

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Н. М. ДАЙНЕКО, С.В. ЖАДЬКО

БОТАНИКА: ГЕОБОТАНИКА

Методические рекомендации по выполнению
управляемой самостоятельной работы студентов
биологического факультета
специальности 1-31 01 01 02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»

Чернигов
2016

УДК 581.8+581.4+582 (075.4)

ББК 28.56я73+28.59я73

Д 148

Авторы-составители:

С. В. Жадько, Ю. М. Бачура, Н. М. Дайнеко

Рецензенты:

кандидат биологических наук Н.Г. Галиновский;
кандидат сельскохозяйственных наук А. Н. Никитин

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
учреждения образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Н. М. Дайнеко, С.В. Жадько

Д 148 Ботаника: Геоботаника. Методические рекомендации по выполнению управляемой самостоятельной работы студентов биологического факультета специальности 1-31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / Н. М. Дайнеко, С. В. Жадько; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2016. – 36 с.

Целью выполнения управляемой самостоятельной работы студентов является закрепление и углубление теоретических знаний в области ботанических дисциплин, развитие навыков самостоятельной творческой работы.

Материалы по управляемой самостоятельной работе адресованы студентам 2 курса дневной формы обучения и 3 курса заочной формы обучения специальности 1-31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

УДК 581.8+581.4+582 (075.4)

ББК 28.56я73+28.59я73

© Дайнеко Н. М., Жадько С. В., 2016

© УО «Гомельский государственный
университет им. Ф. Скорины», 2016

Содержание

Введение	4
1 Влияние важнейших экологических факторов на морфогенез, распределение растений и формирование фитоценозов	5
2 Классификация экологических факторов	6
3 Действие на растения и растительные сообщества света, тепла, воды и воздуха, их роль в формировании растительного покрова	10
3.1 Экологические группы и жизненные формы растений.	10
3.2 Жизненные формы растений	14
4 Взаимоотношения между организмами в фитоценозе....	21
Литература.....	33

Введение

Для студентов всех форм обучения важным средством обучения является систематическая самостоятельная работа во внеурочное время. Поэтому наряду с лекциями и лабораторными занятиями обязательным элементом учебного процесса является управляемая самостоятельная работа студентов и ее защита. Это одна из форм активизации самостоятельной работы студентов, ее выполнение требует от студента самостоятельного изучения научной и учебной литературы, периодических изданий.

Данные материалы включают информацию для подготовки по вопросам: «Влияние важнейших экологических факторов на морфогенез, распределение растений и формирование фитоценозов», «Классификация экологических факторов», «Действие на растения и растительные сообщества света, тепла, воды и воздуха, их роль в формировании растительного покрова», «Экологические группы и жизненные формы растений», «Взаимоотношения между организмами в фитоценозе».

Цель выполнения управляемой самостоятельной работы:

- закрепление и углубление теоретических знаний в области ботанических дисциплин;
- формирование умений пользоваться учебной и научной литературой, периодическими изданиями по ботаническим дисциплинам;
- развитие навыков самостоятельной творческой работы по приложению теории к решению практических задач.

При подготовке практического руководства также использована информация, изложенная в пособиях и учебниках белорусских и российских ученых: Руководство адресовано студентам специальности для студентов специальности 1-31 01 01 02 Биология (научно-педагогическая деятельность), может быть полезно для учителей биологии и студентов специализации «Ботаника».

1 Влияние важнейших экологических факторов на морфогенез, распределение растений и формирование фитоценозов

Экологическими факторами внешней среды называются определенные свойства среды обитания, оказывающие влияние на живой организм, в частности, растение. Те элементы среды, которые индифферентны по отношению к живым организмам, не рассматривают как экологические факторы, например, инертный газ. Все живые организмы неразрывно прямо или косвенно взаимосвязаны с окружающим пространством. Экологические факторы очень широко варьируют в пространстве и времени. Поэтому растения постоянно приспосабливаются к условиям среды и регулируют работу систем внутренних органов в соответствии со значениями конкретных экологических факторов. Но не все экологические факторы имеют равноценное значение в жизнедеятельности определенного вида растений. Так, для большинства растений-автотрофов интенсивность освещения по значимости стоит на первом месте, тогда как для бесхлорофилльных растений-паразитов свет практически не влияет на скорость протекания обменных процессов. При этом каждый вид растений может существовать только при совокупности экологических факторов с определенной интенсивностью действия в соответствующем диапазоне величин. Так, для прорастания семян арбуза или кукурузы необходима температура +20–25 °С, а укропа – +8–12 °С. Вода также важный экологический фактор. Существуют влаголюбивые или засухоустойчивые растения. Чем больше интенсивность действия какого-либо экологического фактора будет отклоняться от благоприятного значения, тем больше угнетается жизнедеятельность организма. Оптимальная интенсивность действия определенного экологического фактора – наиболее благоприятная для поддержания процессов жизнедеятельности растений каждого конкретного вида. Воздействие экологических факторов среды можно расценить как действие раздражителей, лимитирующих факторов и модификаторов. Раздражители обуславливают адаптивные изменения физиологических процессов растения. Лимитирующие факторы создают невозможные условия существования данного вида растения в определенной среде. Модификаторы провоцируют

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

2 Классификация экологических факторов

По природе происхождения экологические факторы делят на: абиотические (факторы неживой природы), биотические (факторы живой природы) и антропогенные (деятельность человека). К абиотическим факторам относят: климатические (температура, давление воздуха, влажность), химические (концентрация солей в воде, кислотность, газовый состав воздуха), физические (солнечная радиация, магнитные поля, теплопроводность), орографические (рельеф местности, высота над уровнем моря), эдафические (состав почвы, её воздухопроницаемость, кислотность).

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

Антропогенные экологические факторы условно делятся на группы: физические, химические, социальные и биологические. К физическим антропогенным факторам относят воздействие на растительный мир вибрации, использования атомной энергии.

Химические факторы – это применение ядохимикатов и минеральных удобрений, загрязнение промышленными отходами и выхлопными газами.

Социально-экологические факторы обусловлены отношением людей к окружающему миру растений. Биологические

антропогенные факторы включают продукты питания человека, микроорганизмы, средой обитания которых является непосредственно человек.

Факторы среды воздействуют на организм не по отдельности, а в комплексе. Соответственно, любая реакция организма является многофакторно обусловленной. При этом интегральное влияние факторов не равно сумме влияний отдельных факторов, так как между ними происходят различного рода взаимодействия, которые можно подразделить на четыре основных типа: Монодоминантность – один из факторов подавляет действие остальных и его величина имеет определяющее значение для организма. Так, полное отсутствие, либо нахождение в почве элементов минерального питания в резком недостатке или избытке препятствуют нормальному усвоению растениями прочих элементов. Синергизм – взаимное усиление нескольких факторов, обусловленное положительной обратной связью. Например, влажность почвы, содержание в ней нитратов и освещённость при улучшении обеспечения любым из них повышают эффект воздействия двух других. Антагонизм – взаимное гашение нескольких факторов, обусловленное обратной отрицательной связью. Увеличение популяции способствует уменьшению пищевых ресурсов и популяция сокращается. Провокационность – сочетание положительных и отрицательных для организма воздействий, при этом влияние вторых усилено влиянием первых. Так, чем раньше наступает оттепель, тем сильнее растения страдают от последующих заморозков. Влияние факторов также зависит от природы и текущего состояния организма. Поэтому они оказывают неодинаковое воздействие, как на разные виды, так и на один организм на разных этапах онтогенеза: низкая влажность губительна для гидрофитов, но безвредна для ксерофитов; низкие температуры без вреда переносятся взрослыми хвойными умеренного пояса, но опасны для молодых растений. Факторы могут частично замещать друг друга: при ослаблении освещённости интенсивность фотосинтеза не изменится, если увеличить концентрацию углекислого газа в воздухе, что обычно и происходит в теплицах.

Результат воздействия факторов зависит от продолжительности и повторяемости действия их экстремальных значений на протяжении всей жизни организма и его потомков.

Непродолжительные воздействия могут и не иметь никаких последствий, тогда как продолжительные через механизм естественного отбора ведут к качественным изменениям. Организмам, особенно ведущим прикрепленный, как растения, или малоподвижный образ жизни, свойственна пластичность – способность существовать в более или менее широких диапазонах значений экологических факторов. Однако при различных значениях фактора организм ведёт себя неодинаково. Соответственно выделяют такое его значение, при котором организм будет находиться в наиболее комфортном состоянии – быстро расти, размножаться, проявлять конкурентные способности. По мере увеличения или уменьшения значения фактора относительно наиболее благоприятного, организм начинает испытывать угнетение, что проявляется в ослаблении его жизненных функций и при экстремальных значениях фактора может привести к гибели. Графически подобная реакция организма на изменение значений фактора изображается в виде кривой жизнедеятельности (экологической кривой) (рисунок 1).



Рисунок 1 – Зависимость результата действия экологического фактора от его интенсивности

При ее анализе можно выделить некоторые точки и зоны: – точки минимума и максимума – крайние значения фактора, при которых возможна жизнедеятельность организма; – точка оптимума – наиболее благоприятное значение фактора; – зона оптимума – ограничивает диапазон наиболее благоприятных значений фактора; – зоны пессимума (верхнего и нижнего) – диапазоны значений фактора, в которых организм испытывает сильное угнетение; – зона жизнедеятельности – диапазон значений фактора, в котором он активно проявляет свои жизненные функции; – зоны покоя (верхнего и нижнего) – крайне неблагоприятные значения фактора, при которых организм остаётся живым, но переходит в состояние покоя; – зона жизни – диапазон значений фактора, в котором организм остаётся живым. За границами зоны жизни располагаются летальные значения фактора, при которых организм не способен существовать.

Изменения, происходящие с организмом в пределах диапазона пластичности, всегда являются фенотипическими, при этом в генотипе кодируется лишь мера возможных изменений – норма реакции, которая и определяет степень пластичности организма. На основе индивидуальной кривой жизнедеятельности можно прогнозировать и видовую. Однако так как вид представляет собой сложную надорганизменную систему, состоящую из множества популяций, расселённых по различным местообитаниям с неодинаковыми условиями среды, при оценке его экологии пользуются обобщёнными данными не по отдельным особям, а по целым популяциям. На градиенте фактора откладываются обобщённые классы его значений, представляющие определённые типы местообитаний, а в качестве экологических реакций чаще всего рассматриваются обилие или частота встречаемости вида. При этом следует говорить уже не о кривой жизнедеятельности, а о кривой распределения обилий или частот.

3 Действие на растения и растительные сообщества света, тепла, воды и воздуха, их роль в формировании растительного покрова

3.1 Экологические группы и жизненные формы растений

Экологическая группа – совокупность видов, характеризующаяся сходными потребностями в величине какого-либо экологического фактора и возникшими в результате его воздействия в процессе эволюции сходными анатомо-морфологическими и иными признаками, закрепившимися в генотипе. Экологические группы выделяются по отношению организмов к одному фактору среды (влага, температура, свет, химические свойства среды обитания и т.п.). Однако границы между ними условны, и имеет место плавный переход от одной экогруппы к другой, что обусловлено экологической индивидуальностью каждого вида.

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

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

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

– факультативные гелиофиты – теневыносливые растения (предпочитают высокую интенсивность света, но способны развиваться и при пониженной освещенности). Эти растения обладают частично признаками гелиофитов, частично – признаками сциофитов. Соотношение светлого и темного времени суток во многом влияет на рост, развитие, жизнедеятельность и размножение растений.

По типу фотопериодической реакции выделяют следующие группы:

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

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

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

Температурный режим. Повышение устойчивости растений к пониженным температурам достигается изменением структуры цитоплазмы, уменьшением поверхности (например, за счет листопада, преобразованием типичных листьев в хвою). Повышение устойчивости растений к высоким температурам достигается изменением структуры цитоплазмы, уменьшением нагреваемой площади, образованием толстой корки. По отношению к температурному режиму выделяют:

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

Водный режим. Растения по способности поддерживать водный баланс делятся на пойкилогидрические и гомейогидрические.

Пойкилогидрические растения легко поглощают и легко теряют воду, переносят длительное обезвоживание. Как правило, это растения со слабо развитыми тканями (мохообразные, некоторые папоротники и цветковые), а также водоросли.

Гомейогидрические растения способны поддерживать постоянное содержание воды в тканях. Среди них выделяют следующие экологические группы:

- гидатофиты – растения, погруженные в воду. Без воды они быстро погибают;

- гидрофиты – растения крайне переувлажненных местообитаний (берега водоемов, болота). Характеризуются

высоким уровнем транспирации. Способны произрастать лишь при постоянном интенсивном поглощении воды;

- гигрофиты – требуют влажных почв и высокой влажности воздуха. Не переносят высыхания. Среди них выделяют: теневые гигрофиты – растения нижних ярусов сырых лесов и световые гигрофиты – растения открытых переувлажненных местообитаний;

- мезофиты – требуют умеренного увлажнения, способны переносить кратковременную засуху;

- ксерофиты – растения, способные добывать влагу при ее недостатке, ограничивать испарение воды или запасать воду. Для ксерофитов характерна: хорошо развитая кутикула, восковой налет, сильное опушение. Ксерофиты делятся на два типа – суккуленты (растения с развитой водозапасающей паренхимой в разных органах, невысокой сосущей силой корней и ночной фиксацией углекислого газа) и склерофиты (растения с развитой склеренхимой и хорошей сосущей силой). В ряде случаев вода имеется в большом количестве, но малодоступна для растений (низкая температура, высокая соленость или высокая кислотность). В этом случае растения приобретают ксероморфные признаки, например, растения болот, засоленных почв.

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

- олиготрофы – нетребовательны к содержанию элементов минерального питания в почве;

- эутрофы – требовательные к плодородию почвы растения. Среди эутрофных растений отдельно выделяю группу нитрофилов, требующих высокого содержания в почве азота;

- мезотрофы – занимают промежуточное положение между олиготрофными и эутрофными растениями.

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

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

К биотическим факторам относятся разнообразные способы взаимодействия организмов между собой. Все взаимодействия организмов можно разделить на внутривидовые и межвидовые, прямые и косвенные. Также различают множество типов парных взаимодействий; трофические – связанные с питанием и потоками энергии, топические – связанные с изменением условий обитания; информационно-сигнальные – связанные с передачей информации (мимикрия).

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

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

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

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

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

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

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

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

Антропогенные факторы – это проявления деятельности человеческого общества, изменяющие среду обитания для разнообразных организмов. Антропогенные факторы, как правило, действуют косвенно, посредством изменения действия абиотических и биотических факторов. В то же время, велико и прямое воздействие антропогенных факторов: вырубка лесов, изъятие из природы редких и ценных видов с целью коллекционирования или продажи и т.д. Выделяют несколько типов антропогенных воздействий: – точечные (отдельные источники загрязнений); – линейные (дороги, нефтепроводы, линии электропередач); – на обширных территориях (распашка земель, вырубка лесов); – глобальные (изменение содержания углекислого газа в атмосфере).

3.2 Жизненные формы растений

Жизненная форма растений – внешний облик растений (габитус), отражающий их приспособленность к условиям среды. Термин предложен датским ботаником Э. Вармингом в 1884 году, понимавшим под ним «форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни, от семени до отмирания». В процессе индивидуального развития (онтогенеза) внешний облик растения меняется. Среди факторов, которые влияют на это изменение можно выделить как внешние (окружающая среда), так и внутренние, заложенные в геноме.

Несмотря на разнообразие жизненных форм растений, можно выделить некоторые общие критерии, на основании которых

множество жизненных форм возможно разбить на группы. Первую классификацию основных форм растений по их внешнему облику разработал немецкий естествоиспытатель А. Гумбольдт. Она насчитывала 19 основных форм и была опубликована в 1806 году. Критерии этой классификации основывались на физиономических характеристиках растений. За этой классификацией последовали другие: А. Кернера (1863), А. Гризебаха (1872), О. Друде (1913), Г.Н. Высоцкого (1915) и др. В них кроме физиономических параметров в расчёт принимались и различные другие характеристики. В ходе дальнейшего развития появились классификации, основанные на ряде специальных приспособительных признаков. Одна из них – датского ботаника К. Раункиера – основывалась на положении почек и характере защитных почечных покровов (1907). Все растения Раункиер разделил на пять типов (рисунок.2).

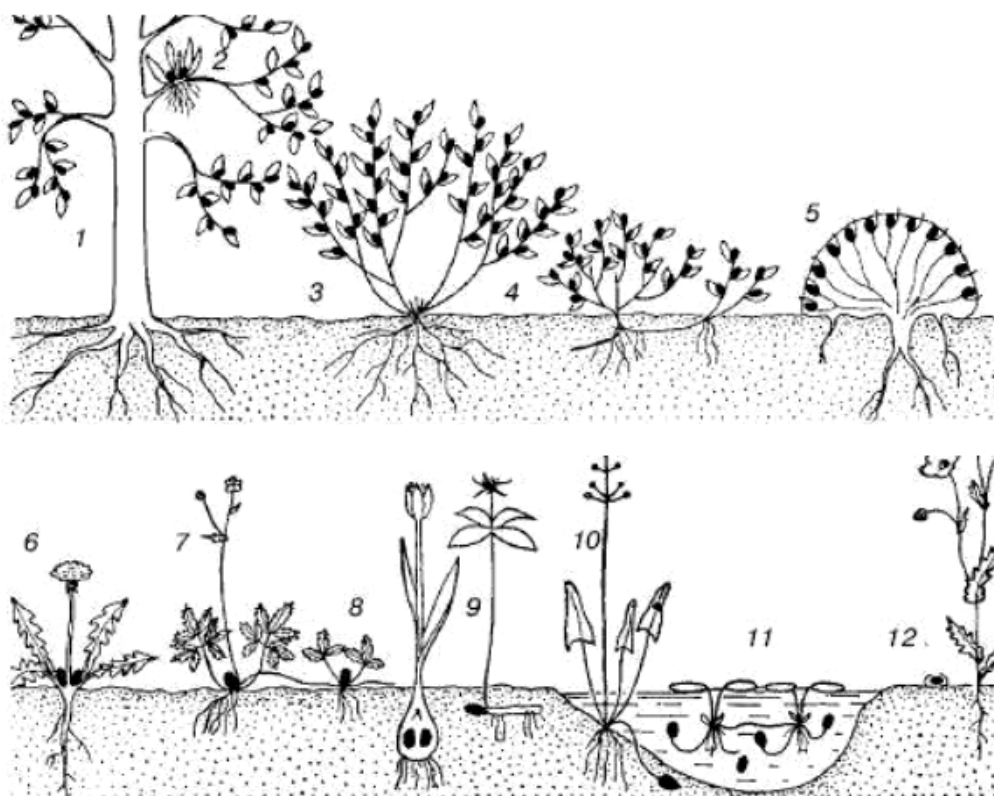


Рисунок 2 – Жизненные формы растений (по К. Раункиеру, 1907): 1–3 – фанерофиты; 4–5 – хамефиты; 6–7 – гемикриптофиты; 8-11 – криптофиты; 12 – терофиты

Фанерофиты. Почки возобновления или верхушки побегов расположены в течение неблагоприятного времени года более или

менее высоко в воздухе и подвергаются всем превратностям погоды.

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

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

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

Терофиты. Переносят неблагоприятное время года только в семенах.

Наиболее разработанной классификацией жизненных форм покрытосеменных и хвойных на основе эколого-морфологических признаков является система И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Она иерархична, в ней использована совокупность большого числа признаков в соподчиненной системе и приняты следующие единицы: отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, иногда секции и собственно жизненные формы. Собственно жизненная форма является основной единицей экологической системы растений. Под жизненной формой как единицей экологической классификации И.Г. Серебряков понимал совокупность взрослых генеративных особей данного вида в определенных условиях произрастания, обладающих своеобразным обликом, включая надземные и подземные органы. Им выделено 4 отдела жизненных форм:

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

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

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

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

Выделение отделов основано на степени одревеснения надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые растения), выделение типов – на относительной длительности жизни надземных осей или растений в целом. Классы в пределах типов выделяются на основании структуры побегов (лиановидные,

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

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

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

Сходные жизненные формы возникли конвергентно в разных систематических группах. Например, в условиях аридного климата пустынь одна и та же жизненная форма стеблевых суккулентов у

кактусов в Америке, у молочаев в Африке. Одну жизненную форму могут иметь как близкородственные виды (например, у манжеток), так и виды из разных семейств. К жизненной форме рыхлокустовых дерновинных поликарпиков с мочковатой корневой системой можно отнести овсяницу луговую и тимофеевку луговую (злаки), ожику волосистую (ситниковые), осоку заячью (осоковые) и т.д.

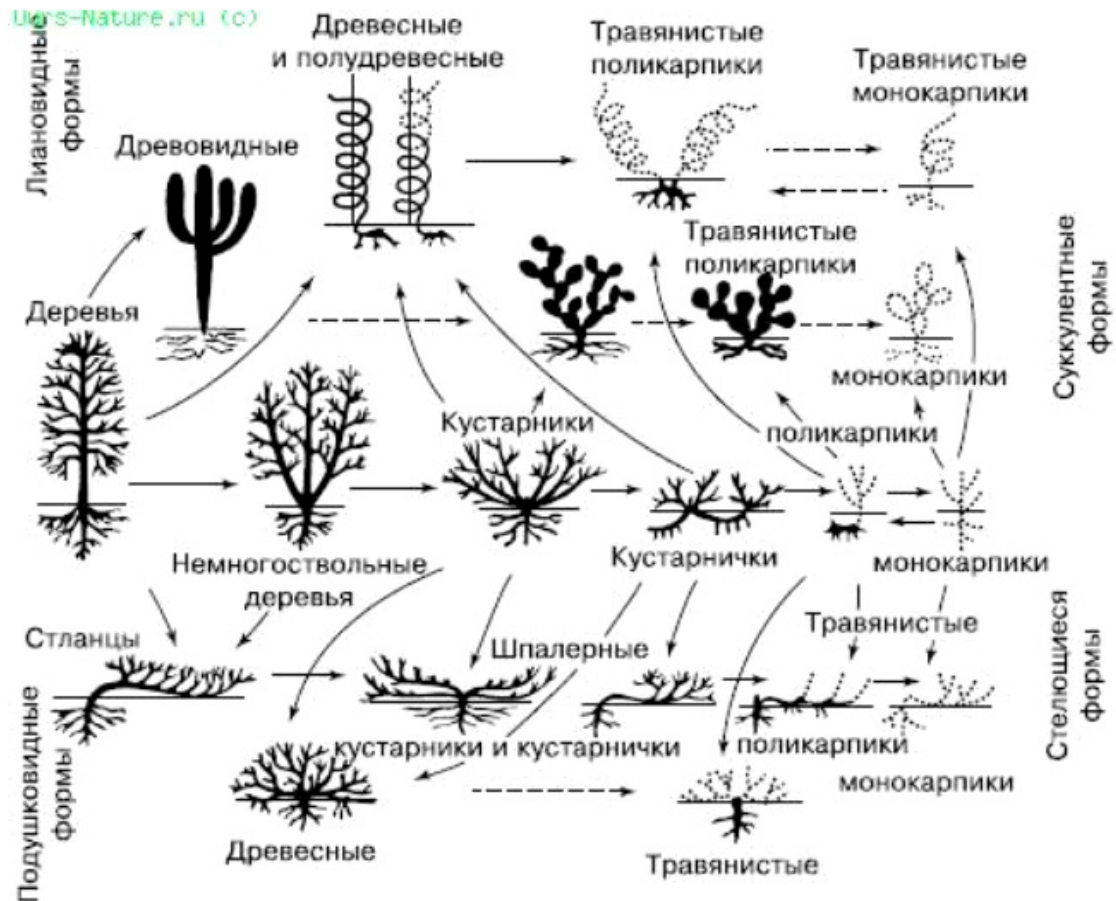


Рисунок 3 – Параллельные ряды жизненных форм покрытосеменных растений и их предполагаемые связи (по И.Г. Серебрякову, 1955)

В то же время один вид может иметь разные жизненные формы. Смена жизненных форм происходит у большинства растений в онтогенезе, так как по мере роста и развития габитус меняется иногда весьма существенно. У трав стержневая корневая система часто сменяется мочковатой, розеточные побеги – полурозеточными, каудекс из одноглавого превращается в многоглавый и т.д. Иногда габитус растения закономерно меняется по сезонам. У мать-и-мачехи и медуницы неясной весной от корневищ отходят удлиненные, с небольшими листьями генеративные побеги. В конце мая – начале июня после

плодоношения они отмирают, а из почек на корневищах у этих же особей вырастают укороченные розеточные вегетативные побеги с крупными листьями, фотосинтезирующими до осени. У безвременника великолепного каждую осень генеративное растение представлено клубнелуковицей и отходящим от нее цветком, а весной – олиственным побегом, на верхушке которого созревает плод коробочка. В подобных случаях можно говорить о пульсирующих жизненных формах.

Жизненная форма вида может меняться в пределах ареала в разных географических и экологических условиях. Многие виды деревьев на границах ареала образуют кустарниковые, нередко стелющиеся формы, например, ель обыкновенная на Крайнем Севере, ель сибирская на Южном Урале и в Хибинах. Отдельные виды деревьев представлены разными жизненными формами в одних и тех же географических районах и даже в одних и тех же фитоценозах. Например, липа может быть представлена в фитоценозах: 1) одноствольным деревом; 2) порослеобразующим деревом; 3) немногоствольным деревом с 2–3 стволами; 4) многоствольным деревом – так называемое дерево-куст; 5) куртинообразующим деревом; 6) торчками одноствольными; 7) торчками многоствольными; 8) факультативным стлаником (рисунок 4).

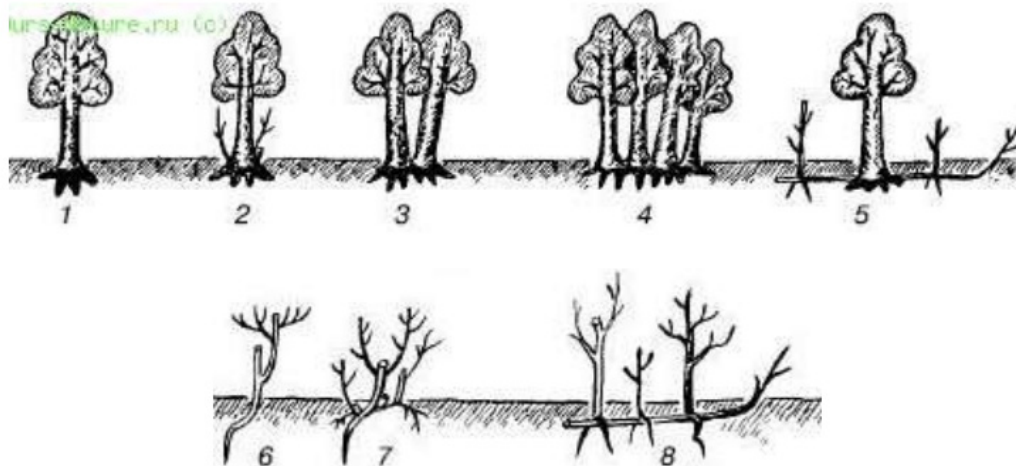


Рисунок 4 – Варианты жизненной формы у липы сердцевидной: 1 – одноствольное дерево; 2 – порослеобразующее дерево; 3 – немногоствольное; 4 – многоствольное; 5 – куртинообразующее дерево; 6 – одноствольный торчок; 7 – многоствольный торчок; 8 – факультативный стланик (А.А. Чистякова, 1978)

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

4 Взаимоотношения между организмами в фитоценозе

Проблема консорции – многоплановая, свидетельством чему служит тот факт, что это понятие почти одновременно независимо друг от друга было предложено зоологом В.Н. Беклемишевым (1951) и ботаником Л.Г. Раменским (1952). Л.Г. Раменский дал несколько вольное, определение этого понятия: консорции – это «сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью их судьбы». В качестве иллюстрации он приводил пример одной из консорций елового сообщества, представленной популяцией ели и целым рядом популяций других видов, тесно связанных с нею в своей жизнедеятельности: – микоризные грибы на корнях ели; – кустистый лишайник на ветвях ели; – накипной лишайники на коре ствола ели; – жуки-короеды и усачи в стволах ели; – еловая огневка в кроне деревьев; – бурундуки и белки, питающиеся семенами ели и т.д. Таким образом, центром каждой консорции служит популяция какого-либо высшего автотрофного растения, с которым тесно связаны трофическими, симбиотическими, паразитическими и другими отношениями разнообразные виды растений, преимущественно низших, позвоночных и беспозвоночных животных и микроорганизмов. Эти биологические виды- партнеры названы консортами, а связи и отношения консортов с популяцией автотрофного кормового растения – консортивными связями.

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

В дальнейшем понятие консорции значительно расширилось. Так, В.В. Мазинг, предложил в состав консорции включать как виды организмов, непосредственно связанные с популяцией автотрофного кормового растения, образующие I круг вокруг нее,

так и виды, связанные с нею опосредованно через организмы I круга, составляющие II, III и IV круги. В результате консорция выглядит весьма сложной как по составу, так и по своему строению единицей функциональной организации биоценоза и биогеоценоза в целом. Любая консорция состоит из центрального организма или видовой популяции, называемых ядром, эдификатором или детерминантом консорции, и группы организмов-консортов, связанных в своей жизнедеятельности с центральным видом. Но что считать центром консорции?

Е.М. Лавренко, вслед за Л.Г. Раменским, предлагает центром консорции в сухопутных системах считать популяцию высшего автотрофного зеленого растения, являющегося как бы «энергетической установкой биоценоза». По Т.А. Работнову, центральным видом консорции могут быть не только высшие, но и всякие другие автотрофные растения, в частности, мхи, водоросли и др. А.А. Корчагин считает, что в положении центра консорции может оказаться не только автотрофное растение, но и гетеротрофное животное.

И.А. Селиванов и П.М. Рафес идут еще дальше, считая, что в качестве центра консорции следует признать не только живые авто- и гетеротрофные существа, но и мертвые тела (пни, валежник, трупы животных), но консорции, развивающиеся на мертвых (отмерших) телах, должны быть выделены в особую группу. Еще более глубокие расхождения во взглядах биологов обнаружались по вопросу о составе консортов и в связи с этим о структуре и объеме самих консорций. К группе консортов принято относить: потребителей живой растительной и животной биомассы – это так называемые биотрофы (консументы) и потребителей отмерших остатков и мертвого органического вещества растительного и животного происхождения – это сапротрофы (биоредуценты). Т.А. Работновым сюда же относятся: эккрисотрофы, использующие в качестве источника энергии прижизненные выделения организмов и эпифиты, для которых живые существа, образующие ядро консорции, служат лишь субстратом для прикрепления. Иными словами, в состав консортов входят организмы или видовые популяции, связанные с детерминантом консорции трофически или топически. В состав I круга консорции усложненной структуры входят консорты, непосредственно связанные с центральным видом консорции. Одни из них связаны с ним трофически, получая от

него вещества и энергию: животные-фитофаги, симбионты, паразиты, вредители, фитопаразиты, растения-полупаразиты, азотфиксирующие растения-симбионты, получающие от центрального вида энергию и вещества (за исключением азота).

Другие консорты связаны с центральным видом трофически и топически: растения-паразиты, животные, поселяющиеся внутри его особей или вступающие с ними в симбиотические отношения.

У третьих консортов связь с детерминантом консорции только топическая: растения-эпифиты, использующие его в качестве субстрата для прикрепления, и животные, которые находят здесь убежище для себя и для своего потомства. II круг консорции составляют видовые популяции, организмы которых в качестве источника энергии используют биомассу организмов I круга как в живом, так и в отмершем состоянии, а также их экскременты. Сюда относятся: животные-зоофаги, зоопаразиты животных-фитофагов, беспозвоночные животные-сапрофаги, некрофаги, копрофаги, живущие за счет мертвого органического вещества и экскрементов животных. В состав III и последующих кругов консорции входят видовые популяции живых существ, использующих в процессах своей жизнедеятельности энергию, заключенную в биомассе организмов предшествующих кругов: хищники 2-го и 3-го порядка, зоопаразиты плотоядных животных предшествующих кругов, животные-сапрофаги и микроорганизмы, живущие за счет использования энергии мертвого органического вещества.

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

Однако наиболее точно раскрывающим суть консорций как функциональных структурных единиц биогеоценоза следует признать определение Н.В. Дылиса: «С биогеоценологической точки зрения, консорции есть функциональные структуры биоты,

отражающие в своей совокупности разнообразие путей перемещения и трансформации веществ и энергии от первичных продуцентов биогеоценоза ко всем в нем участвующим консументам и деструкторам».

В любом биогеоценозе консорций много, ибо каждая популяция самостоятельно существующего автотрофного вида растений, по крайней мере доминантного, может стать центром (ядром) консорции со своим специфическим набором консортов. Формирование и обособление консорции, как указывает В.В. Мазинг – длительный во времени процесс, связанный с экологической и ценотической дифференциацией самого центрального вида консорции.

По имеющимся литературным данным, большинство консорции и консортивных связей в составе биогеоценозов современного биогеоценотического покрова складывались в четвертичный геологический период. Они филогенетически закреплены и для каждого автотрофного ценозообразующего вида растений специфичны. Следствием всего этого является большое разнообразие консорций, что вызвало необходимость в подразделении их на разного рода группы, типы и т.п., ибо популяционно-видовой состав каждой консорции в совокупности определяет специфику обмена веществ и энергии в данном пункте биогеоценотической системы.

Б.А. Быков подразделяет консорции на группы по их объему и некоторым другим признакам и различает следующие три группы консорций: – индивидуальные, центром (ядром) которых является одна особь автотрофного детерминанта; – популяционные, с центром, представленным видовой популяцией детерминанта или видом в целом в пределах всего ареала; – синузидальные, центральное ядро которых охватывает виды, относящиеся к одной жизненной форме (экобиоморфе), например мезофильные темнохвойные древесные породы (ель, пихта и др.).

В.В. Мазинг, исходя из тех же принципов, различает шесть групп консорций. Наряду с индивидуальными и популяционными группами консорции он выделяет группу видовых консорций, расчленив выделенную Быковым группу популяционных консорций на две самостоятельные группы. Помимо этого, им выделена группа родовых консорций на том основании, что в отдельных случаях центром консорции становится не один вид

растения, а род в целом, например сфагнумы на верховых болотах, березы в лесной полосе. Кроме того, он счел возможным выделить две группы консорций, занимающие промежуточное положение между названными группами консорций: клональные консорции, объединяющие консорты по клонам (по совокупности вегетативно разросшихся побегов одной материнской особи), и группу региональных консорций, представляющую собою совокупность популяционных консорций не всего ареала центрального вида, а какой-либо его части.

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

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

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

I Класс консорций автотрофных видов, ядрами которых являются автотрофные растения; накопленная ими энергия рассеивается гетеротрофными организмами. Подкласс консорций высших растений, доминирующих в растительном покрове суши. Подкласс консорций макрофитных водорослей, доминирующих в растительном покрове морских шельфов.

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

III Класс консорций гетеротрофных видов, их ядрами являются сравнительно крупные, доминирующие по биомассе, численности и значению в ценозах животные; полученная от гетеротрофных и автотрофных организмов энергия рассеивается. Подкласс консорций морских растительоядных (в особенности питающихся фитопланктоном) и плотоядных животных.

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

Т.А. Работнов различает следующие формы изменения консорций:

- сезонные, связанные с годичным ритмом жизни детерминанта консорций и других ее компонентов;

- флуктуационные в составе, численности и жизненном состоянии детерминанта и консортов, связанные с разно-годовыми различиями погодных условий и циклами развития отдельных консортов, особенно массово размножающихся;

- сукцессионные, связанные с коренными или обратимыми сменами самих биогеоценозов;

- эволюционные, выражающиеся в коренной перестройке консорций в связи с эволюционным преобразованием компонентов консорции и изменениями консортивных связей между ними.

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

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

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

Эдификаторы часто выступают в качестве ядра консорции, компонентами (видами-консортами) которой являются непосредственно связанные с ним (трофически и топически) организмы. В зависимости от биоценоза, в качестве эдификатора может выступать один или несколько видов, или же значительное их число. Небольшое количество видов-эдификаторов свойственно лесным биоценозам умеренной зоны и субтропиков, а также тундры. В травянистых сообществах (луг, степь) или в экваториальных лесах задача выделения компактной группы эдификаторов зачастую является затруднительной.

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

Первым исследователем стратегий растений, видимо, был Дж. Макклиод, который разделил их по способу выживания на пролетариев и капиталистов. Разумеется, столь экстравагантные названия для типов были данью моде (именно в этот период в Европу пришел марксизм). Тем не менее, аналогии Макклиода весьма удачны. Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, накапливая к зиме фитомассу многолетних тканей – древесных стволов и ветвей,

корневищ, клубней, луковиц и пр. Растения-пролетарии, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без капитала, так как при этом типе стратегии энергия затрачивается на размножение.

Спустя восемь десятилетий, П. Макартур и Е.Уилсон заново открыли типы стратегий Маклиода, описав их как результат двух типов отбора видов: r- и K-отбора. Позднее представления об этих типах отбора подробно разработал Э. Пианка: r-отбор – это эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение, а K-отбор – на поддержание жизни взрослого организма. Таким образом, в основу классификации стратегий положена способность популяции противостоять конкуренции и захватывать тот или иной объем гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушений.

В конце XX века данная классификация стратегий была не только переоткрыта, но и существенно детализирована. Так, Л. Раменский ограничился замечанием о том, что «в действительности большинство растений имеет характеристику переходную или смешанную, совмещающую черты двух типов; притом растения неодинаково ведут себя в различных местообитаниях». Дж. Грайм же выделил 4 переходных типа стратегий, графически изображенных на рисунке 5.

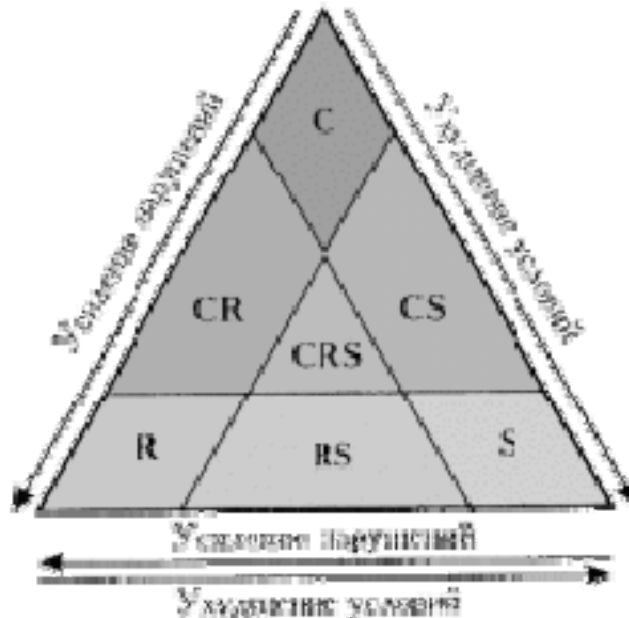


Рисунок 5 – Треугольник Грайма: C, R, S — первичные типы стратегий; CR, CS, RS, CRS — переходные (вторичные) типы стратегий

Дж. Грайм выделил первичные – С (конкурент), R (рудерал), S (стресс-толерант) и вторичные (переходные) CR (конкурент-рудерал), CS (конкурент-стресс-толерант), RS (рудерал- стресс-толерант), CRS (конкурент-рудерал-стресс-толерант) типы стратегий. Первичные стратегии всегда связаны между собой вторичными переходными типами. Так, например, многие луговые злаки сочетают в своем поведении черты виолента, пациента и эксплорента, хотя и представлены в разном соотношении у разных видов. Кроме того, многие виды обладают пластичностью стратегий, когда при дефиците ресурса у некоторых виолентов или видов с вторичными стратегиями проявляются черты пациентности и формируется природный бонсай. Примером этого могут служить миниатюрные сосны на верховых болотах, стелющиеся узколистные формы тростника на солончаках, кустарниковые формы дуба и осины на южной и северной границах ареала и т.д. Кроме того, особи одного и того же вида, но разного возраста также чаще всего различаются по стратегиям. Так, понятие виолент применимо лишь к взрослым растениям, тогда как молодые индивидуумы тех же видов чаще всего являются пациентами.

Признаки данных стратегий, характерные для различных представителей растительного мира, обобщены в таблице.

Значение перечисленных типов стратегий до настоящего времени еще полностью не осознано современными учеными данного направления. Разделение видов по К- и r-отбору используется главным образом в биологической экологии животных, классификация Раменского—Грайма — в экологии растений.

По Л.Г. Раменскому выделяют виоленты (конкурентно мощные растения), пациенты (растения выносливые к неблагоприятным условиям), эксплоренты (растения, быстро реагирующие на нарушения в фитоценозе). Виоленты – виды, наиболее мощные по способности образовывать сообщества или внедряться в них, энергично развиваться, захватывать территорию, удерживать ее за собой, подавлять соперников превосходящей энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды. Это, как правило, растения богатых и стабильных местообитаний, доминанты сообществ высокой биологической продуктивности. Это наиболее малочисленная и гомогенная группа растений. В ее составе – деревья (бук), реже крупные корневищные

злаки (двукосточник в поймах рек лесной зоны, тростник в сообществах плавней в низовьях рек). Это конкурентно мощные растения, их реализованная и фундаментальная ниши практически полностью совпадают.

Таблица – Сравнительная характеристика типов стратегий растений на видовом уровне

Признак	Тип стратегии по Л. Раменскому		
	Виолент, силовик, «лев»	Пациент, выносливец, «верблюду»	Эксплент, выполняющий, «шакал»
	Тип стратегии по Дж. Грайму		
	Конкурент (С)	Стресс-толерант (S)	Рудерал (R)
1	2	3	4
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные
Наличие нарушений	Нет	Нет	Есть
Уровень конкуренции растений	Высокий	Низкий	Высокий
Жизненная форма	Деревья, кустарники, реже травы мезоморфного облика с широким простираем в пространстве, мощной корневой системой и большой листовой поверхностью	Небольшие растения, кустарнички, деревья, многолетние травы ксероморфного облика, однолетние и многолетние, лишайники, мхи	Однолетние травы, реже многолетние травы с интенсивным вегетативным размножением
Тип реагирования на стресс	Морфологический	Физиолого-биологический	Морфологический

Окончание таблицы

1	2	3	4
Экологическая ниша	Широкая; по объему реализованная ниша близка к фундаментальной, дифференциация ниш выражена хорошо	Узкая; по объему реализованная ниша приближается к фундаментальной, дифференциация ниш не выражена	Широкая; по объему реализованная ниша много меньше фундаментальной, дифференциация ниш слабая

Виоленты в равной степени неустойчивы как к ухудшению условий (просыхание почвы, засоление и т.д.), так и к нарушениям (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары и т.д.). Под воздействием этих факторов виоленты, как правило, погибают, так как лишены специальных приспособлений для поддержания устойчивости в таких условиях.

Чистый виолент – редкость, чаще встречаются вторичные типы, переходные от виолента к другим типам стратегий.

Пациенты – достаточно гетерогенная в морфологическом и ценотическом отношении группа видов. В ее составе есть растения как экстремальных местообитаний (пустынь, солончаков, тенистых расщелин скал, интенсивно используемых пастбищ), то есть экотопические пациенты, так и растения сомкнутых продуктивных сообществ, где на долю пациентов остается очень мало ресурсов, так как основная их часть потребляется виолентами. Таких пациентов называют фитоценотическими пациентами, и их примером могут служить растения напочвенного покрова лесов. В любом случае пациенты устойчивы к стрессу благодаря специальным физиологическим механизмам. Их реализованные и фундаментальные ниши, как и у виолентов, тоже близки по объему, но в этом случае уже не по причине конкурентной мощности, а в результате тонкой специализации к произрастанию в настолько экстремальных условиях, что другие растения на них не претендуют. Таким образом, пациенты – это растения, побеждающие в борьбе за существование благодаря своей выносливости.

Эксплеренты – растения богатых местообитаний, но произрастающие в условиях низкой конкуренции. Эти растения замещают виоленты при сильных нарушениях местообитаний (истинные эксплеренты) или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в период, когда они оказываются не востребуемыми доминантами (так называемые ложные эксплеренты).

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

Эксплерентов образно называют – шакалами растительного мира. Среди них различают: эксплеренты ложные и эксплеренты настоящие. Настоящие эксплеренты – это сорные растения, которые первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в семенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами.

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

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

Литература

- 1 Быков, Б.А. Геоботаника / Б.А. Быков. - Алма-Ата: Наука, 1978. - 288 с.
- 2 Вальтер, Г. Общая геоботаника / Г. Ввальтер. - М.: Мир, 1982. - 264 с.
- 3 Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений / Ю.А. Злобин. - Казань, 1989. - 147 с.
- 4 Миркин, Б.М. Современная наука о растительности Учебник / Б.М. Миркин. - М.: Логос, 2001. - 264 с.
- 5 Мишнев, В.Г., Вахрушева Л.П. Учебная практика по геоботанике / В.Г. Мишнев, Л.П. Вахрушева. - УМК ВО при Минвузе УССР, 1988. - 93 с.
- 6 Сапегін, Л.М. Геабатаника Вучэб. дапаможнік для студ. біял. спец. ВНУ / Л.М. Сапегін. - Мінск: Тэсей, 2000. - 192 с.
- 7 Серебрякова, Т.И. Динамика ценопопуляций растений / Т.И. Серебрякова. - М.: Наука, 1985. - 207 с.
- 8 Тихомиров, В.Н. Геоботаника: курс лекций / В.Н. Тихомиров. - Минск: БГУ, 2005. - 188 с.
- 9 Трасс, Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития / Х.Х. Трасс. - Л.: Наука, 1976. - 252 с.
- 10 Уранов, А.А. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А.А. Уранов, Л.Б. Заугольнова. - М.: Наука, 1977. - 131 с.

Для заметок

Для заметок

Учебное издание

**ДАЙНЕКО Николай Михайлович
ЖАДЬКО Светлана Владимировна**

БОТАНИКА: ГЕОБОТАНИКА

Методические рекомендации по выполнению
управляемой самостоятельной работы студентов
биологического факультета
специальности 1-31 01 01 02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»

Подписано в печать 12.10.2016.

Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,25. Усл. краск.-отт. 2,25. Уч.-изд. л. 2,09.

Тираж 15 экз. Заказ № 0069.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр
издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года
14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40
Тел.: (0462)972-664