистая) луговых сообществ.
Патиенты – в природе их большинство	Преобладают там, где участие виолентов в фитоценозах ограничено низкой обеспеченностью ресурсами (светом, водой, элементами минерального питания) и (или) условиями, лимитирующими использование этих ресурсов (низкой температурой, высокой кислотностью почвы, засолением, вытаптыванием, загрязнением тяжелыми металлами)	В зависимости от фактора выделяют: **трофопатиенты** (в частности олиготрофопатиенты), **ксеропатиенты, криопатиенты, ацидопатиенты, гелопатиенты –** экологически обусловленные; **сциофитопатиенты** – ценотически обусловленные. *Пример* олигонитрофильного патента – Белоус торчащий, Пахучеколосник душистый, Полевица тонкая; ксерофильный патиент – Овсяница валисская; сциопатиент – Зеленчук желтый, Кислица обыкновенная
Эксплеренты имеют большое значение в определении устойчивости растительности нашей планеты, в устранении потерь элементов минерального питания в результате нарушений фитоценозов.	Восполняют в фитоценозе пустоты, не занятые двумя первыми группами.	В связи с типами нарушений выделяют: зоогенные, флуктуационные, пирогенные, приуроченные к местам ветровала, демутационные эксплеренты. Автохтонные и инвазионные. *Примеры:* Лютик ползучий (флуктуационный эксплерент): Иван-чай узколистный (инвазионный)

1.5. *Возрастной состав популяций*

Популяция – совокупность особей определенного вида, имеющих общий генофонд и в течение длительного времени (большое число поколений) населяющих определенное пространство, с относительно однородными условиями обитания.

- *внутри П. осуществляется та или иная степень панмиксии,*
- *та или иная степень давления каких-либо форм изоляции*.

Периодизация онтогенеза семенных растений

Период	Возрастное состояние растений	Условные обозначения
Латентный	семена	sm
Виргинильный (девственный)	Проростки Ювенильные Имматурные виргинильные	p J Im v
Генеративный	Молодые генеративные Средние генеративные Старые генеративные	g1 g2 g3
Сенильный	Субсенильные Сенильные отмирающие	Ss s sc

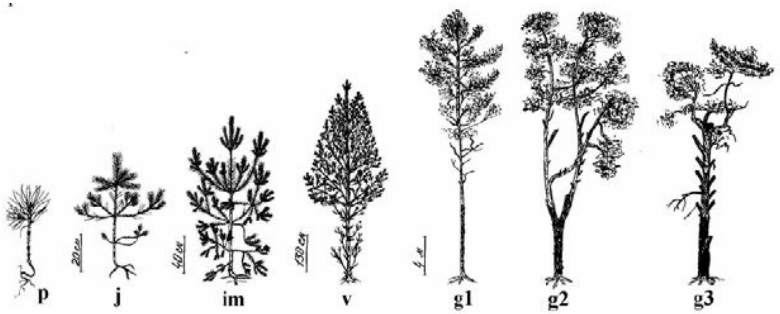


Рис. 4.4. Схема онтогенеза сосны обыкновенной (по Евстигнееву, 1989). Пояснения см. в тексте

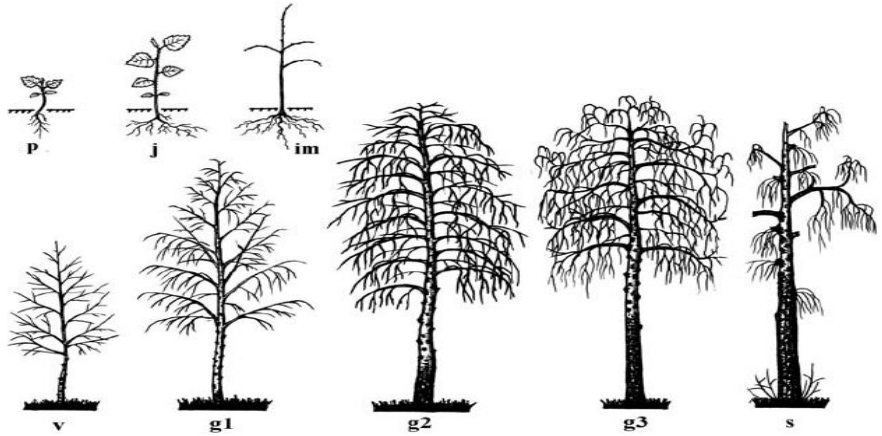
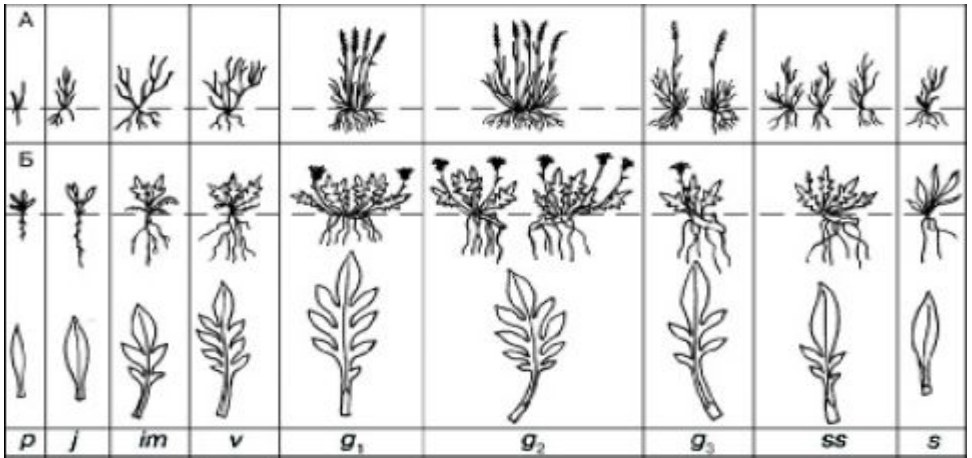


Рис. 4.2. Схема онтогенеза березы бородавчатой. Рис. А.И. Широкова. Пояснения см. в тексте



Типы ценопопуляций:

1. ***инвазивная*** (представлена зачатками, преобладают проростки и молодые особи; генеративные особи отсутствуют)

2. ***нормальная*** (представлена всеми возрастными группами)

3. ***регрессивная*** (преобладают старческие особи либо генеративные, не дающие полноценных зачатков)

Структурное разнообразие - одна из мер биологического разнообразия, выражающая **разнообразие структурных** элементов **сообществ**, экосистем.

- *Структурное разнообразие экосистем* – это

различные варианты внутренней организации функциональных сообществ.

К ним относятся:

1) характер стратификации (вертикальная неоднородность, ярусность);
2) характер зональности (горизонтальная разобщенность, вертикальная поясность в горах или литоральной зоне);
3) характер активности (периодичность);
4) характер пищевых связей (сетевая структура пищевых связей);
5) характер размножения (связи потомков с родителями, *клоны* растений);
6) характер групповых отношений *(стаи* и *стада);*
7) характер совместной деятельности, определяемый *конкуренцией, антибиозом, мутуализмом* и т. п.;
8) характер стохастических связей (зависимых от случайных воздействий).

Пространственная структура фитоценозов

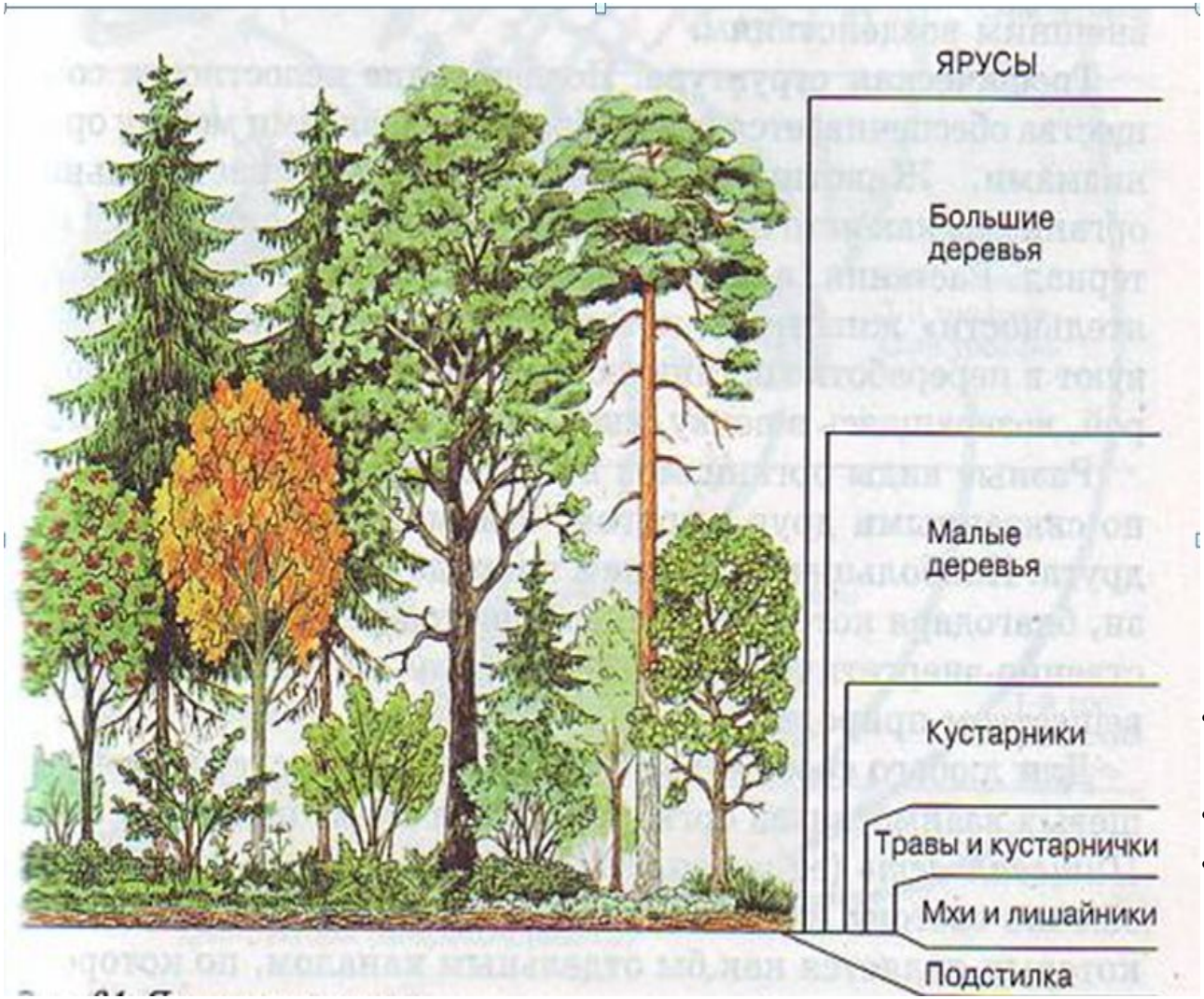
В понятие «структура растительных сообществ» разные авторы вкладывают различный смысл.

В.В. Мазинг (1973) рассматривал три возможные трактовки слова «структура»:

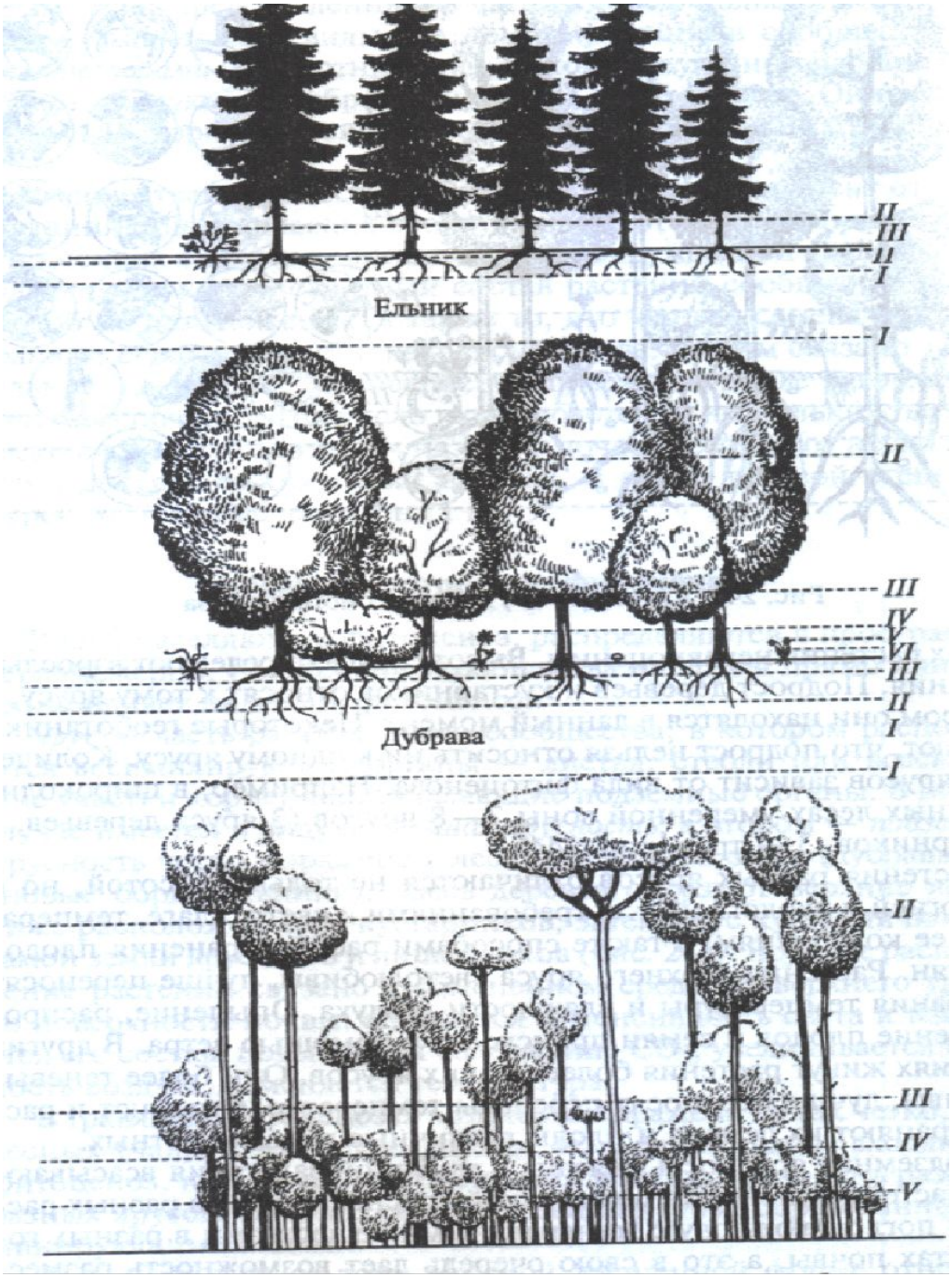
- 1) структура = состав (набор элементов и количественные соотношения между ними);
- 2) структура = строение (пространственное расположение элементов);
- 3) структура = совокупность связей между компонентами системы (функциональная структура)

II. Строение (структура) фитоценоза

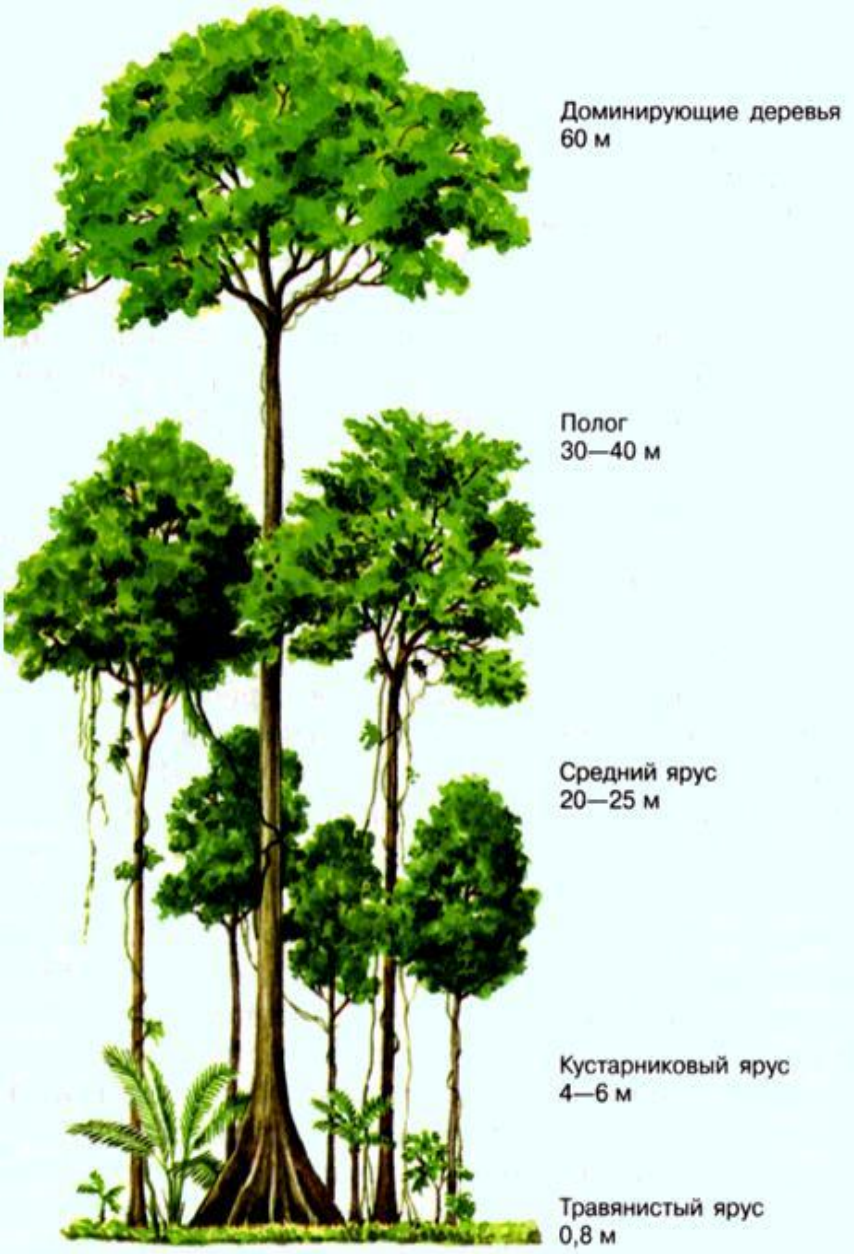
1. Вертикальное (ярусное) надземное сложение на примере лесных фитоценозов

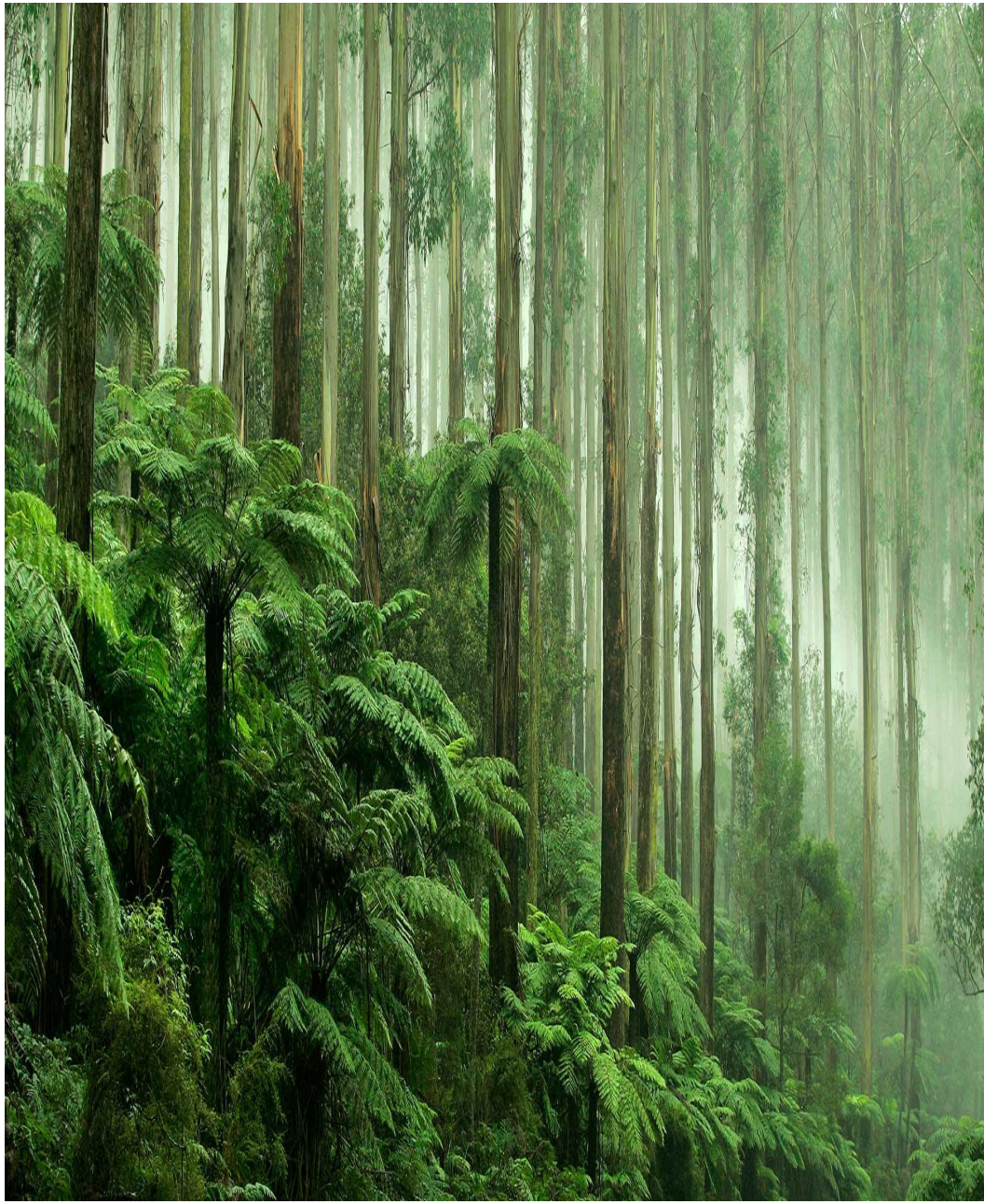


- **Ярусы:**
- Древостой
- I
- II
- Подлесок
- Травяно-кустарничковый
- Мохово-лишайниковый


II
III
II
I
Ельник
I
II
III
IV
V
III
II
I
Дубрава
I
II
III
IV
V

Вертикальная структура сообщества - тропический дождевой лес





По́лог ле́са — совокупность крон сомкнувшихся деревьев, размещающихся в одном или нескольких ярусах.

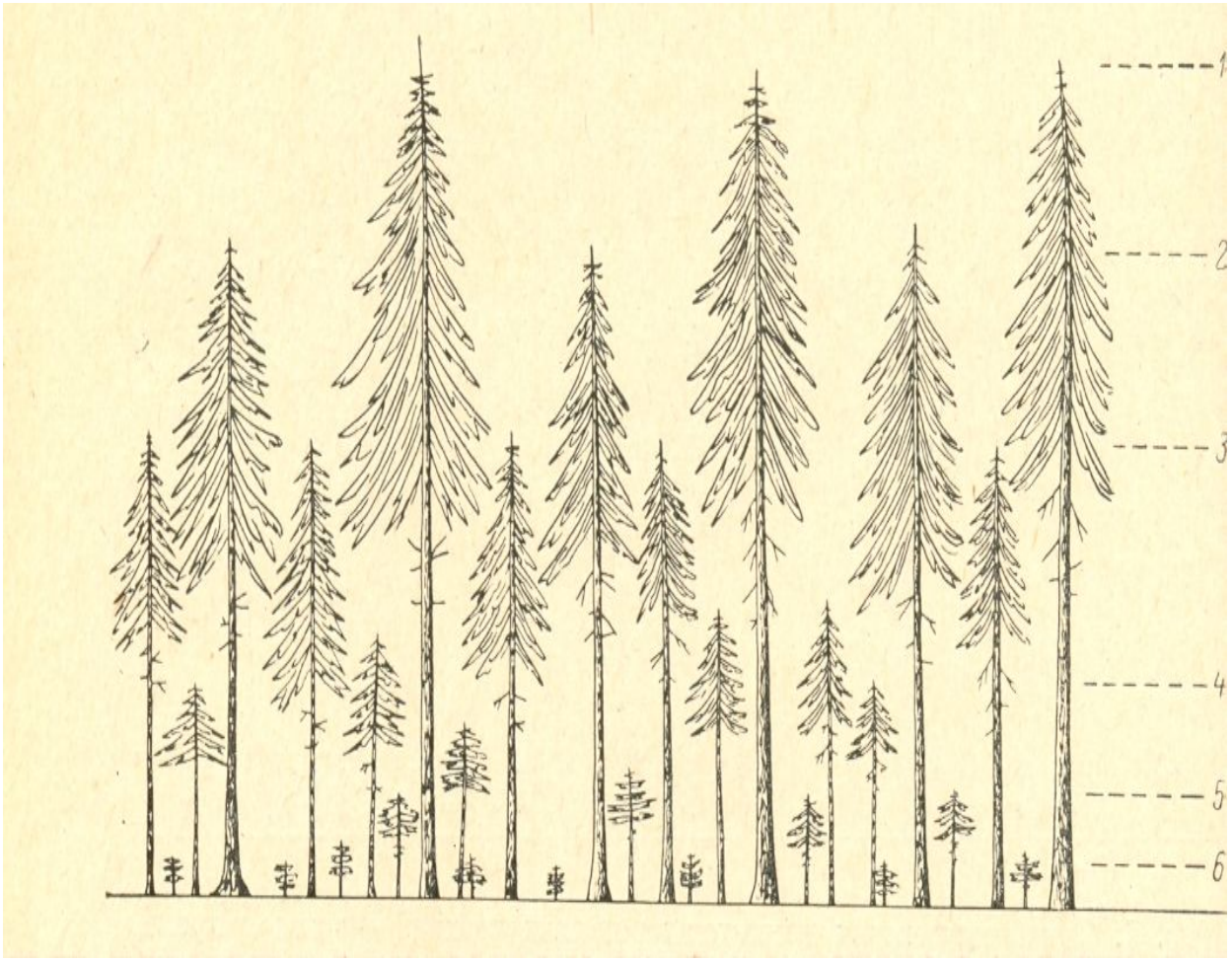
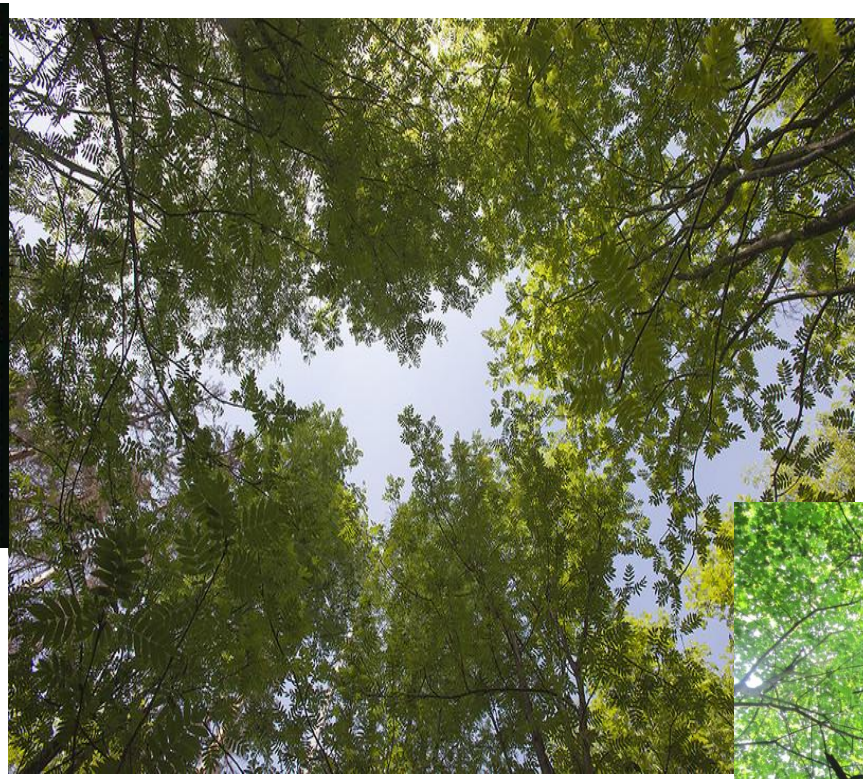


Схема расчленения разновозрастного елового древостоя на пологи
1-3 – пологи древостоя, 4-6 – пологи подроста

Сомкнутость полога — отношение суммы площадей горизонтальных проекций крон деревьев (без учёта площади их перекрытия) к общей площади участка леса. Выражается в десятых долях единицы, соответствующей полной сомкнутости.



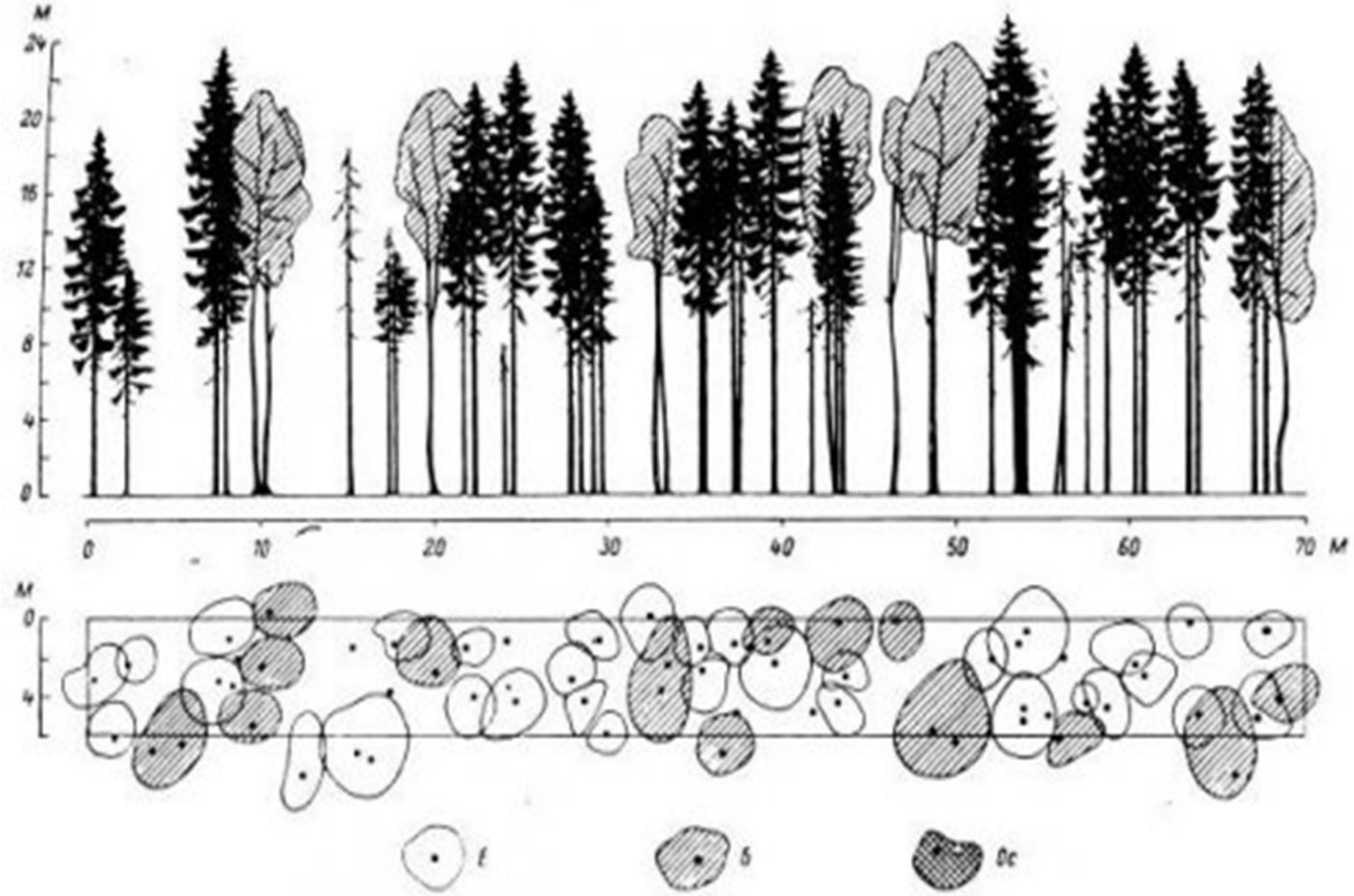


Рис. 2. Вертикальный профиль и проекции крон древостоя ельника сфагново-черничного.

Е — ель европейская; *Б* — береза; *Ос* — осина.

Вертикальный континуум, как вариант разновысотности

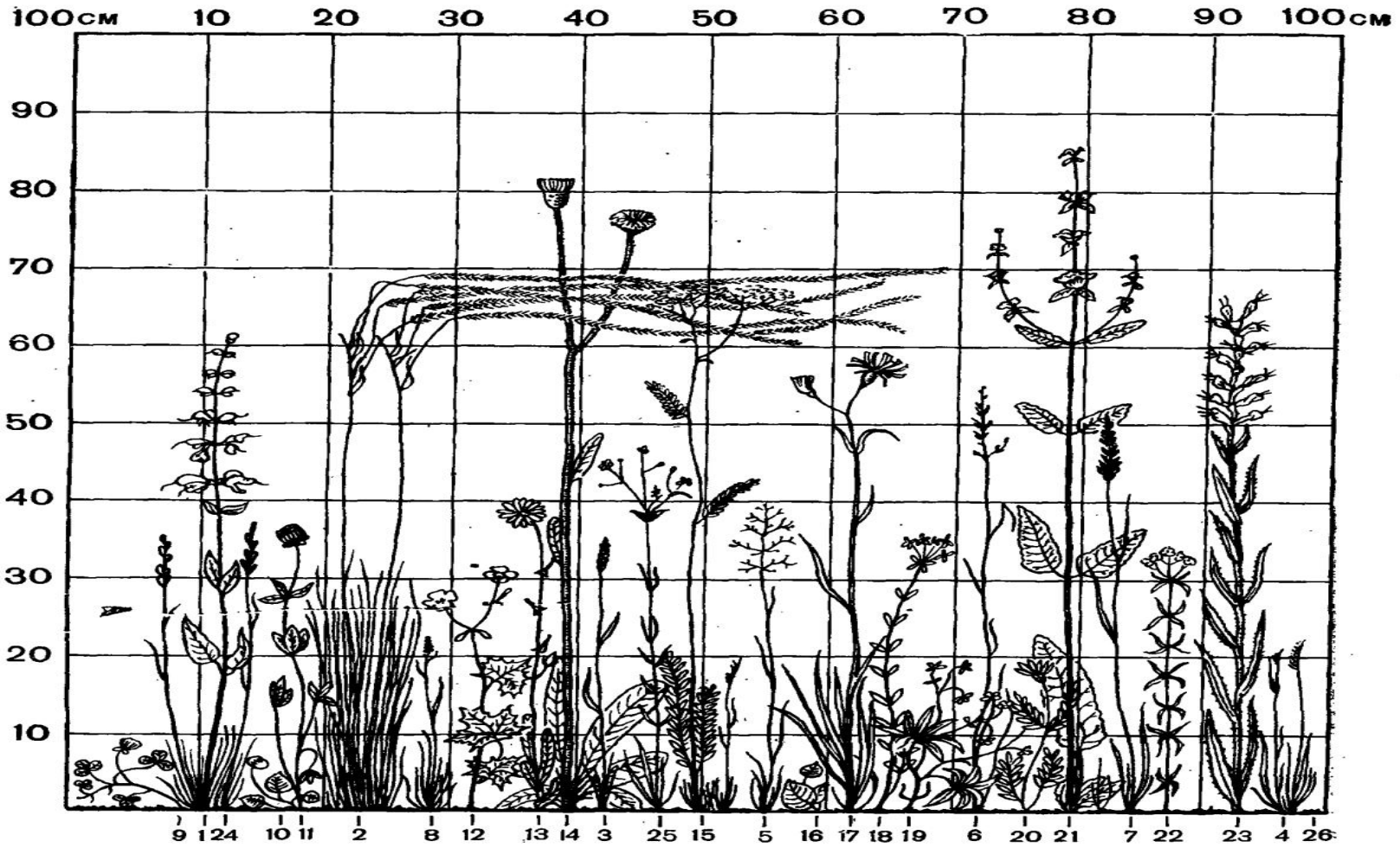
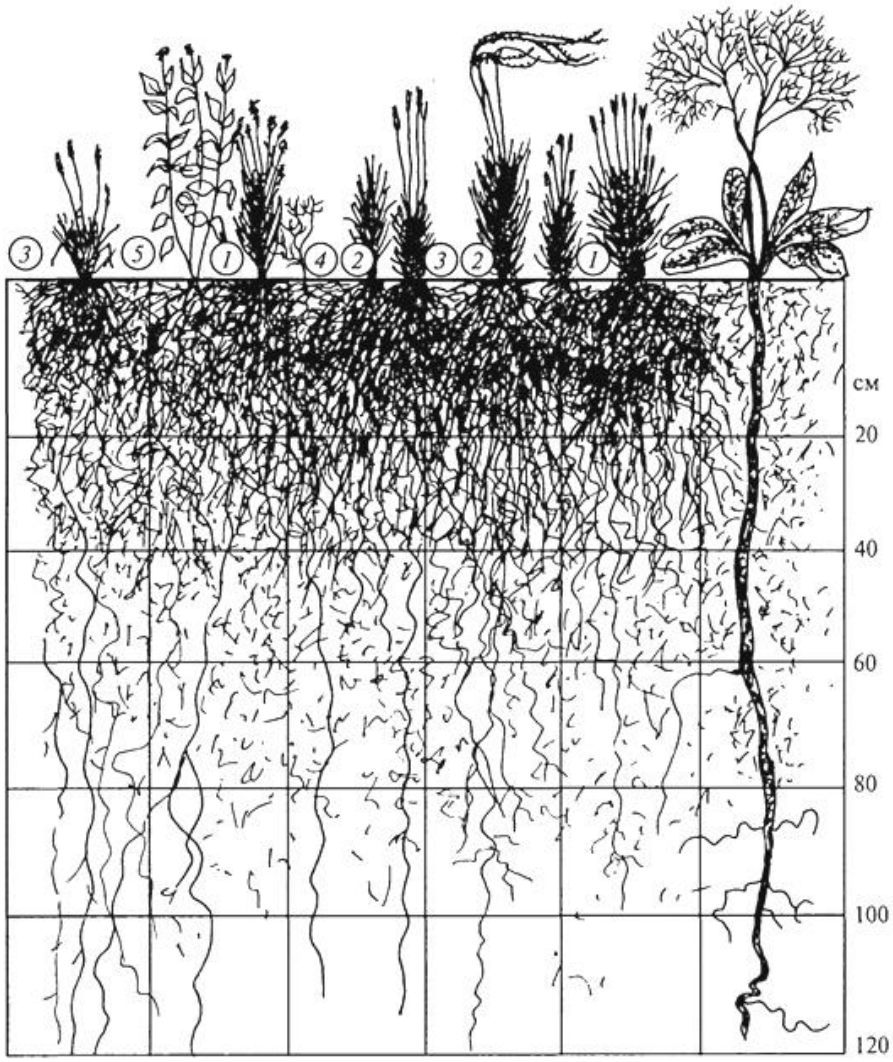


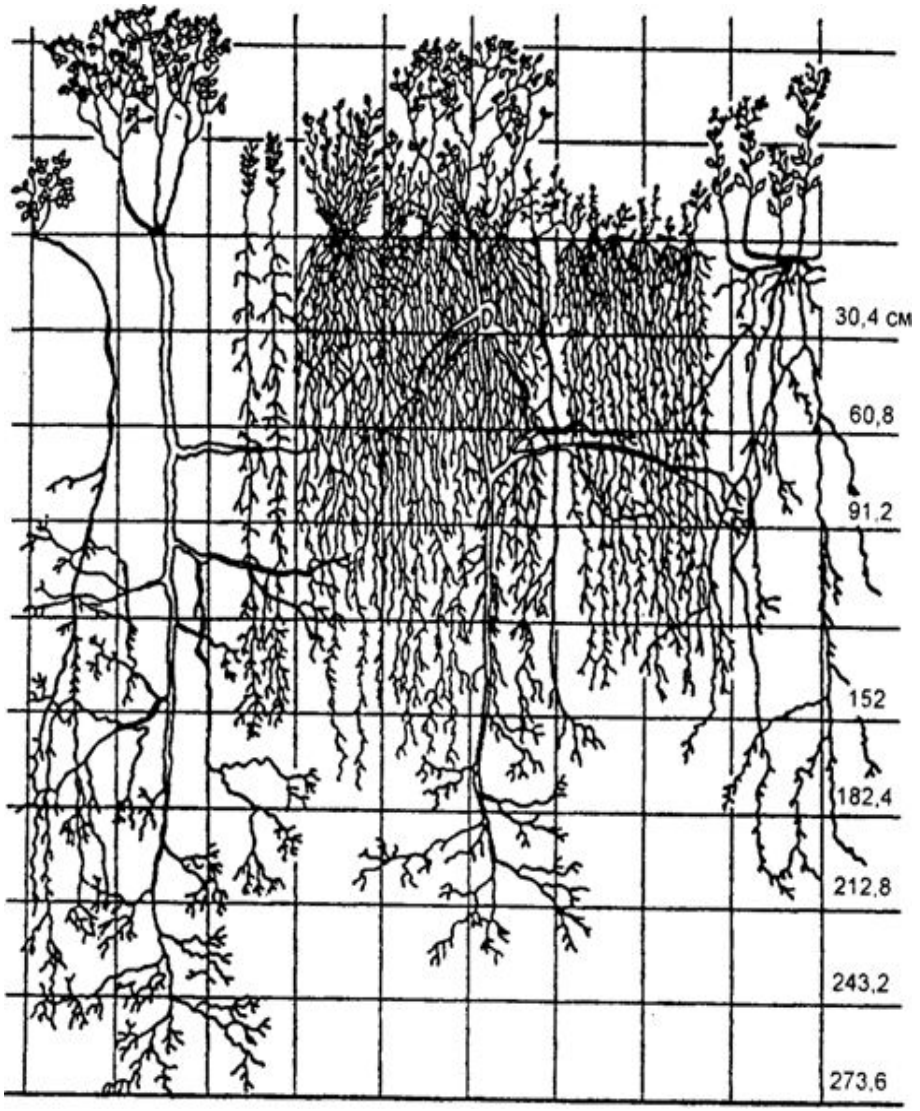
Рис. 77. Вертикальная проекция травостоя остепненного луга (Бобринская степь в Орловской области).

Дерновинные злаки и осоки: *1* — типчак; *2* — ковыль Иоанна; *3* — душистый колосок; *4* — горная осока. Корневищные злаки и осоки: *5* — полевица Сырейщикова; *6* — краснан овсяница; *7* — келерия Делявинь; *8* — русская осока. Разнотравье (включая бобовые): *9* — ползучий клевер; *10* — песчаная фиалка; *11* — горный клевер; *12* — многоцветковый лютик; *13* — обыкновенный нивяник; *14* — крапчатый пазник; *15* — шестилепестная таволга; *16* — собачья фиалка; *17* — пурпуровый козелец; *18* — стройный молочай; *19* — семилисточковая лапчатка; *20* — датский астрагал; *21* — клубненосный зопник; *22* — северный подмаренник; *23* — красная румянка; *24* — луговой шалфей; *25* — злаколистная песчанка. Мхи: *26* — зеленый мох (сплошной покров).

Вертикальный континуум (Монгольская степь: Папченков, 2004)

Подземная ярусность в луговом фитоценозе





Внеярусные организмы нельзя отнести к конкретному ярусу, это лианы, лишайники, некоторые виды мхов и паразитов.

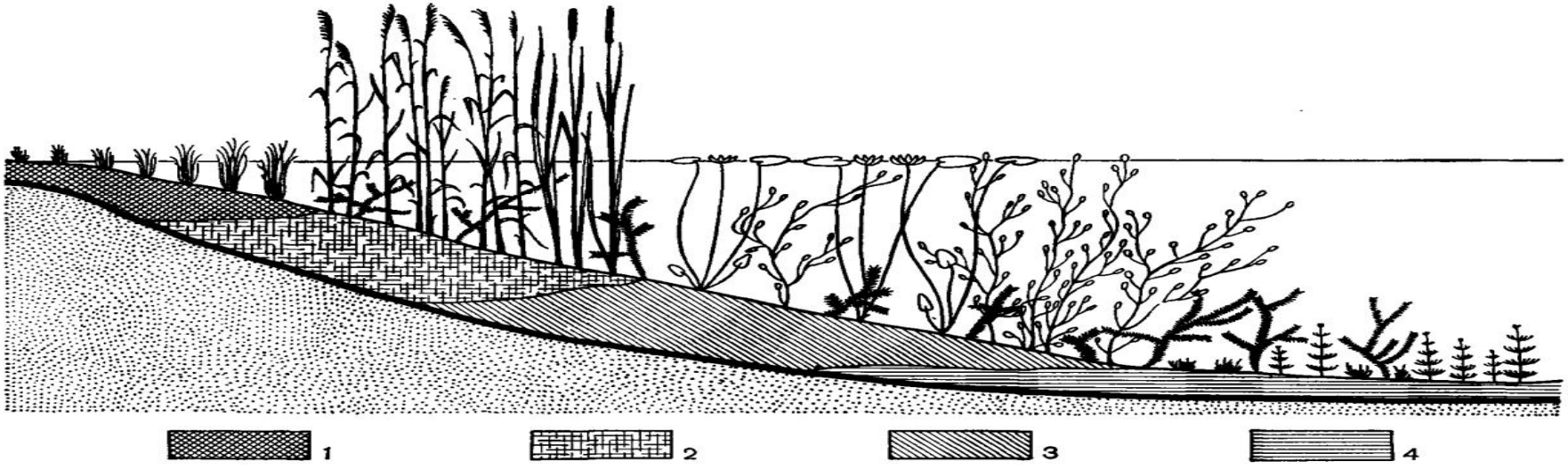
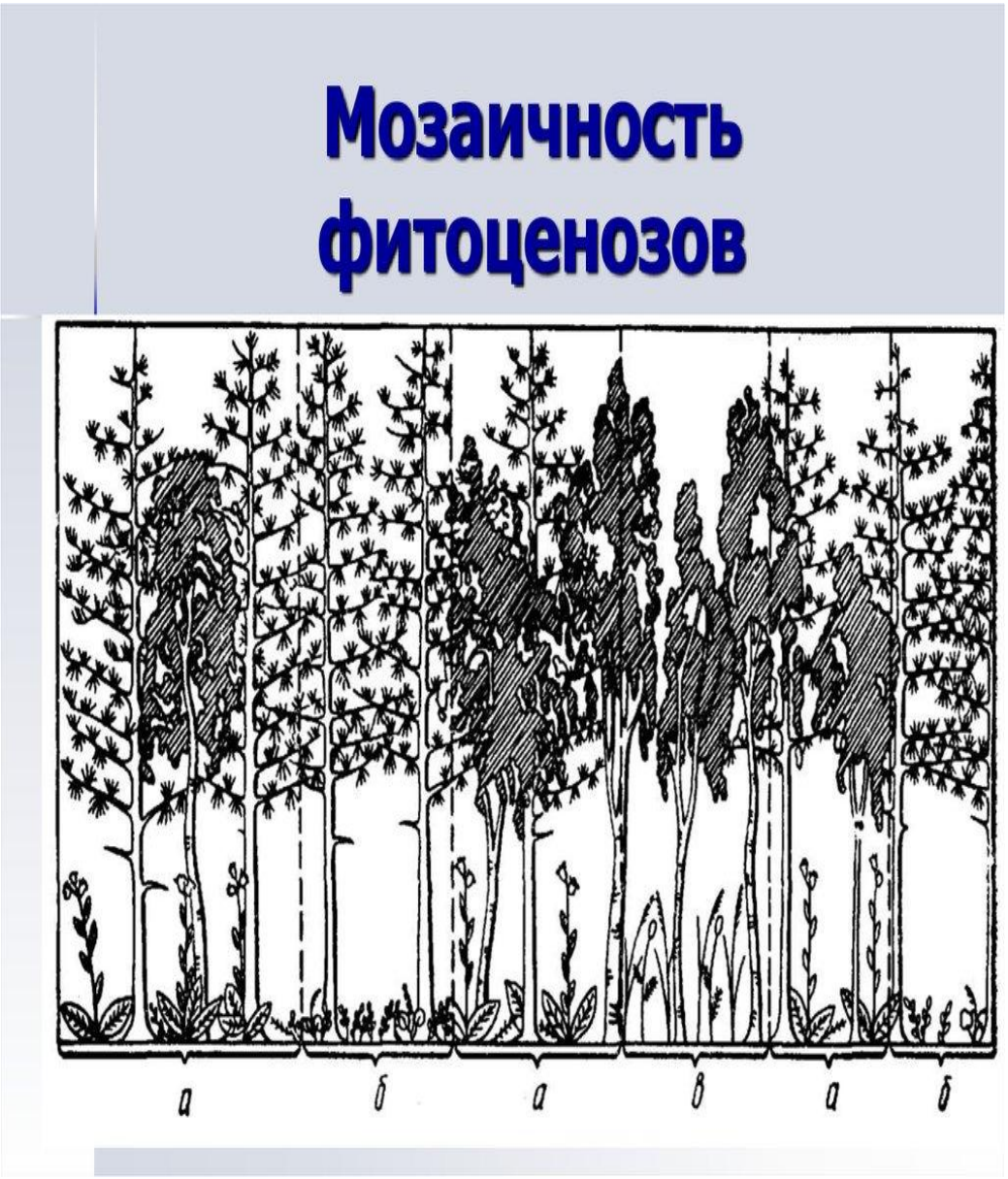


Рис. 79. Схема зарастания озера. Растительность (начиная от берега): осоки, тростник, камыш и рогоз (с примесью погруженных в воду растений); кувшинки; кубышки и другие растения с плавающими листьями; рдесты и другие погруженные в воду растения; донные мхи и водоросли (глубоководная часть озера без высших растений).

1 — осоковый торф; *2* — тростниковый и камышовый торф; *3* — сапропелевый торф; *4* — сапропелит.

2. Горизонтальное расчленение фитоценоза



- **Мозаичность** – неоднородность (или гетерогенность) фитоценоза в горизонтальном направлении, проявляющаяся в наличии микрогруппировок (*микроценозов*), вызванных внутренними причинами фитоценоза.

- а) микроценоз из лиственницы даурской (*Larix dahurica*)+березы плосколистной (*Betula platyphyla*) (затенение 0,6) и соссюреи (*Sassurea umbrosa*) + линней северной (*Linnaea borealis*);
- б) микроценоз из лиственницы даурской (затенение 0,4) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea*);
- в) микроценоз из березы плосколистной (затенение 0,6) и черники (*V. myrtillus*)

Рис. Фрагмент березово-лиственничного леса Джалинды (верхнее Приамурье) с тремя типами микроценозов (по Ярошенко):

Сосновый лес

- Микроценозы:
- а) сосняк мертвопокровный, б) сосняк папоротниковый

Лиственничный лес

Мозаичность биогеоценоза (по: А. Работнов, 1974)

- **Эпизодическая** мозаичность обусловлена случайностью в распределении зачатков.
- **Фитогенная** мозаичность – конкуренцией, изменением фитосреды (влиянием одних видов на другие путем перехвата света, влаги, элементов минерального питания).
- **Клоновая** мозаичность связана со спецификой жизненных форм растений (способность к вегетативному размножению и образованию клонов – земляника, плаун и др.).

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.

- **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.

В ненарушенных евразийских и североамериканских лесах это три группы ключевых видов:1) крупные стадные копытные-фитофаги (зубры, туры, тарпаны, лесные бизоны и др.),2) листо- и хвоегрызущие насекомые; 3) бобры.

Мозаичность биогеоценоза (по: А. Работнов, 1974)

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

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

- **Демутационная** (регенерационная) мозаичность - связана с восстановлением растительности в нарушенных местах. Примеры: восстановление целостности фитоценозов после прекращения деятельности животных, особенно землероев, человека (вырубка лесов, вспашка, кострища и т.д.), внешних факторов – например, ветровал.

верховое болото на территории равнинной территории

Мозаичность на болоте по причине неоднородности микрорельефа (пример эдафотопической мозаичности)

1. сообщество – пушицево-сфагновое сообщество (передний план); сосняк пушицево-сфагновый (задний план)
кочки (микроповышения – нанароельф) пушица болотная; сосна лесная+черника
мочажины (микропонижения) – сфагновые мхи

2. осоко-сфагновое болото
кочки – осока черная+политрих обыкновенный
мочажины – сфагновые мхи

Пример зоогенной мозаичности: термитники в саванне

Схема мозаичности и комплексности
(по Ярошенко, 1961)

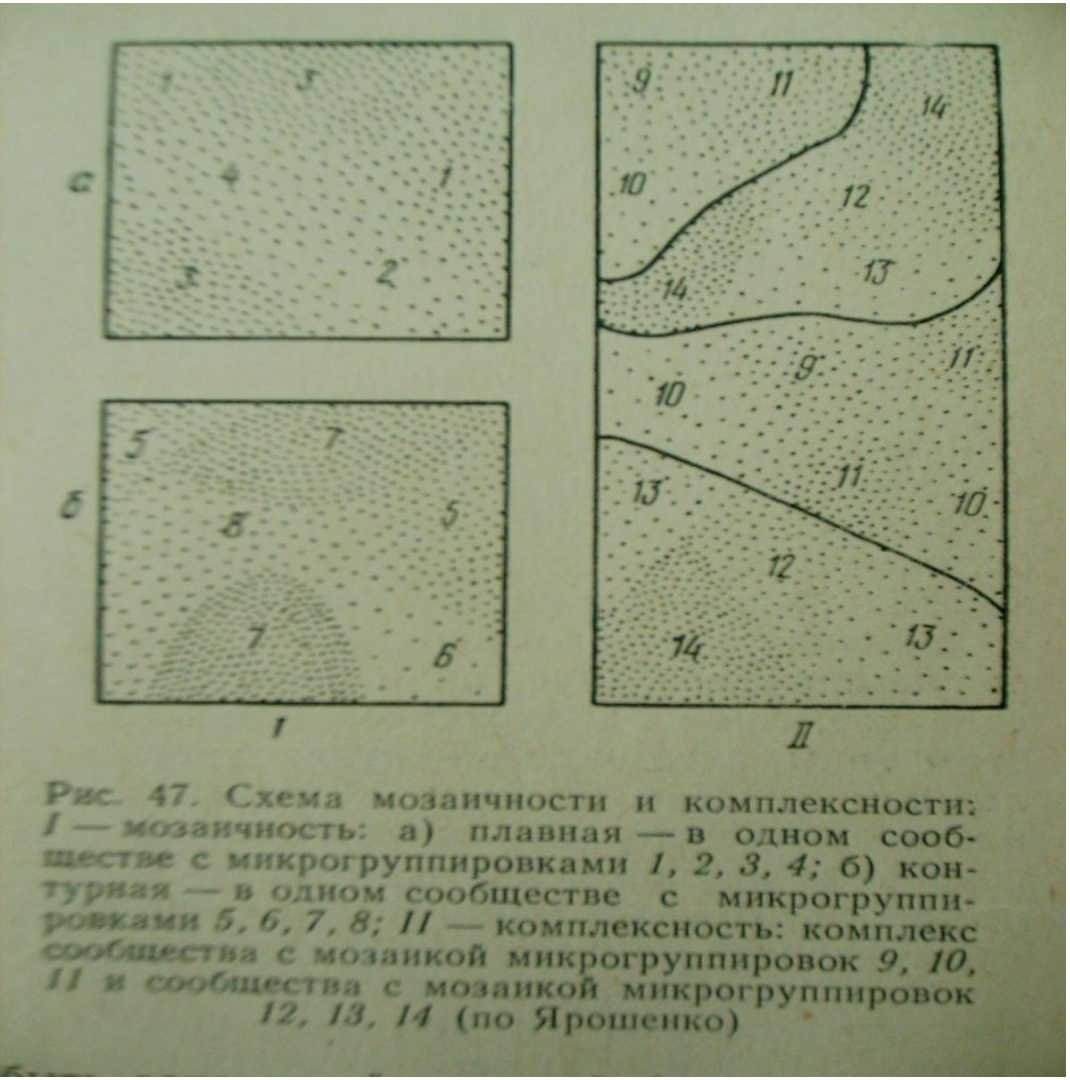


Рис. 47. Схема мозаичности и комплексности: *I* — мозаичность: а) плавная — в одном сообществе с микрогруппировками *1, 2, 3, 4;* б) контурная — в одном сообществе с микрогруппировками *5, 6, 7, 8; II* — комплексность: комплекс сообщества с мозаикой микрогруппировок *9, 10, 11* и сообщества с мозаикой микрогруппировок *12, 13, 14* (по Ярошенко)

- ***Комплексность*** – гетерогенность фитоценоза в горизонтальном направлении, представленная пятнами микроценозов, возникающих вследствие исходной неоднородности экотопа.

плавная мозаичность – с нерезкими границами между микрогруппировками;
контурная мозаичность – с относительно резкими границами между микрогруппировками.

Равномерное (регулярное) распределение популяции тюльпанов и ирисов в степи

Пятнистое (контагиозное) размещение популяций видов в степи

- горно-тундровая растительность

- верховое болото

•полупустыня

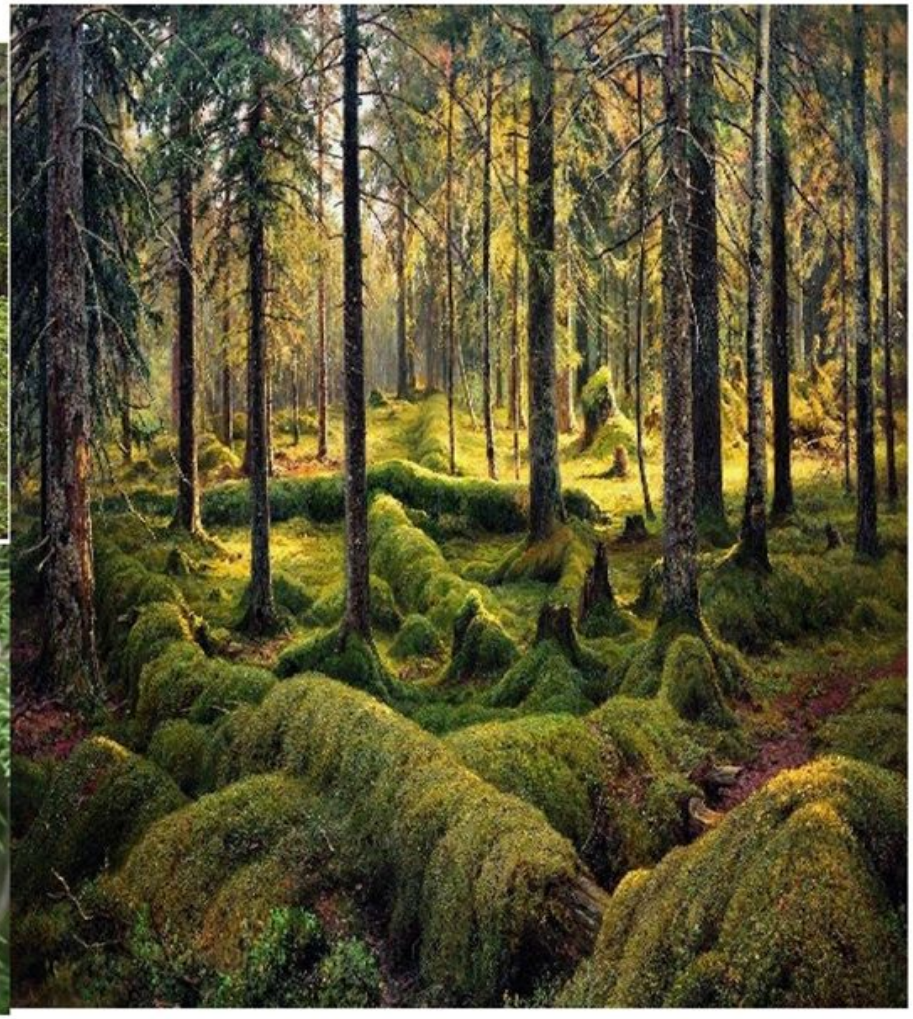
Комплексность (слева) и мозаичность(справа) горно-тундровой растительности

неоднородность микрорельефа (каменистые осыпи + формы микрорельефа и относит. выровненные участки)

- выровненная территория

Западно-Сибирская низменность: тайга

Еловый лес.



- Эдафотопическая мозаичность

Рис. 4. Парцеллярная структура дубняков на южном склоне

Типы леса: I – дубняк (Д.) осоковый (водораздел), II – Д. марьянниково-осоковый, III – осоковый (в средней части склона), IV – Д. с березой разнотравный.
Парцеллы: 1 – дубовая (д.) осоковая, 2 – д. марьянниково-осоковая, 3 – д. ксерофитная редкопокровная, 4 – д. рододендроновая осоковая, 5 – д. осоковая редкопокровная, 6 – д. с березой разнотравно-полынная, 7 – д. с березой редкопокровная, 8 – д. с березой и кленом редкопокровная, 9 д. с орехом элеутерококково-лимонниковая, 10 – д. с березой виноградовая, 11 – липовая с ясенем редкопокровная, 12 – рябинолистниковая.

- ***Парцелла*** (Дылис, Уткин, Успенская, 1964) - часть биогеоценоза, соответствующая микроценозу, включающая не только растения, но и животных, почвы, особенности нанорельефа и вариации микроклимата.

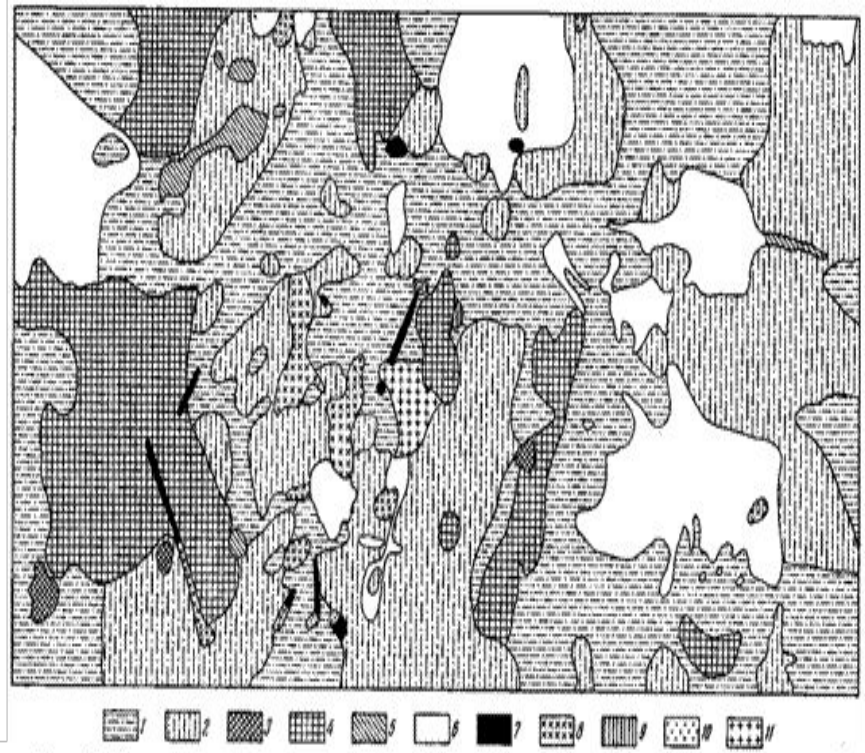
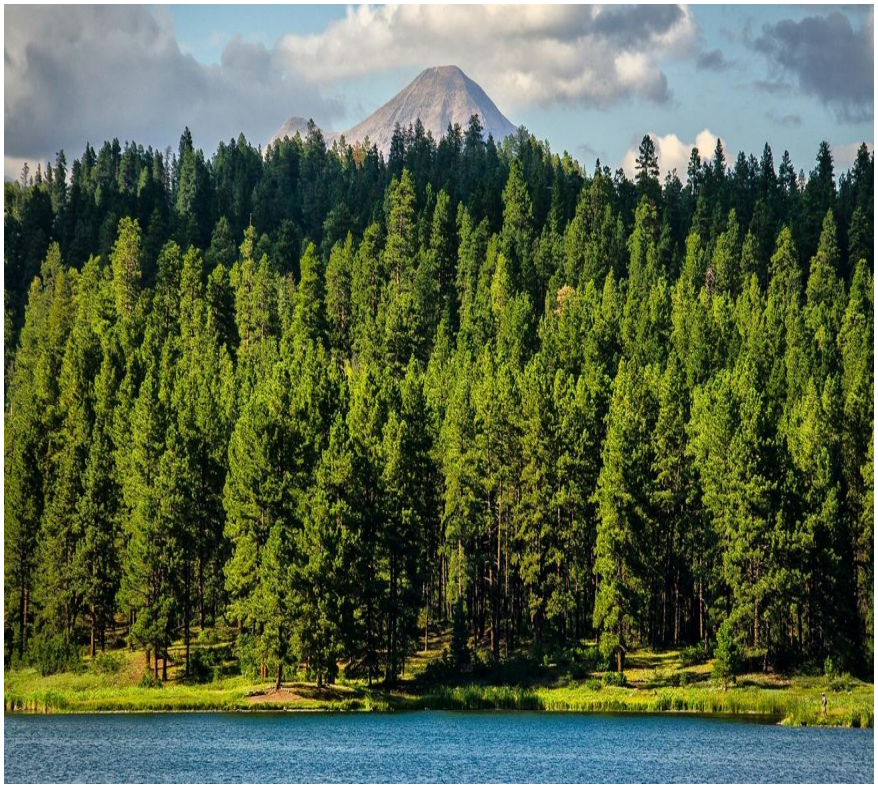


Рис. 5. Синузиальная структура напочвенного покрова разнотравно-хвощового лиственичника.

Синузии: 1 – вейниково-хвощовая; 2 – вейниково-хвощовая с линнеей; 3 – гераниево-хвощовая; 4 – хвощово-вейниковая; 5 – травяно-зеленомошная; 6 – хвощово-брусничная; 7 – княженичная; 8 – хвощово-зеленомошная; 9 – линнеевая; 10 – маршанциевая; 11 – вейниково-хвощовая с майником.

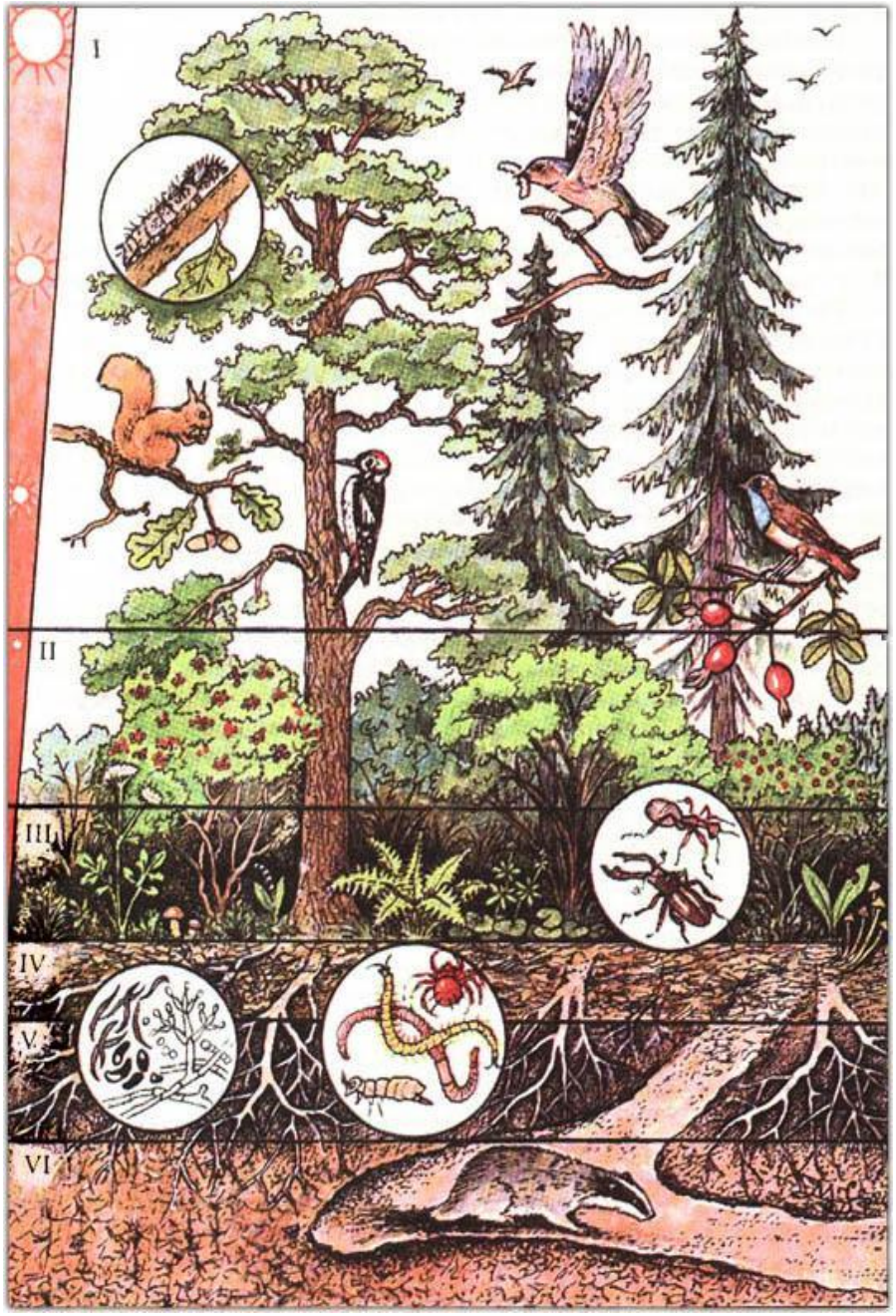
- ***2. Синузия*** (по: Шенников, 1964) – структурная часть фитоценоза, ограниченная в пространстве (занимающая определенную экологическую нишу), отличающаяся от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоценотическом отношениях.

- ***Синузия –*** структурная часть фитоценоза, характеризующаяся строго определенным видовым составом одинаковой жизненной формой, т. е обладающая эколого-биологическим единством.



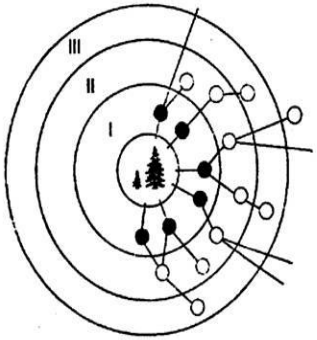
Хвойный лес: одновидовая синузия ели

- Хвойно-широколиственный лес: синузия древесных растений (ель, дуб, береза, осина)



- ***Консорция*** – это всевозможные связи автотрофного организма со всеми живыми организмами биогеоценоза.

Консорция – (от лат. консорциум – соучастие, сотоварищество) это совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биоценоза трофически или топически связана с центральным видом – автотрофным организмом. Термин «консорция» введен Раменским Л.Г. в 1952г. Центральный вид консорции это эдификатор.



— центральный вид (детерминант консорции); I, II, III — концентры •○ — консорты, среди них: I — фитофаги, эпифиты, симбионты; II, III — зоофаги (по В. В. Мазину, 1966)

Консорции. Биотические связи древесных пород

- **Консо́рция** (от англ. consortium — соучастие, сообщество) — структурная единица биоценоза, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей.

Пространственная структура лесного биогеоценоза

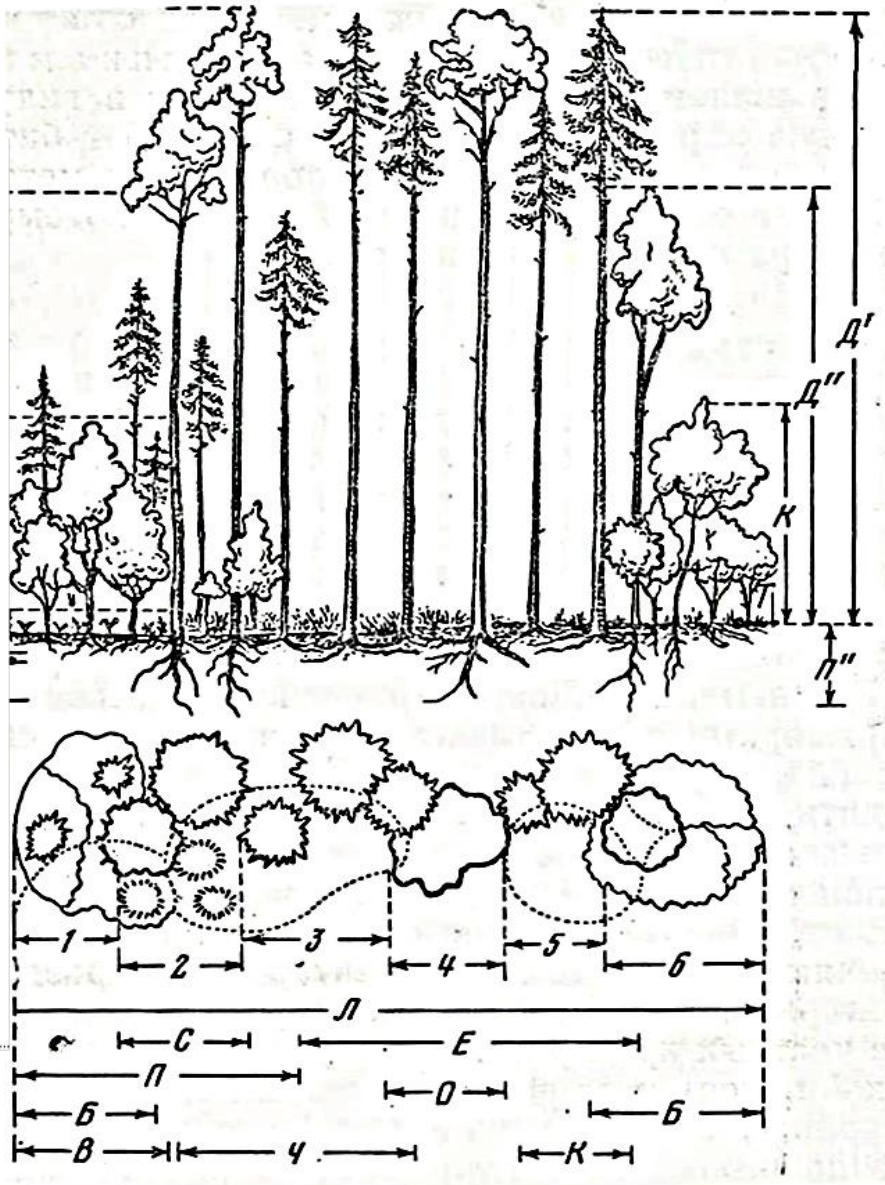


Рис. 1. Принципы расчленения пространственной структуры (на примере лесного биогеоценоза)

Вертикальное расчленение. Взаимоисключающие элементы структуры (горизонты):

I — верхний полог,
II — полог подроста,
III — кустарниковый полог,
IV — надземный слой,
А — С — почвенные горизонты.

Перекрывающие элементы:

Д' — древесный ярус,
Д'' — ярус подроста (второй ярус),
К — кустарниковый ярус,
П'' — ярус глубоких корней.

Горизонтальное расчленение. Взаимоисключающие элементы структуры (на примере парцелл):

1 — елово-кустарниковая,
2 — сосново-еловая,
3 — елово-черничная,
4 — осиновая,
5 — елово-кисличная,
6 — березово-кустарниковая

Перекрывающие элементы:

Л — опушка леса в целом (биогеоценоз),
С — сосновая группировка,
Е — елово-осиновая группировка,
П — группировка елового подроста,
О — осиново-мертвопокровный микроценоз,
Б — березово-кустарниковый микроценоз,
В — синузия ветреницы,
Ч — синузия черники,
К — синузия кислицы

Структура фитоценоза во времени

(сезонная ритмика фитоценозов, смена аспектов)

Сроки прохождения растениями в фитоценозе тех или иных фаз сезонного состояния определяются:

1. приспособлениями к изменению общей метеорологической обстановки данного пункта в течение сезона;
2. приспособлениями к изменениям фитоклимата в течение сезона;
3. особенностями самого растения, его наследственностью, генезисом.

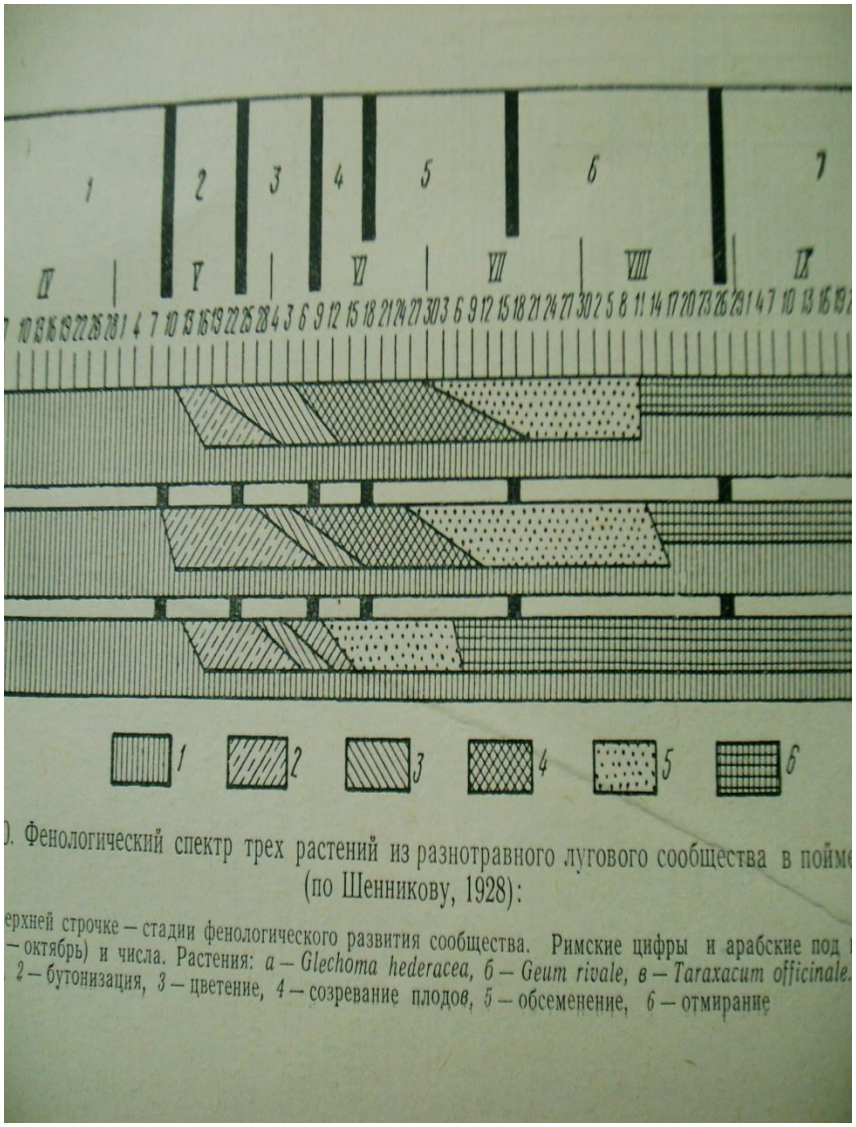
Типы растений по годовому ходу их ритмики для умеренного пояса (по: Дильс, 1918).

1. Растения с вынужденным зимним покоем
2. Растения, у которых период покоя начинается еще до летнего солнцестояния, т.е. до конца июня
3. Растения с устойчивым зимний периодом покоя (пробуждение ни раньше февраля)

Буквенные обозначения фенологических фаз растений (по Е.М. Лавренко, 1952)

- П– проростки,
- Р – ростки,
- Вег – вегетационное состояние до выбрасывания соцветий,
- Б – бутонизация и колошение,
- Ц – цветение (Ц1 – начало, Ц2 – полное, Ц3 – отцветание),
- П – плодоношение (П1 – незрелые плоды, П2 – зрелые плоды, П3 – осыпание плодов)
- ЦП – цветение-плодоношение (подфазы ЦП1, ЦП2, ЦП3),
- ОП – осыпание плодов,
- ОТМ – отмирание надземных побегов,
- М – мертвые (сухие) надземные части

Фенологические спектры фитоценозов



). Фенологический спектр трех растений из разнотравного лугового сообщества в пойм
(по Шенникову, 1928):

ерхней строчке – стадии фенологического развития сообщества. Римские цифры и арабские под
– октябрь) и числа. Растения: *а* – *Glechoma hederacea*, *б* – *Geum rivale*, *в* – *Taraxacum officinale*.
2 – бутонизация, *3* – цветение, *4* – созревание плодов, *5* – обсеменение, *6* – отмирание

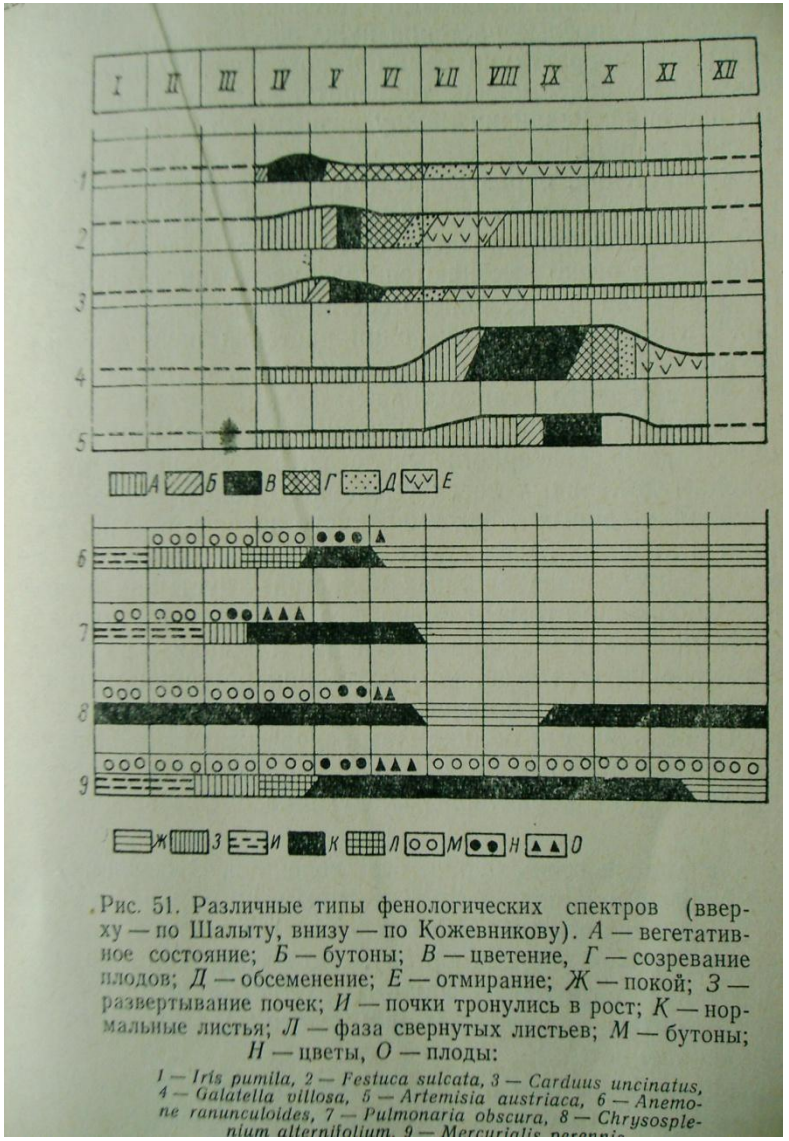


Рис. 51. Различные типы фенологических спектров (вверху — по Шалыту, внизу — по Кожевникову). *А* — вегетативное состояние; *Б* — бутоны; *В* — цветение, *Г* — созревание плодов; *Д* — обсеменение; *Е* — отмирание; *Ж* — покой; *З* — развертывание почек; *И* — почки тронулись в рост; *К* — нормальные листья; *Л* — фаза свернутых листьев; *М* — бутоны; *Н* — цветы, *О* — плоды:

1 — Iris pumila, 2 — Festuca sulcata, 3 — Carduus uncinatus, 4 — Galatella villosa, 5 — Artemisia austriaca, 6 — Anemone ranunculoides, 7 — Pulmonaria obscura, 8 — Chrysosplenium alternifolium, 9 — Mercurialis perennis

Сезонные смены растительности северных степей на примере Стрелецкой степи под Курском (Воронов, 1973)

• цветение маков и ирисов весной

• разнотравно-злаковая степь в начале лета

• степь в конце лета

3. Характер активности (периодичность)

- **Аспект** - сезонные смены растительности, вызванные разными сроками прохождения растениями тех или иных фаз сезонного состояния.

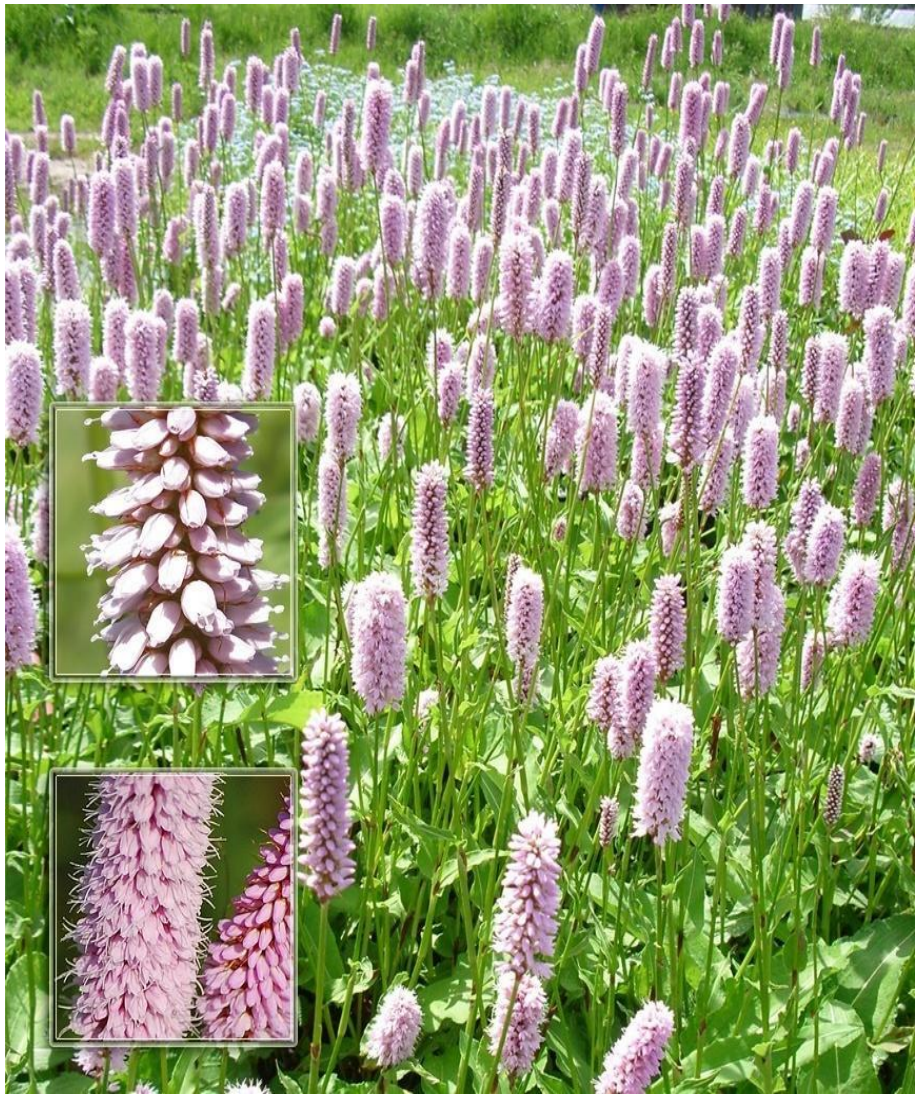
Альпийский луг с аспектом цветущих нарциссов

Горно-тундровая растительность Монгольской степи

Аспектирование смолки и нивяника на суходольном лугу

Аспекты

горца змеиного (сырой луг)



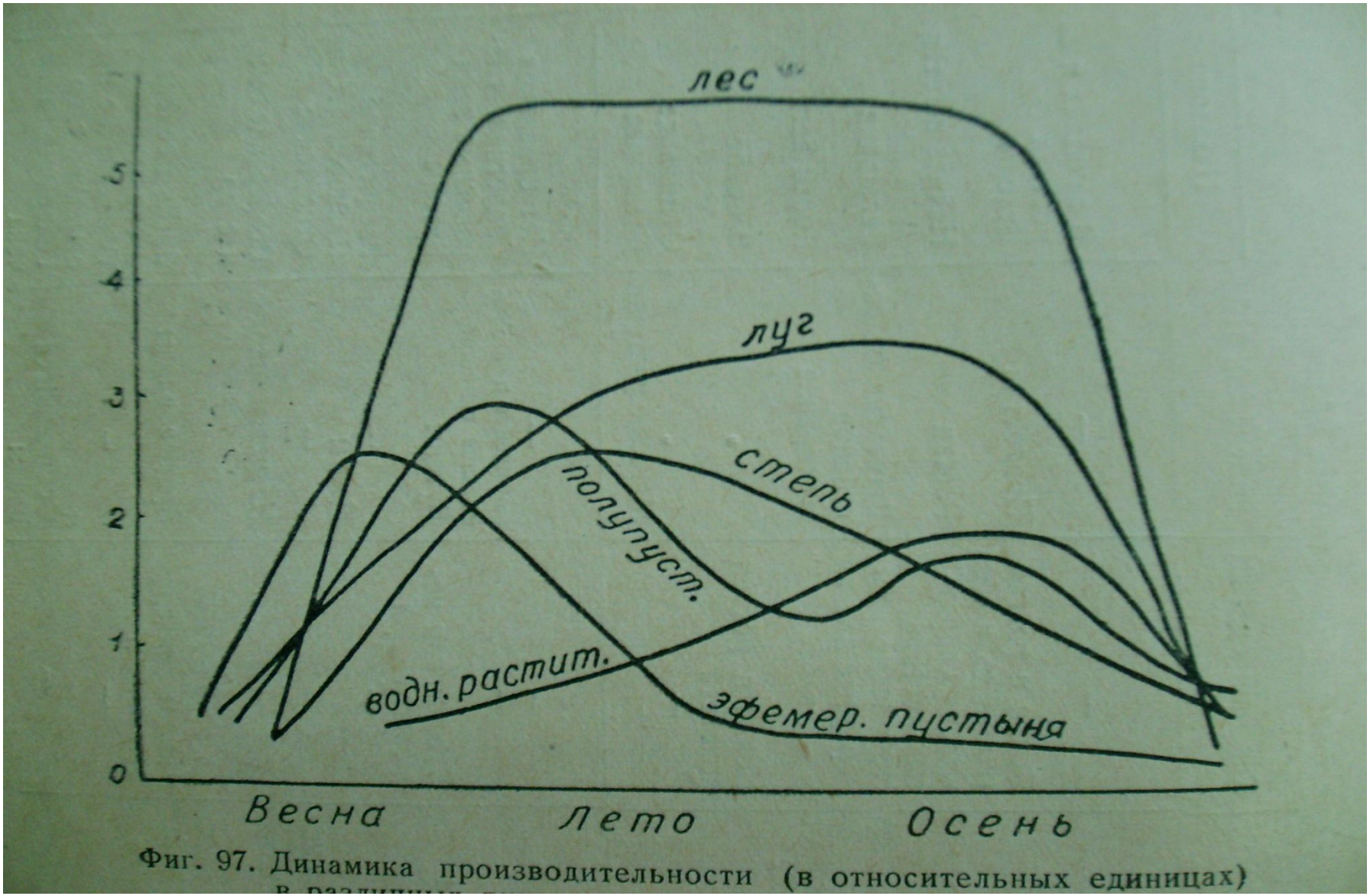
горлюхи ястребинковой (суходольный луг)

Ранневесенний аспект в мелколиственном лесу

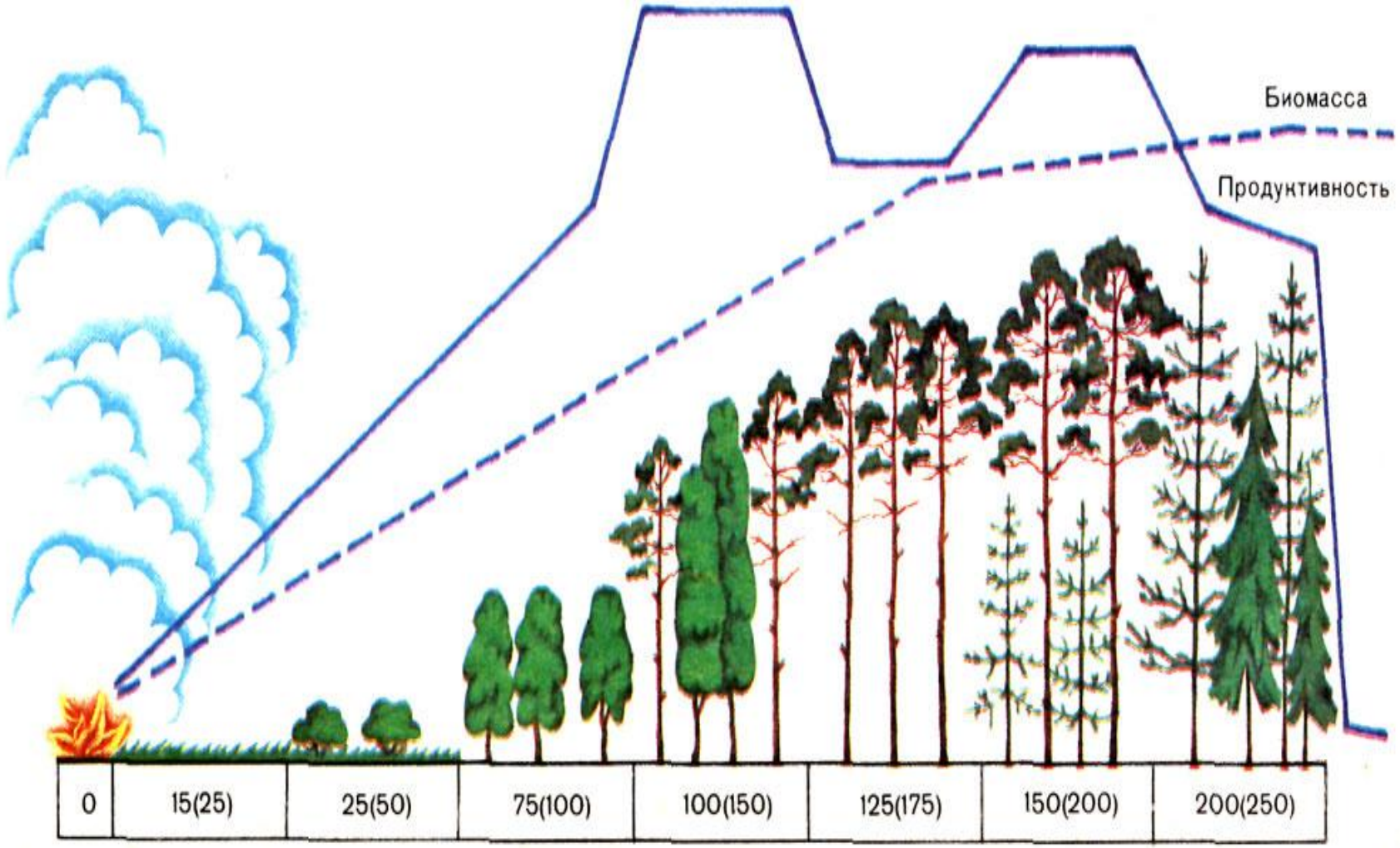
ветреницы лютиковой
в сероольшанике

ветреницы дубравной
в елово-березовом лесу

Динамика производительности (в относительных единицах) в различных типах растительности (Быков, 1953)



Фиг. 97. Динамика производительности (в относительных единицах)



Фазы развития: 15(25) – вейникового луга, 25(50) – зарастания кустарником, 75(100) - березового или осинового леса, 125 (175) - смешанного сосново-лиственного леса,150 (200) – сосново-кедрового леса, 200 (250) - кедрово-пихтового леса

- **Продуктивность фитоценозов** – это способность растений и их сочетаний создавать органическое вещество.
- **Биомасса**– общее количество живого органического вещества в надземной и подземной частях биоценоза.