

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Н. А. Ковзик

Экология растений

Практическое руководство

для студентов специальности 1-33 01 02 «Геоэкология»

Гомель
ГГУ им. Ф. Скорины
2017

УДК 581.5(076)
ББК 28.58я73
К56

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук В. В. Дробышевская,
кандидат биологических наук А. В. Гулаков

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

Ковзик, Н. А.

К56 Экология растений : практическое руководство / Н. А. Ковзик ;
М-во образования Республики Беларусь, Гомельский гос. ун-т им.
Ф. Скорины. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2017. – 47 с.
ISBN 978-985-577-304-8

Практическое руководство к УСР разработано в соответствии с программой учебной дисциплины и содержит необходимый материал для изучения следующих тем, вынесенных на самостоятельное рассмотрение студентами: «Растения и среда», «Антропогенные факторы», «Жизненные формы растений».

Адресовано студентам специальности 1-33 01 02 «Геоэкология».

УДК 581.5(076)
ББК 28.58я73

ISBN 978-985-577-304-8

© Ковзик Н. А., 2017
© Учреждение образования «Гомельский
государственный университет
имени Франциска Скорины», 2017

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Оглавление

Предисловие.....	4
1 Растения и среда.....	5
2 Антропогенные факторы.....	15
3 Жизненные формы растений.....	27
Литература.....	47

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Предисловие

Практическое руководство к УСР «Экология растений» предназначено для студентов специальности 1-33 01 02 «Геоэкология». Оно разработано в соответствии с программой учебной дисциплины и содержит необходимый материал для изучения тем, предназначенных для самостоятельного рассмотрения.

Знание дисциплины «Экология растений» является необходимым элементом профессиональной подготовки студентов-экологов независимо от специализации и дальнейшего направления деятельности.

Курс «Экология растений» является одной из важнейших в системе экологических дисциплин и в процессе подготовки специалистов экологического профиля. Данная дисциплина предполагает изучение закономерностей в отношениях между растениями и средой их обитания, что особенно актуально при все более возрастающей антропогенной нагрузке на окружающую среду и, соответственно, на растительные сообщества. «Экология растений» – комплексная дисциплина, направленная на познание растений и связанная с рядом смежных наук ботанического и экологического профиля, таких как общая экология, ботаника, морфология и анатомия растений.

Целью изучения курса «Экология растений» является усвоение студентами представлений о взаимоотношениях растительного покрова и окружающей среды.

Задачами курса являются: овладение основными понятиями экологии растений; ознакомление с морфологическими особенностями растений, связанными с влиянием внешних факторов; формирование представлений о взаимоотношениях растений и животных; о взаимоотношениях между растениями; о влиянии на растения различных экологических факторов; формирование умений и навыков при определении принадлежности растений к определенным экологическим группам и жизненным формам.

В результате изучения дисциплины «Экология растений» должны формироваться представления о формообразующем влиянии на растения экологических факторов; о влиянии растений на среду обитания; о группах экологических факторов; об адаптивных возможностях растений; о классификации жизненных форм растений, чему способствует материал данного пособия.

1 Растения и среда

- 1.1 Среда и экологические факторы.
- 1.2 Схема действия экологического фактора на растение.
- 1.3 Взаимодействие экологических факторов.
- 1.4 Реакции растений на действие среды.

1.1 Среда и экологические факторы

В широком смысле слова под *средой* (или окружающей средой) понимают совокупность материальных тел, явлений и энергии, влияющих на живой организм. Однако разные элементы среды далеко не одинаково воспринимаются живым организмом, поскольку значение их для жизни различно. Среди них есть практически безразличные для растений, например, инертные газы, содержащиеся в атмосфере. Другие элементы среды, напротив, оказывают существенное влияние на растения. Их называют *экологическими факторами* (свет, вода в почве и атмосфере, движении воздуха, дымовые газы, засоление грунтовых вод, естественная и искусственная радиоактивность и т. д.)

В отличие от понятия среды в широком смысле совокупность экологических факторов иногда называют *действенной средой*. Возможно и более конкретное, пространственное понимание среды, как непосредственного окружения организма; в этом смысле часто говорят о среде обитания. В земных условиях существуют четыре типа среды для живого организма: водная, наземная (воздушная), почвенная и другой организм (для паразитов).

От понятия среды следует отличать понятие *условия существования*. Так называют совокупность жизненно необходимых факторов, без которых растение не может существовать (свет, вода, тепло, воздух, почва). В отличие от них другие экологические факторы, хотя и оказывают на растение существенное влияние, не являются для него необходимыми (например, ветер, дымовые газы и т. д.).

Среда необходима растению, потому что оно берет из нее все необходимое для жизни, роста и развития. Растение усваивает, ассимилирует различные компоненты из окружающей его среды. Между растениями и средой постоянно идет обмен веществами и энергией. Кроме того, непрерывно происходит обмен веществ внутри растения – внутриклеточный и между органами и частями растения. Прекращение обмена ве-

ществ влечет за собой гибель организма.

Таким образом, от свойств окружающей среды зависит численность, рост и развитие растений. Но растения и сами (особенно их сообщества) оказывают огромное влияние на среду, выделяя кислород при фотосинтезе, диоксид углерода при дыхании, водяной пар при транспирации, эфирные масла и другие вещества в процессе жизнедеятельности, обогащая почву своими выделениями и отмершими остатками, разрушая материнскую породу корнями. Сообщества зеленых растений воздействуют на водный режим местности, так как испарение воды с поверхности листьев и транспирация способствуют удержанию влаги в данной местности вследствие того, что большая часть водяных паров быстро охлаждается и конденсируется. Массовая вырубка лесов приводит к изменению эдафических и климатических условий: исчезают ключи и ручьи, снижается влажность воздуха, почвы подвергаются эрозии. Непрерывно изменяются тепловой режим, влажность воздуха и почвы, освещенность, ход почвенных процессов и т. д. Все это вызывает адаптацию растений к окружающей среде.

Растения растут и развиваются под влиянием сложного комплекса одновременно действующих на них экологических факторов. Однако для выяснения значимости каждого фактора и его специфического воздействия на организмы и их биоценозы экологические факторы условно разделяют и рассматривают взаимоотношения растений с каждым из них в отдельности.

Обычно экологические факторы подразделяют на абиотические (в эту группу входят факторы неорганической среды, формирующие экотоп) и биотические (воздействие организмов друг на друга и на окружающую среду), образующие биотоп. Кроме того, в связи с усилившимся в последнее время влиянием человека на окружающую среду выделяют особую группу антропогенных факторов.

1 Абиотические факторы:

а) климатические – свет, тепло, влага (осадки, влажность воздуха и почвы);

б) почвенно-грунтовые (эдафические) – механический состав, физические свойства, химизм и микробиология почв и грунтов и др.;

в) орографические – высота над уровнем моря, рельеф, его формы, экспозиция склонов.

2 Биотические факторы:

1) фитогенные:

а) прямые контактные воздействия растений друг на друга;

б) косвенные трансбиотические воздействия одних высших растений через различные организмы (чаще всего микробы) на другие высшие растения;

в) косвенные трансбиотические воздействия через изменение химических и физических свойств местообитания.

2) *зоогенные* – различные влияния животных на растения и изменения среды обитания этими животными.

3 Антропогенные факторы – различные формы влияния человека на растения, растительность и на окружающую среду.

Кроме этих основных экологических факторов некоторое воздействие на растения оказывают ионизирующие излучения, атмосферное электричество, магнитное поле Земли и др. Приведенное деление довольно условно: например, такие эдафические факторы, как тепловой и водный режим почвы, не только характеризуют саму почву, но в большей мере определяются солнечной радиацией и режимом осадков, то есть служат и факторами климатическими.

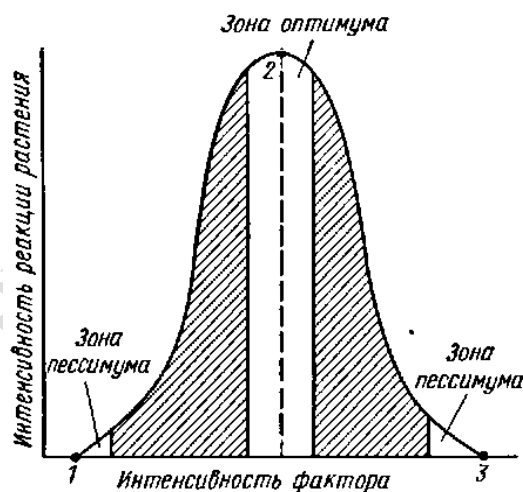
По характеру воздействия на организм многие авторы различают экологические факторы прямодействующие (непосредственно влияющие на обмен веществ, формообразовательные процессы, развитие) и косвеннодействующие (влияющие на организм через изменение других факторов). Однако такое деление не совсем правомерно, поскольку один и тот же фактор может быть и прямодействующим (например, действие тепла на рост), и косвеннодействующим (действие тепла на влажность почвы и через нее – на водный режим растения). Поэтому лучше говорить не о разделении самих факторов, а об их прямом и косвенном действии на растение.

В природных условиях далеко не всегда можно выделить влияние отдельных факторов и их последствия: так, сильное освещение очень часто связано с увеличением нагревания воздуха и почвы, их иссушением и т. д.

1.2 Схема действия экологического фактора на растение

Влияние экологических факторов на живой организм весьма многообразно. Одни факторы (ведущие) оказывают более сильное влияние, другие (второстепенные) действуют слабее; одни влияют на все стороны жизни растения, другие – на какой-либо определенный жизненный процесс. Тем не менее можно представить общую схему действия экологического фактора. На рисунке 1 по оси абсцисс отложена интенсивность фактора (например, температура, концентрация солей в почвенном растворе, освещенность местообитания, влажность почвы и т. д.), а по оси ординат – реакция организма на экологический фактор в ее количественном выражении (это может быть интенсивность того или иного физиологического процесса: фотосинтеза, поглощения воды корнями, роста и т.

д.; морфологическая характеристика, например, высота растения, размеры листьев, количество семян или показатель, характеризующий популяцию: численность особей на единицу площади, частота встречаемости и др.). Диапазон действия экологического фактора (или **область толерантности**) ограничен **точками минимума и максимума**, соответствующими крайним значениям данного фактора, при которых возможно существование растения. Точка на оси абсцисс, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности растений, означает оптимальную величину фактора – это **точка оптимума**. Но чаще говорят о **зоне оптимума** или – в более широком значении – зоне комфорта, поскольку обычно трудно определить оптимальное значение фактора с достаточной точностью. Точки оптимума, минимума и максимума составляют **три кардинальные точки**, определяющие возможности реакции организма на данный фактор. Крайние участки кривой, выражающие состояние угнетения при резком недостатке или избытке фактора, называют **областями пессимума**; им соответствуют пессимальные значения фактора. Вблизи критических точек лежат **сублетальные** величины фактора, а за пределами зоны толерантности – **летальные**.



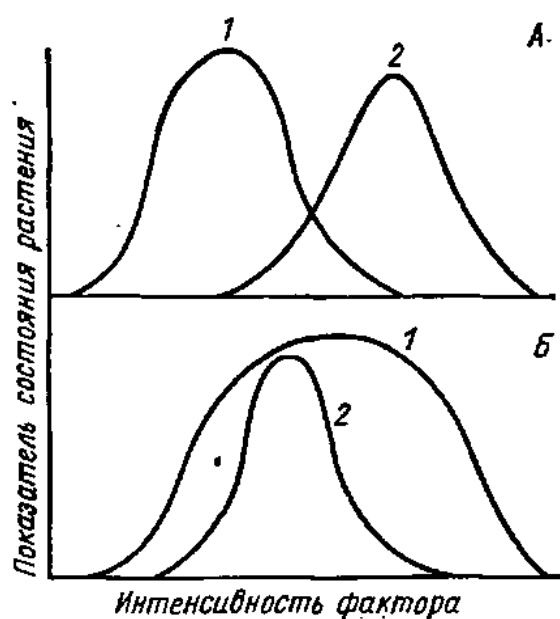
Кардинальные точки: 1 – минимум, 2 – оптимум, 3 – максимум

Рисунок 1 – Схема действия экологического фактора на растение

Условия среды, в которых какой-либо фактор (или несколько) выходит за пределы зоны комфорта и оказывает угнетающее действие, в экологии часто называют **крайними** (или **экстремальными**, **трудными**). Это выражение характеризует не только экологические ситуации (очень высокие или очень низкие температуры, сильная сухость, высокая концентрация вредных солей в почве и пр.), но и такие местообитания, где

условия близки к пределам возможности существования для растений, – пустыни, высокогорья, арктические и антарктические области и т. д.

Это различие может выражаться в положении оптимума на шкале экологического фактора: например, у растений из холодных районов он сдвинут в область низких температур, у видов из теплых или жарких местообитаний оптимум лежит в области высоких температур (рисунок 2). Различна может быть и ширина диапазона фактора (или зоны оптимума). Так, есть растения, для которых оптимальна определенная величина освещенности – например, некоторые крайне теплолюбивые лесные травы, мхи, обитающие в пещерах, или очень светолюбивые высокогорные травы и кустарнички, но есть виды, одинаково хорошо растущие и при полной освещенности, и при значительном затенении (ежа – *Dactylis glomerata*).



А – различное положение оптимума по отношению к экологическому фактору у разных видов;

Б – различная ширина экологической амплитуды

Рисунок 2 – Реакции организмов на действие экологического фактора

Точно так же одни луговые травы предпочитают почвы с определенным, довольно узким диапазоном кислотности, другие хорошо растут при широком диапазоне рН – от сильно кислого до щелочного. Первый случай свидетельствует об узкой экологической амплитуде растений (они являются *стенобионтными, стенотонными*), а второй – о широкой (растения *эврибионтные, эвритонные*) (рисунок 3).

Но это не характеризует специфичность вида по отношению к любому экологическому фактору: вид может иметь узкую амплитуду по отношению к одному фактору и широкую – по отношению к другому (например, быть приуроченным к узкому диапазону температур и широкому диапазону солености).

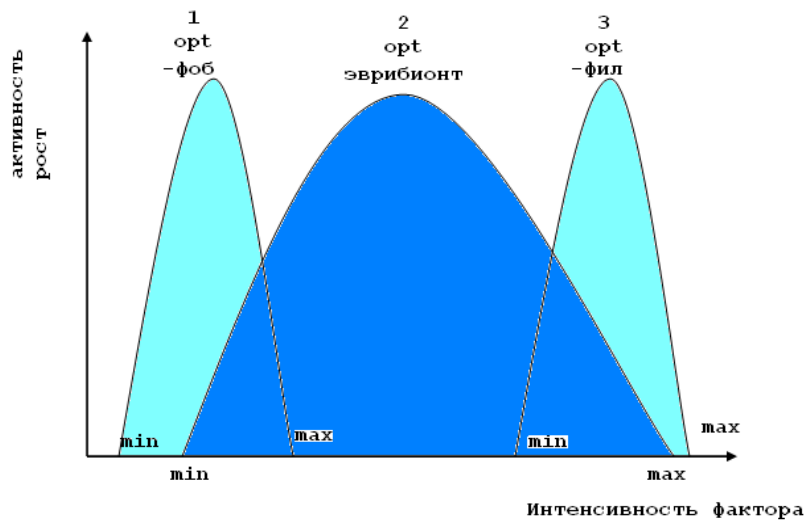


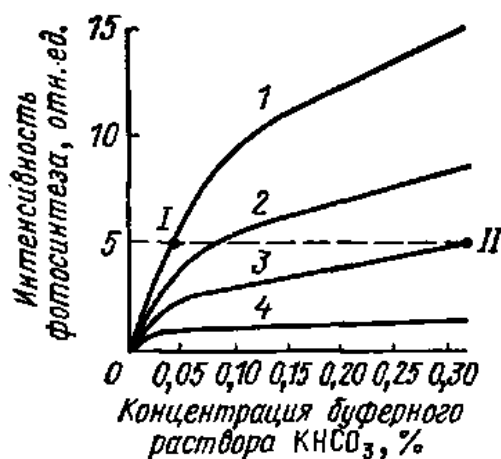
Рисунок 3 – Бионтность организмов

1.3 Взаимодействие экологических факторов

Факторы среды действуют на растение одновременно и совместно, причем действие одного фактора в большей степени зависит от «экологического фона», то есть от количественного выражения других факторов. Это явление взаимодействия факторов хорошо видно на следующем примере. Освещенность по-разному действует на интенсивность фотосинтеза водяного мха *Fontinalis* при разном содержании углекислого газа в воде (рисунок 4). Тот же пример показывает, что сходный биологический эффект может получиться при частичной замене действия одного фактора другим: так, одна и та же интенсивность фотосинтеза может быть достигнута или увеличением освещенности, или (при слабой освещенности) повышением в несколько раз концентрации углекислого газа.

В данном случае проявляется частичная взаимозаменяемость действия одного экологического фактора другим. В то же время, ни один из необходимых растению экологических факторов не может быть полностью заменен другим: зеленое растение вырастить в полной темноте даже при очень хорошем почвенном питании или на дистиллированной воде при

самом оптимальном тепловом режиме. Иными словами, существует **частичная заменяемость** основных экологических факторов и вместе с тем их **полная незаменимость**. Если значение хотя бы одного из необходимых факторов выходит за пределы диапазона толерантности, то существование организма становится невозможным.



1 – 18 000 лк, 2 – 6 000 лк, 3 – 3 000 лк, 4 – 667 лк

Рисунок 4 – Зависимость фотосинтеза водяного мха *Fontinalis* от содержания углекислоты в воде при разных уровнях освещенности

В случае, если какой-либо из факторов, составляющих условия существования, имеет пессимальное значение, то он ограничивает действие остальных факторов (как бы благоприятны они не были) и определяет конечный результат действия среды на растение; изменить этот результат в таком случае можно только воздействием на ограничивающий фактор. Этот «закон ограничивающего фактора» вначале был сформулирован в агрохимии (Ю. Либих, 1840). Многочисленные примеры действия ограничивающих факторов в природе (не только при их минимальных, но и максимальных значениях, например, высокая температура, сильная засоленность) показывают, что это явление имеет общеэкологическое значение. Один из таких примеров – угнетение травянистых растений под пологом буковых лесов, где при оптимальном тепловом режиме, повышенном содержании углекислоты, достаточно богатых почвах и прочих оптимальных условиях возможности развития трав ограничиваются резким недостатком света.

Выявление «факторов в минимуме (максимуме)» и устранение их ограничивающего действия, иными словами, оптимизация среды для растений, составляют важную практическую цель в рациональном использовании растительного мира.

1.4 Реакции растений на действие среды

На влияние условий среды (особенно неблагоприятных) живые организмы реагируют определенными действиями или изменением состояния, которые в конечном итоге приводят к выживанию вида (но в том случае, если влияние среды не достигает летальных пределов). Существуют два основных способа преодоления неблагоприятных влияний: их избегание и приобретение выносливости. Первый в гораздо большей степени используется животными, обладающими подвижностью (передвижение из неблагоприятных условий в благоприятные). Большинство растений лишено такой возможности, за исключением одноклеточных водорослей, а у высших растений – некоторых случаев перемещения основных частей растения благодаря ростовым реакциям, например, вынос листовой пластинки к свету в верхние ярусы тропического леса у светолюбивых древесных лиан. Основная «стратегия жизни» у растений – пластичность структур и функций, выработка приспособительных (адаптивных) изменений строения и процессов жизнедеятельности.

Эти изменения могут носить характер модификационных – наследственных, исчезающих у особи или ее потомства, как только исчезнут вызвавшие их условия, или генотипических – наследственно закрепленных.

Морфологические адаптивные изменения можно проследить на разных уровнях организации – от клеточного и тканевого (форма и размеры клеток и некоторых органелл, структура тканей, развитие специализированных тканей) до уровня целого организма (изменение размеров, формы роста, соотношения разных органов и т. д.) (рисунок 5).

Физиологическая и биохимическая пластичность растений проявляется в адаптивном изменении химического состава, интенсивности физиологических процессов и их устойчивости. Иногда отдельно рассматривают систему биологических адаптаций, обеспечивающих сферу размножения, куда относятся приспособления к опылению, высокая продуктивность семян (спор), органы вегетативного размножения, способы распространения зачатков. Но, как правило, все эти приспособления сводятся к изменениям или морфологическим (форма цветка, семян, спор), или физиологическим (секреция нектара, высокая интенсивность фотосинтеза, обеспечивающая образование достаточного количества семян, и др.).

В областях с ясно выраженной климатической ритмикой для растений

существует еще один путь приспособительных изменений – выработка определенной временной организации жизненных процессов, или сезонной ритмики (чередование активных и покоящихся фаз; изменение сроков и продолжительности разных этапов годичного цикла развития, занятие определенных сезонных экологических ниш).

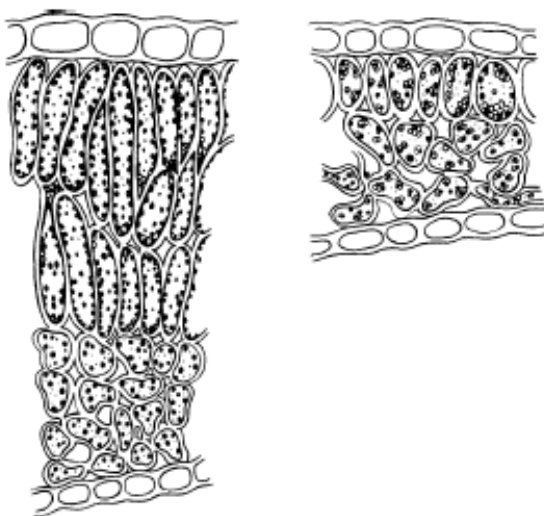


Рисунок 5 – Поперечный срез светового (слева) и теневого (справа) листа сирени

Сочетание перечисленных форм приспособительных изменений, происходящих в процессе длительной эволюции в определенных условиях, приводит к тому, что растение достигает состояния *адаптации*. Согласно определения А. А. Парамонова, адаптация проявляется в динамическом соответствии морфофизиологической организации и приспособительных реакций животного или растения к типичным и ведущим условиям среды, в которых организм сложился. Адаптивная организация обеспечивает не только выживание индивида, но и успешное существование вида. Следовательно, она должна обеспечивать прохождение всего жизненного цикла, включая генеративные фазы, а также уровень биологической продуктивности, необходимый для поддержания численности вида и положения его в биогеоценозе.

Критерием эффективности адаптации на популяционном уровне может служить повышение коэффициента размножения и снижение коэффициента смертности. Таким образом, адаптация направлена на преодоление неблагоприятных условий путем повышения «коэффициента полезного действия» процессов жизнедеятельности. Этим адаптивные изменения отличаются от изменений, которые являются прямым следствием воздействия среды (например, уменьшение размеров растений при голодании или по-

вышение испарения воды листьями при большой сухости).

Термином «адаптация» иногда обозначают не только результат процесса приспособления, но и сам процесс, а также отдельные адаптивные признаки, например, крылатые выросты семян как адаптация к распространению ветром.

При этом не все черты организации и жизнедеятельности растения следует рассматривать как адаптивные, направленные на существование в данной среде. Есть целый ряд конституционных, наследственных признаков, не связанных очевидно с влиянием среды (очертания лепестков, форма жилкования). Другие признаки, возможно, сохраняются как следы адаптации к иному комплексу условий в прошлом.

Кроме того, растения неодинаково воспринимают одну и ту же среду, проявляя известную избирательность. Поэтому можно сказать, что конечный результат влияния среды во многом определяется биологическими особенностями самого растения.

Влияние растений на среду. Растение – не только объект многообразных влияний, но и само действует на окружающую среду. Существенные изменения в нее растение вносит даже при изолированном, одиночном произрастании. Ничтожные по размерам накипные лишайники, поселившись на камне, в процессе обмена веществ выделяют органические кислоты, способствующие разрушению субстрата; одиночное дерево затеняет пространство под кроной и изменяет его микроклимат, иссушает корнеобитаемые горизонты почвы, изменяет её химический состав под кроной благодаря воздействию опада и корневым выделениям, потребляет из воздуха углекислоту, выделяет кислород и другие газообразные продукты обмена и т. д.

Тем более сильное влияние на среду оказывают растительные сообщества благодаря массе растений, сближенному произрастанию, сомкнутости. Так, сплошной покров ряски на поверхности пруда может существенно изменить газовый и солевой режим водоема. Внутри лесного насаждения создается особый микроклимат, резко отличающийся от условий открытого пространства по режимам освещенности, температуры, влажности, газовому составу приземного слоя воздуха и другим факторам среды.

Изменение растениями, а также животными, грибами, микроорганизмами комплекса экологических факторов служит причиной того, что растение реально испытывает влияние не тех условий среды, которые определяются географическим и топографическим положением места произрастания, а совсем иного комплекса условий, сильно измененного влиянием сообитателей. В связи с этим различают понятия *эктопа* (первичный комплекс факторов физико-географической среды) и *био-*

топа, или *местообитания* (условия среды, видоизмененные средообразующей деятельностью живых организмов).

Вопросы для самоконтроля

- 1 В чем заключается разница в понятиях «среда» и «условия существования»?
- 2 На какие группы подразделяются экологические факторы?
- 3 Какими точками ограничен диапазон действия экологического фактора?
- 4 Чему соответствуют точки минимума и максимума, ограничивающие диапазон действия экологического фактора?
- 5 Какой фактор в экологии называют крайним или экстремальным?
- 6 Какие виды относятся к стенобионтным и эврибионтным?
- 7 Что подразумевается под частичной заменяемостью экологических факторов?
- 8 В каком случае существование организма становится невозможным?
- 9 В чем состоит сущность закона ограничивающего фактора?
- 10 В чем заключается основной способ преодоления неблагоприятных влияний среды для растений?
- 11 В чем проявляется физиологическая и биохимическая пластичность растений?
- 12 В чем проявляется влияние растений на среду?

2 Антропогенные факторы

- 2.1 Основные формы воздействия человека на растения.
- 2.2 Прямые влияния.
- 2.3 Косвенные влияния.
- 2.4 Экология городских растений.

2.1 Основные формы воздействия человека на растения

Человек как представитель гетеротрофного звена экосистем уже с незапамятных времен оказывал влияние на растительный покров. Но если на заре существования человека – в эпоху собирательства – оно мало чем

отличалось от влияния животных на растительность, то с развитием трудовой деятельности влияние человека стало новым, мощным и весьма разнообразным фактором, действующим на растения и среду их обитания. Неизмеримо возросла интенсивность воздействия человека на природу в эпоху научно-технической революции и демографического взрыва.

По А. П. Шенникову, основные типы воздействия человека на растительность – это **прямое влияние** (в том числе связанное с трудовой деятельностью): сбор растений, вытаптывание, скашивание и др. – и **косвенное изменение** человеком природной среды обитания растений. Последнее может быть результатом непосредственного влияния на среду (орошение, загрязнение почвы и воздуха). Но и при прямых влияниях человека на растительность среда может изменяться через изменение растительности (например, при рубках леса или посадке новых видов). Таким образом, разграничение прямых и косвенных влияний человека на растительность очень условно.

Антропогенные влияния на растительный покров, приводящие к изменениям растительных сообществ или к смене одних сообществ другими, рассматриваются в курсах геоботаники. Экология растений изучает антропогенные влияния на жизнь растений, рассматриваемых на аутоэкологическом уровне.

2.2 Прямые влияния

Рубка. Одна из форм прямого влияния человека на растения – рубка деревьев. В лесном хозяйстве применяют разные типы рубок: сплошные, выборочные, рубки ухода (регулирующие состав и качество леса), санитарные (удаление поврежденных и пораженных деревьев).

Рубка дерева для хвойных пород означает прекращение существования индивидуума. Но среди лиственных пород многие обладают способностью давать **поросль** – побеги из спящих почек, расположенных на стволе у основания дерева или на корнях. Многолетний покой этих почек прекращается с удалением кроны дерева. Порослевые побеги, использующие мощную корневую систему взрослого дерева и запасы питательных веществ, отложенные в ней, отличаются быстрым ростом, крупными листьями часто необычной формы. Но рыхлая древесина порослевых побегов более подвержена заболеваниям, в ней хуже идут процессы вызревания.

Рубки представляют собой мощный фактор, влияющий на среду. Уже частичное удаление деревьев приводит к изменению фитосреды в лесном насаждении и, как следствие, к изменению жизнедеятельности и состояния

лесных растений. В еловых и сосновых насаждениях было обнаружено, что в результате осветления усиливается фотосинтез теневой хвои в боковых и нижних частях крон, благодаря чему увеличивается продуктивность дерева, ростовые процессы активизируются в связи с усилением поглощения солнечных лучей стволами и прогревания камбия. Улучшается рост и состояние подроста, для которого наряду с осветлением имеет значение частичное устранение корневой конкуренции со взрослыми деревьями.

Тем более сильно меняются условия для жизни растений при сплошной вырубке древостоя. Резкая смена лесной фитосреды на условия открытого местообитания вызывает явления стресса у лесного подроста и тенелюбивых растений травянистого и кустарничкового ярусов. Как сразу после рубки, так и в последующие годы наблюдаются разрушение хлорофилла (побледнение листьев), резкая ксерофилизация, угнетение роста, ожоги, отмирание части надземных органов. Особо тенелюбивые травянистые виды выпадают из растительного покрова или – при естественном зарастании вырубок – находят «прибежище» под защитой порослевых «кустов». На вырубках создаются условия для поселения светолюбивых растений, устойчивых к нагреванию и недостатку влаги. На первых этапах преимущество в заселении вырубок имеют виды с анемохорными семенами и плодами, большой семенной продуктивностью или интенсивным вегетативным размножением.

Косвенное влияние санитарных рубок состоит также в удалении очагов вредителей и инфекций, то есть в регулировании биоценологических отношений в направлениях, благоприятных для лесных растений.

Скашивание – еще одна форма прямого вмешательства человека в жизнь растений. Ежегодное удаление всех надземных частей трав на лугах и в степях означает для растений прежде всего прерывание нормального хода сезонного развития, удаление основной фотосинтезирующей «рабочей» площади, а следовательно, нарушение образования и накопления запасных веществ. Поскольку сенокосение на лугах обычно проводится до созревания семян, то для большинства луговых трав скашивание означает также резкое ограничение семенной продуктивности и возможности распространения вида с помощью семян.

Большинство луговых трав после скашивания (или стравливания скотом) отрастает, давая отаву, или путем образования новых побегов, или путем продолжения роста срезанных. Наибольшей способностью к формированию **отавы (отавностью)** обладают травянистые виды, у которых имеются укороченные побеги, мало повреждаемые скашиванием, и почки на подземных органах. Большую роль играют наличие в подземных органах запасных веществ, условия почвенного питания и увлажнения. Чем раньше

проведено скашивание, тем лучше отрастает отава. При раннем скашивании отава обычно успевает дать генеративные побеги и семена, так как в запасных органах сохраняется еще достаточно веществ для их формирования.

Своеобразной адаптацией луговых трав к продолжительному воздействию скашивания в определенные сроки послужило формирование сезонных форм с определенными сроками цветения и плодоношения. У однолетников – погремков, очанок, марьянника выделяются внутривидовые сезонные расы, способные давать семена до покоса (ранние формы) или медленно развиваться и обсеменяться после покоса (поздние). Сходное явление обнаружено у некоторых многолетников (например, у клевера).

Скашивание луговых и степных травостоев, как и рубка леса, оказывает на растения также ряд сильных косвенных влияний: осветление, усиление нагревания и иссушения почвы и припочвенного слоя воздуха; уменьшение накопления подстилки; обеднение почвы элементами питания в результате постоянного удаления их с фитомассой и т. д. В результате длительного и постоянного скашивания изменяется видовой состав луговых трав, а следовательно, нарушаются прежние биоценотические связи и формируются новые. Разные виды обладают неодинаковой устойчивостью к многократному скашиванию. Например, весьма устойчивы клевер белый, мятлик луговой, овсяница красная, малоустойчивы лядвенец рогатый, мятлик болотный, среднеустойчивы овсяница луговая, костер безостый, ежа.

Многие типы современных лугов представляют более или менее устойчивые экосистемы, в жизни которых регулярное скашивание стало фактором, поддерживающим их в состоянии равновесия; устранение этого фактора приводит к существенным изменениям в среде. Так, накопление растительных остатков на почве ведет к увеличению ее влажности и к ухудшению прогревания, но минеральное питание растений улучшается. В результате меняется видовой состав, в основном в сторону усиления позиций мезофильных и гигрофильных видов.

В связи с массовыми посещениями мест отдыха и развитием туризма возникло понятие о *рекреационных нагрузках*, сочетающих прямые и косвенные влияния. Основные рекреационные воздействия на растения и их среду – вытаптывание, уплотнение почвы и её загрязнение, поломка растений, удаление фитомассы.

Изменение почвы, растительности и состояния отдельных видов при массовых посещениях хорошо прослеживаются вокруг больших городов и на популярных туристских маршрутах. Отмечается сильное уплотнение почвы. Особенно оно возрастает при увеличении сети тропинок и дорог. В результате возможно повреждение или угнетение корневых систем дре-

весных растений, что ведет к изреживанию крон, суховершинности, резкому падению годичного прироста и массовому усыханию деревьев.

Весьма уязвимое звено лесного биогеоценоза – напочвенный покров. В старых еловых лесах при вытаптывании особенно сильно повреждается травяно-кустарничковый ярус. В широколиственных лесах с уплотнением почвы из травостоя в первую очередь выпадают ранневесенние виды и многие летневегетирующие лесные травы.

В ненарушенных лиственных лесах при ежегодном отмирании травяного покрова в почву возвращаются большие количества минеральных веществ и азота, поглощенных растениями. Деградация лесного травяного покрова, в наибольшей степени страдающего от вытаптывания, нарушает один из процессов возврата веществ в биогеохимические циклы; таким образом вытаптывание лесного травостоя приводит к частичному или периодическому голоданию деревьев.

Одна из действенных мер защиты растительного покрова – упорядочение рекреационных нагрузок, то есть организация посещений по определенным маршрутам, зонам отдыха и т. д., разработанная с учетом допустимой степени воздействия на растительность.

2.3 Косвенные влияния

Косвенные влияния состоят в изменении среды обитания растений при осушении болот, удобрении лугов, подтоплении, связанном с организацией водохранилищ, при разработке торфяников и т. д. Весьма действенным фактором изменения среды для растений служат загрязнения почвы, воздуха и воды в результате производственной деятельности человека.

2.3.1 Влияние загрязнений среды на растения

При работе промышленных предприятий и энергетических установок в воздух выбрасываются огромные количества отходов в виде газов, пыли, жидких аэрозолей. Их концентрация особенно велика в крупных промышленных центрах, а с воздушными потоками они проникают и в удаленные местности.

Вещества-токсиканты адсорбируются на клеточных оболочках, нарушают структуру и функциональную активность клеточных мембран, благодаря чему создаются условия для проникновения токсикантов внутрь клетки и нарушений обмена веществ (отравления). В результате

резко снижается фотосинтез, нарушается регуляция движения устьиц и слаженная работа ферментных систем. Дыхание, напротив, может быть патологически усиленно. Иногда физиологические повреждения не сопровождаются внешними изменениями, но обычно признаки поражения растений токсикантами выражаются в некрозе края листа, побурении листьев и хвои, уродливых формах роста («смятые» листья), скручивании, «ожогах», а в тяжелых случаях – засыхании и опадении листьев и хвои, отмирании растений. У пораженных токсикантами растений снижается общая устойчивость к засухе, холоду, вредителям.

Среди веществ, загрязняющих воздух, весьма токсичны для растений продукты сгорания, содержащие серу, и, прежде всего, сернистый ангидрид (SO_2), который вызывает разрушение хлорофилла, недоразвитие пыльцевых зерен, нарушает функции сосудистой системы и другие эффекты. Токсичны также соединения фтора (HF), аммиак и др.

Вблизи крупных дорог весьма ощутимо влияние на растения соединений свинца, поступающих в воздух и почву с выхлопными газами двигателей внутреннего сгорания. Часть соединений свинца оседает на поверхности листьев, значительная доля задерживается в тканях растений. В многочисленных исследованиях установлено повышенное содержание свинца в растениях и почве на расстоянии до 50 м в сторону от автодорог.

Соединения других металлов (меди, цинка, кобальта, никеля, кадмия и др.) заметно влияют на растения вблизи металлургических предприятий, поступая как из воздуха, так и из почвы через корни. Так, возле медеплавильных заводов содержание меди в клевере ползучем (*Trifolium repens*) в 2–2,5 раза выше, чем в сельской местности; большие количества цинка (до 2,5 %) обнаружены в ярутке полевой (*Thlaspi arvense*) в районах цинкоплавильных предприятий.

Вредное действие на растения оказывают пылевые примеси в воздухе. Известно, что зеленые насаждения играют роль фильтров, задерживающих пыль и улучшающих гигиенические условия (так, 1 га елового леса за год связывает 32 т пыли, 1 га букового – 68 т). Пыль (и особенно сажа), оседающая на листья, действует как экран, снижающий освещенность и доступ фотосинтетически активной радиации, усиливающий поглощение тепловой радиации и нагрев листа. Возможна закупорка устьиц пылевыми частицами. Все это приводит к ухудшению условий для фотосинтеза и нормального водообмена. Особенно вредна цементная пыль в сочетании с увлажнением (например, при выпадении росы), образующая плотную корку на листьях. Весьма токсичны для растительного покрова и пылевидные частицы различных моющих средств в районах производящих их предприятий.

Серьезные последствия для растений имеет загрязнение почвы, мирового океана и растительного покрова нефтепродуктами. В экспериментах показаны разные этапы поражения растений – от отсутствия завязывания семян до полной гибели растений.

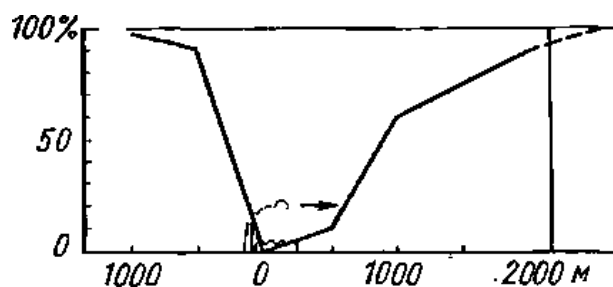
Сильное воздействие на растения оказывают гербициды. В малых дозах они оказывают стимулирующее влияние (усиливается рост, плодоношение, накопление белков, витаминов), в больших – усиливают дыхание и приводят к расстройствам обмена веществ. Все гербициды со временем распадаются, и продукты их распада, вступая в реакции с другими веществами, могут давать далеко не безвредные соединения. Через растения гербициды и их производные включаются в пищевые цепи, которые могут доходить до человека.

2.3.2 Устойчивость растений к промышленным загрязнениям среды

Среди растений есть виды, весьма чувствительные к загрязнению среды, есть и более выносливые. Поэтому можно говорить о разной степени устойчивости к загрязнению (чаще всего имеется в виду газоустойчивость), подобно устойчивости к холоду, засухе и другим экстремальным экологическим воздействиям. Однако здесь есть и существенная разница. Появление в окружающей среде токсических веществ представляет новый и при этом недавно существующий экологический фактор, к которому растения еще не успели выработать адаптации. Им приходится противостоять этому фактору, мобилизуя уже существующие средства устойчивости к другим неблагоприятным условиям. Поэтому трудно назвать какие-либо специальные признаки (морфологические или физиологические), связанные с выносливостью к загрязнениям.

Весьма нестойки к загрязнению воздуха газами (особенно SO_2) лишайники. Очень страдают от химических загрязнений воздуха хвойные древесные породы, в том числе ель и сосна.

Высокая чувствительность лишайников к химическим примесям в воздухе послужила основой их использования в качестве биологических индикаторов загрязнения среды (рисунок 6). Показателем может служить количество и состав лишенофлоры. Предложены специальные формулы «индекса атмосферного загрязнения», определяемого по числу видов лишайников и частоте их встречаемости. Картирование распространения лишайников в городах и вокруг промышленных предприятий позволяет выявить наиболее загазованные зоны. Такие карты составлены для многих крупных городов (рисунок 7).

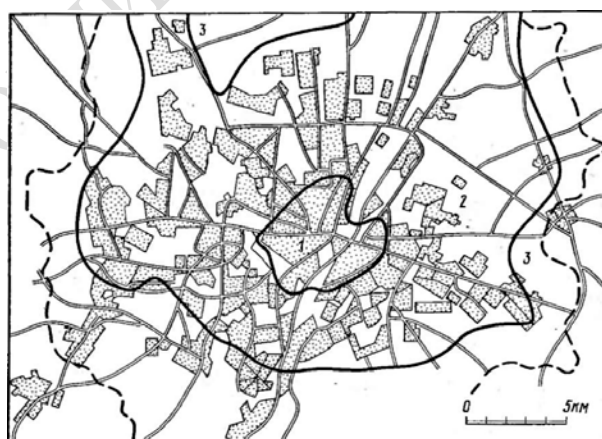


По оси абсцисс – расстояние от завода, по оси ординат – площадь трансплантатов лишайников в процентах от первоначальной. Стрелка показывает направление господствующих ветров

Рисунок 6 – Влияние загрязнения воздуха в районе алюминиевого завода на выживание лишайников

Для оценки степени загрязнения применяют трансплантацию корковых лишайников в места промышленных выбросов, а также используют некоторые особо чувствительные высшие растения.

Биологическая индикация загрязнений возможна и по химическому составу растений: так, в лишайниках из рода *Parmelia* вблизи алюминиевых заводов сильно возрастает концентрация алюминия; листовая капуста (*Brassica oleracea*) возле промышленных предприятий накапливает в листьях железо, серу, свинец. Весьма чувствительным способом обнаружения в воздухе примесей сернистого ангидрида служит определение электропроводности экстракта из коры ели.



1 – «лишайниковая пустыня», 2 – «зона борьбы»,
3 – зона нормального роста

Рисунок 7 – Карта распространения лишайников в г. Мюнхене

В качестве показателей загрязнения воздуха SO_2 кроме хвойных могут

быть использованы и некоторые лиственные породы (платан, лещина), у которых повреждаются листья при хроническом действии даже небольших его количеств.

Повышенная устойчивость к промышленным загрязнениям не связана с каким-либо комплексом специальных морфологических или физиологических адаптаций, однако есть сведения, что в ряде случаев устойчивыми к загрязнению оказываются растения, выносливые и к другим экстремальным факторам. Например, среди древесных пород дуб и белая акация более газоустойчивы по сравнению с более мезофильными липой и конским каштаном. Более стойки также растения, происходящие из районов с карбонатными и слабозасоленными почвами (в засушливых зонах). Очевидно, это связано с тем, что такие виды имеют повышенное содержание катионов кальция, калия и натрия и потому способны связывать токсичные анионы. Довольно стойки к загрязнениям нитрофильные травянистые виды – сорняки (или близкие к сорнякам): *Galeopsis tetrahit*, *Solanum dulcamara*, *Moehringia trinervia*. По-видимому, устойчивости способствуют некоторые особенности строения листьев, в том числе прочный, не стареющий в течение вегетационного сезона восковой слой, защищенные устьица и др.

2.3.3 Создание специфических экосистем с особыми условиями для растений

Одна из разновидностей современных индустриальных воздействий человека на среду обитания растений – создание новых субстратов. Это выбросы пустой породы (терриконы) вокруг горнодобывающих предприятий; золоотвалы, образующиеся после сжигания каменного угля и занимающие огромные площади в непосредственной близости от промышленных центров; выработанные торфяники, карьеры и т. д. Для водных растений новые местообитания образуются при создании водохранилищ и систем прудов, затоплении карьеров.

Субстраты промышленного происхождения не всегда пригодны для поселения растений вследствие содержания токсических веществ или особого механического состава (спекание в золоотвалах). Однако многие из них заселяются растениями. Так, на терриконах Донбасса вначале появляются почвенные бактерии, перерабатывающие углистые включения в гумусовые вещества, затем поселяются единичные однолетники – сорняки. Далее формируются растительные группировки – вначале простые, затем более сложные и близкие по составу к растительности, окружаю-

щей терриконы. Всего на терриконах Донбасса поселяются до 90 видов цветковых растений и несколько видов мхов и грибов.

Среди разнообразных косвенных влияний человека на растительный покров следует сказать об **изменении ареалов растений, связанном с перемещением их человеком**. Акклиматизации желательных и полезных видов часто сопутствует бессознательный перенос зачатков растений с посевным материалом, с транспортом, на одежде, на различных упаковках и даже с передвижениями войск во время войн. Растения, распространяемые при непроизвольном участии человека, называют **антропохорными**. У многих из них есть ряд приспособлений для переноса семян – от морфологических черт, обеспечивающих цепкость и «липучесть» семян, до имитации внешнего вида семян засоряемой культуры. Широкому расселению антропохорных видов содействует их конкурентноспособность и «агрессивность» – способность к быстрому завоеванию территории благодаря большой семенной продуктивности и выносливости. Известны примеры широко распространенных антропохорных растений, таких, как сорняк амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisifolia*), завезенная в 19 веке из Северной Америки с посевным материалом, водные растения – элодея канадская (*Elodea canadensis*) и водяная чума (*Eichhornia crassipes*), широко расселившиеся по водоемам и т. д., проникновение семян с железнодорожным транспортом и грузами способствовало формированию вдоль насыпей так называемой железнодорожной флоры, среди которой можно встретить как типичные антропохорные сорняки, так и виды дикой флоры из иных районов.

К числу новых местообитаний, не свойственных естественной природе, принадлежат **рудеральные** (мусорные), сопутствующие поселениям человека (близ жилищ, под заборами, на окраинах и свалках вдоль дорог). Они отличаются нарушением структуры почвы, повышенным содержанием в ней органических остатков, азота и нередко посторонних примесей. На таких местообитаниях поселяется особая рудеральная флора, среди которой много нитрофильных видов. Это лопухи (*Arctium lappa*, *A. tomentosum*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), чистотел большой (*Chelidonium majus*), дурман обыкновенный (*Datura stramonium*), пустырник обыкновенный (*Leonurus cardiaca*), белена черная (*Hyoscyamus niger*) и др. Большею частью это довольно крупные высокорослые растения, снабженные различными антропохорными и защитными приспособлениями; некоторые из них ядовиты. Среди придорожных видов, напротив, встречаются приземистые, хорошо выносящие вытаптывание, например, подорожники или горец птичий (*Polygonum aviculare*).

Создание человеком культурных посевов и посадок означает возник-

новение новых форм растительного покрова со специфическими условиями для жизни растений и взаимоотношениями компонентов (в частности, невозможностью возобновления без помощи человека).

2.4 Экология городских растений

Особая среда создается для растений в поселениях человека и прежде всего в городах.

Основные экологические факторы в городах существенно отличаются от тех, которые влияют на растения в естественной обстановке. Чаще всего обращают внимание на особенности воздушной среды (загрязнение, запыленность), наиболее остро воспринимаемой человеком. Но и другие факторы в городских условиях сильно видоизменены.

Световой режим характеризуется значительным снижением прихода солнечной радиации из-за запыления и задымленности воздуха. В городах с многоэтажной и тесной застройкой многие растения оказываются в условиях прямого затенения или испытывают значительное сокращение светового дня. Изменяется и качественный (спектральный) состав света. К числу особенностей светового режима для растений в городе следует добавить и такой своеобразный фактор, как вечернее и утреннее освещение уличными фонарями: хотя его интенсивность может быть и недостаточна для влияния на процессы фотосинтеза, но, возможно, сказывается на фотопериодических явлениях.

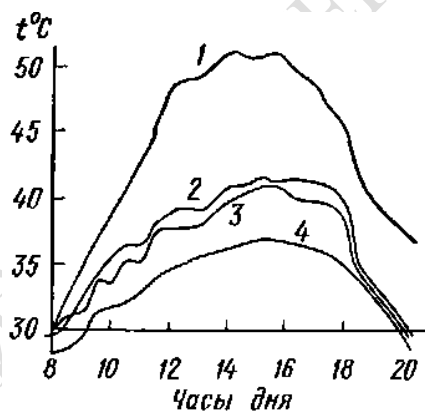
Тепловой режим городских растений определяется весьма сложным и специфическим микроклиматом города. Для растений весьма существенны такие его особенности, как дневное нагревание асфальта и каменных стен домов, а ночью – усиленное тепловое излучение от них (рисунок 8). Это делает города более теплыми местообитаниями для растений по сравнению с естественным зональным фоном, а в отдельные периоды вегетационного сезона нагревание растений может достигать опасных пределов.

Водный режим растений в городах характеризуется ограниченным поступлением воды в почву из-за асфальтовых покрытий (хотя нередко в черте города осадков выпадает больше, чем в пригородах). Большая часть влаги атмосферных осадков теряется для растений, поступая в канализационную систему. Частично поступление воды восполняется путем регулируемых поливов.

По оценке некоторых авторов, климатические факторы для растений в городах (особенно в областях с континентальным климатом) нередко приближаются к условиям полупустынь и пустынь. Так, влажность воз-

духа в жаркие летние дни может снижаться до 20–22 %, то есть создаются условия атмосферной засухи.

Почвенные факторы в городских условиях весьма своеобразны. Ежегодная уборка и сжигание листвы приводят к отсутствию возврата питательных веществ в почву. При ежегодном сборе подстилки в парках в течение 20 лет прирост древесины уменьшается на 40–50 %. Удаление подстилки в 2–4 раза увеличивает глубину промерзания почвы. В городских посадках использование насыпных почв, строительного мусора и т. д. ухудшает качество почвы, кроме того, недостаточная мощность почвенных горизонтов, ограничение площади питания растений при посадках в лунки и при асфальтированном покрытии делают невозможным нормальное развитие корневых систем. На городских улицах крупные древесные растения (например, липа), по существу, растут в условиях кадочной культуры, поскольку основная масса их корней не идет глубже 50–60 см. Наконец, небезразличны для растений и такие особенности городских почв, как плохая аэрация их под асфальтом, ослабление деятельности микроорганизмов, просачивание в почву солевого раствора с дорожных покрытий.



Температура: 1 – на поверхности асфальта, 2 – на высоте 30 см, 3 – на высоте 120 см, 4 – рядом с улицей

Рисунок 8 – Суточный ход температуры воздуха над асфальтированной улицей

Городские растения испытывают и ряд других необычных влияний. Так, периодическая подрезка и стрижка деревьев и кустарников приводит к весьма существенной трансформации ассимиляционного аппарата, к изменению соотношения фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих частей растения, что отражается на его жизнедеятельности и продуктивности (особенно это заметно у старых деревьев с большой массой стволов и крупных ветвей). Обрезка корней при посадке и пересадке

нарушает их всасывающую деятельность. Древесные породы, для которых естественно произрастание в сомкнутых ценозах, на городских улицах, в скверах и парках растут изолированно. Это увеличивает опасность перегрева листовой поверхности, потерю воды путем транспирации, значительно возрастает доля листьев световой структуры даже в глубине кроны, то есть структура и жизнедеятельность лесного дерева, оказавшегося на открытом местообитании, перестраиваются.

Таким образом, неблагоприятные особенности городской среды заметно изменяют состояние растений и отражаются как на отдельных физиологических и морфологических показателях, так и на общем облике растения, его долголетию, сопротивляемости неблагоприятным воздействиям. По мере накопления токсикантов у древесных пород падает количество нуклеиновых кислот в листьях, нарушается обмен азотистых соединений. Продолжительность жизни деревьев в городе меньше, чем в лесу: деревья начинают отмирать в 40–50 лет, то есть как раз в том возрасте, когда они дают наибольший декоративный и средообразующий эффект.

Старые деревья, включаемые в городскую застройку, тоже нередко скоро отмирают, оказываясь своеобразными фитоиндикаторами изменения среды при урбанизации. Однако есть немало примеров и большого долголетия городских деревьев (вековые дубы, каштаны, липы и другие породы на улицах Киева, Львова, в парках и пригородах Москвы, Санкт-Петербурга, Риги и др.).

Вопросы для самоконтроля

- 1 На какие группы подразделяются воздействия человека на растения и растительность?
- 2 В чем заключается прямое и косвенное влияние человека на растительный покров?
- 3 Каким образом изменяются условия существования растений при сплошной вырубке древостоя?
- 4 Какие виды обладают наибольшей способностью к формированию отавы?
- 5 В чем заключается косвенное влияние скашивания на растительный покров?
- 6 В чем заключается воздействие на растения веществ-токсикантов?
- 7 Какие виды растений можно использовать в качестве индикаторов загрязнения атмосферы?
- 8 Какие факторы способствуют широкому расселению антропохор-

ных видов?

9 Что характерно для рудеральных местообитаний?

3 Жизненные формы растений

3.1 Определение жизненной формы.

3.2 Классификации жизненных форм.

3.3 Классификация древесных растений.

3.4 Классификация травянистых растений.

3.1 Определение жизненной формы

Экологические группы обычно выделяют по отношению к какому-либо одному фактору среды, имеющему важное формообразовательное и физиологическое значение и вызывающему приспособительные реакции. Наиболее существенные экологические факторы, влияющие на структуру растений, – влажность почвы, воздуха и свет, хотя большое значение имеют также тепловые условия, особенности почв, конкурентные отношения в сообществе и ряд других условий. К сходным условиям растения могут приспосабливаться по-разному, вырабатывая разную «стратегию» использования имеющихся и компенсации недостающих жизненных факторов. Поэтому в пределах многих экологических групп, например, ксерофитов или сциофитов, обычно можно найти растения, резко отличающиеся друг от друга по внешнему облику (габитусу) и по анатомической структуре органов. При этом среда влияет на организмы как нераздельное целое, и адаптации вырабатываются у них ко всему комплексу факторов.

Потребность типизировать растения по сходству их приспособлений к среде привела к возникновению понятия об основных группах растений, имеющих сходный облик в результате сходства путей приспособления. На первых порах такие группы выделяли по чисто внешним признакам. Так, в трудах древнегреческого естествоиспытателя и философа, «отца ботаники» Теофраста, все растения подразделяются на деревья, кустарники, полукустарники и травы. По мере расширения географического кругозора ботаников и накопления экологической информации о растениях все яснее оформлялась идея о сходных типах приспособления растений в сходных условиях. В 1806 г. известный ботаник, основоположник ботанической географии А. Гумбольдт, изучивший растительный мир разных кон-

тинентов, предложил выделить 19 «основных форм» растений, такие как:

- 1) форма пальм;
- 2) форма бананов;
- 3) форма хвойных деревьев;
- 4) форма кактусовидных растений;
- 5) форма лиан;
- 6) форма лавровых деревьев;
- 7) форма злаковидная;
- 8) форма мхов;
- 9) форма орхидей.

Принцип выделения этих групп в основном физиономический: хотя они и названы по имени определенных таксонов, но далеко не всегда совпадают с ними (так, «форма лавровых деревьев» кроме лавра включает олеандры, магнолии и прочие жестколистные породы; «форма злаковидная» – злаки, осоки, ситники). Вместе с тем некоторые группы имеют определенное экологическое и географическое содержание: например, «форма хвойных деревьев» подразумевает приспособление к климату с холодной зимой, «форма кактусовидных растений» – к летней сухости, «форма лиан» – светолюбие, отсутствие собственной опоры, «форма орхидей» – эпифитный образ жизни и т. д.

Таким образом, «основные формы» растений А. Гумбольдта отражали первую попытку выделить основные типы растений со сходным приспособлением ко всему комплексу факторов среды. В последующие годы число этих «форм» было одними авторами увеличено (до 54 Х. Гризбахом в 1872 г.), другими уменьшено (до 11 А. Кернером в 1863 г.). Но принцип их выделения оставался неопределенным: использовались и особенности роста, и морфология листовой пластинки, и принадлежность к определенной таксономической группе. Само разделение на группы скорее выражало идею о разнообразии растительного мира вообще, чем о путях приспособления к среде. Только с оформлением основных понятий экологии растений «основным формам» растений стали придавать экологическое содержание.

Один из основоположников экологии растений Е. Варминг ввел понятие о *жизненной форме* как совокупности приспособительных признаков. По его определению, это форма, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни. Современное определение этого понятия, более краткое и общее, имеется у А. П. Шенникова (1964): «Виды растений, сходные по форме и приспособлению к среде, объединяют в одну жизненную форму». Та же мысль по-иному выражена В. В. Алехиным (1944): «жизнен-

ная форма – это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике».

Поскольку необходим какой-то критерий этого сходства, нужно выбрать определенные признаки, в наибольшей степени отражающие приспособление растений к среде. Очевидно, для этого непригодны так называемые «конституционные», или «организационные», признаки, закрепленные в гено типе и не подвергающиеся быстрым изменениям под влиянием среды (характер листорасположения, число лепестков и других частей околоцветника и т. п.), поскольку они не изменяются под влиянием условий. Сравнительно мало экологической информации дают и такие признаки, которые унаследованы от предковых форм и отражают приспособление к прошлым, уже изменившимся условиям (например, вечнозеленость у некоторых травянистых и кустарничковых видов еловых лесов). Для определения жизненных форм наиболее применимы так называемые «приспособительные» признаки, пластичные и быстро реагирующие на изменение среды (форма роста, ритм сезонного развития, степень защищенности от неблагоприятных условий наиболее уязвимых частей, способность к вегетативному размножению и т. д.). Часто такие признаки бывают конвергентными, то есть развиваются в сходной экологической среде у систематически отдаленных групп. Вот почему жизненные формы не совпадают с систематическими единицами (видами, родами, семействами). Но в экологии растений они являются своего рода единицами классификации.

Таким образом, под **жизненной формой, или биоморфой**, понимают своеобразный внешний облик (габитус) растения, который возник в онтогенезе в результате роста в определенных экологических условиях и отражает совокупность основных приспособительных черт. Понятно, что габитус зависит в первую очередь от особенностей роста вегетативных органов, надземных и подземных.

Жизненная форма, характерная для особей того или иного вида, есть результат длительной эволюции и закреплена наследственно. Тем не менее в определенных пределах жизненная форма вида обладает лабильностью и в зависимости от конкретных условий может варьировать довольно широко. Так, например, обыкновенная липа относится к древесным жизненным формам и ни при каких условиях не станет травянистым растением. Однако конкретные особи этого вида могут представлять собой не только стройные одноствольные деревья (как в старом липняке, в парках, на улицах), но и «кустовидные» многоствольные деревья (в разреженных лесах, на опушках) и стелющиеся кустарники (в условиях сильного угнетения от недостатка света и других неблагоприятных факторов).

Другими словами, в пределах «нормы реакции» особь каждого вида приобретает в онтогенезе жизненную форму, наилучшим образом приспособленную ко всему комплексу факторов в данной конкретной ситуации.

При этом одни из жизненных форм наиболее древние и исходные, другие возникли сравнительно недавно. По мнению Раункиера, первичной формой, по-видимому, следует считать ту, которая соответствовала климату в эпоху возникновения цветковых растений, то есть теплому, влажному и сезонно равномерному. Очевидно, это должна быть форма с побегами, рост которых ничто не тормозит и которые достигают большой высоты над поверхностью почвы, – форма деревьев и кустарников. По мере ухудшения климата – появления сухого или холодного периода года – уменьшался рост побегов, вырабатывалась низкорослость, почки приобретали защиту на поверхности земли или углублялись, сокращался жизненный цикл.

Основная линия эволюции хорошо прослеживается в пределах отдельных семейств и родов, например, в роде *Potentilla* (переходы от кустарников к длиннокорневищным многолетникам), в роде *Rubus* (от корнеотпрысковых кустарников к травам) и т. д. Очевидно, конкретные пути эволюции жизненных форм в пределах основной линии были многообразны в различных климатических зонах и в разные исторические периоды. Так, по мнению ряда авторов, эволюция древесных форм, по-видимому, шла вначале по линии увеличения размеров, а затем уже под влиянием ухудшения климата во внетропических областях по линии уменьшения размеров и перехода к недревесневым надземным частям. В особых условиях могли иметь место и «обратные повороты»: так, в роде *Artemisia* по мере аридизации климата совершался переход от лесных мезофильных многолетних трав к ксерофильным полукустарничкам, у которых почки возобновления подняты над поверхностью почвы (своеобразный уход от обжигающего действия поверхности песка в пустынях и полупустынях).

3.2 Классификации жизненных форм

Классификация жизненных форм Раункиера. В пределах крупных экологических групп, различаемых по отношению к какому-либо одному важному фактору – воде, свету, особенностям субстрата, способу питания – выделяются своеобразные жизненные формы (биоморфы), характеризующиеся определенным внешним обликом, который создается совокупностью наиболее бросающихся физиономических приспособительных признаков. Таковы, например, стеблевые суккуленты, растения-подушки,

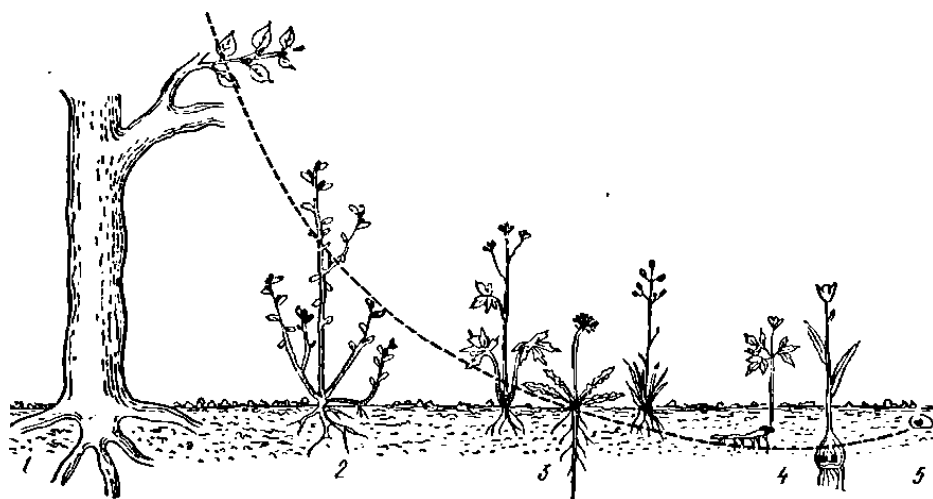
ползучие растения, лианы, эпифиты и т. п. Существуют разные классификации жизненных форм растений, не совпадающие с классификацией систематиков, основанной на строении генеративных органов и отражающей «кровное родство» растений. Сходную жизненную форму принимают в сходных условиях растения совсем не родственные, принадлежащие к разным семействам и даже классам.

В основу биоморфологических классификаций можно, в зависимости от цели, положить разные признаки. Одна из наиболее распространенных и универсальных классификаций жизненных форм растений была предложена в 1905 г. датским ботаником К. Раункиером. В основу ее положена идея о том, что сходные типы приспособлений растений к среде – это прежде всего сходные способы перенесения наиболее трудных условий. В областях с сезонной периодичностью климата такие трудные для растений условия наступают главным образом в осенне-зимний сезон, а в аридных областях – еще и в период летних засух.

В качестве признака, выражающего приспособленность к перенесению неблагоприятного сезона, Раункиер использовал способ перезимовки почек возобновления, то есть их положение в пространстве (относительно поверхности земли) и способ защиты (рисунок 9).

Основные жизненные формы в системе Раункиера описаны ниже.

Фанерофиты. Эта группа объединяет растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей. В связи с этим они обычно защищены почечными чешуями. Впрочем, бывают фанерофиты и с открытыми почками, преимущественно во влажнотропических лесах. К этой группе принадлежат главным образом деревья и кустарники. Раункиер весьма дробно подразделил эту группу, выделив 15 подтипов по признакам размеров (мега-, мезо-, микро- и нанофанерофиты), длительности жизни листьев (вечнозеленые и с опадающими листьями) и степени защищенности почек возобновления. Отдельно выделен подтип стеблесуккулентных фанерофитов (древесные кактусы, молочаи и др.). В группу фанерофитов отнесены также растения совсем иной морфологии и биологии, но подходящие под определение фанерофитов по пространственному положению почек возобновления (эпифиты, растущие на деревьях и кустарниках, полупаразиты типа омелы, деревянистые лианы).



- 1 – фанерофиты (тополь), 2 – хамефиты (черника),
 3 – гемикриптофиты (лютик, одуванчик, злаки),
 4 – геофиты (ветреница, тюльпан), 5 – терофиты (семя фасоли).
 Зимующие почки выделены черным цветом

Рисунок 9 – Жизненные формы (по Раункиеру)

Удаленное от поверхности земли положение почек означает возможность их открытой перезимовки, без защиты снегом или иным покровом, предохраняющим от вымерзания. Действительно, фанерофиты – растения в основном мягкого климата, они наиболее обильны и разнообразны в тропических областях. Преобладание их в столь благоприятных условиях связано еще и с тем, что дерево – сравнительно неэкономная структура с точки зрения продуктивности фотосинтеза, поскольку оно имеет небольшую долю фотосинтезирующих тканей при большой массе механических и проводящих. Правда, эта жизненная форма достаточно представлена и в более суровых условиях (хвойные леса), но здесь ее видовое разнообразие весьма ограничено.

Жизненная форма фанерофитов (особенно крупных размеров) в гораздо большей степени, чем другие формы, обеспечивает средообразующую роль растений и господствующее положение видов в сообществе.

Хамефиты – невысокие растения с почками возобновления на зимующих побегах, расположенных вблизи поверхности земли, реже – на поверхности). Положение почек на высоте не более 20–30 см над поверхностью почвы означает их зимовку под защитой снежного покрова (а в более теплых областях – частичное укрытие отмершими частями растений). Среди хамефитов есть кустарнички с вечнозелеными (брусника, вороника, линнея) или опадающими (черника, голубика) листьями, а также полукустарнички, у которых в неблагоприятный период отми-

рают не только листья, но и части побегов; особенно много таких видов в средиземноморском климате, где отмирание части побегов происходит в засушливый период. К группе хамефитов относятся и некоторые травянистые растения, сохраняющие на зиму лежачие или приподнимающиеся побеги с почками на их концах и в пазухах отмерших листьев (например, звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea*), барвинок (*Vinca minor*) и др.). Хамефитами являются также растения-подушки. Для них характерны крайне ограниченный рост побегов в сочетании с усиленным ветвлением, приводящий к чрезвычайно плотному строению, и очень большая продолжительность жизни.

Гемикриптофиты – травянистые многолетники, у которых надземные органы (или их большая часть) в конце вегетации отмирают, а почки возобновления находятся на уровне почвы и защищены собственными отмершими листьями, лиственной подстилкой и снегом. Морфологически эта группа довольно разнообразна: у одних видов имеются несколько удаленные от основания воздушные побеги с почками, зимующие при благоприятных условиях, а также надземные и подземные столоны (группа протогемикриптофитов, по Раункиеру; например, крапива, чистец лесной (*Stachys sylvatica*), котовик (*Nepeta*) и др.). У других листья (или их большинство) собраны в виде розетки у основания побега (одуванчик, росьянка, примула). Первая группа довольно пластична и хорошо приспособлена к изменчивым метеорологическим условиям, как это видно по наблюдениям за перезимовкой растений в степях: в суровые зимы они сохраняют только почки, при мягкой зиме – еще и расположенные на разной высоте побеги с листьями. Розеточные гемикриптофиты, напротив, более консервативны, сохраняя на уровне почвы лишь одну–две почки. Обычно они зимуют под снежным покровом и хорошо выдерживают суровые зимы.

Гемикриптофиты распространены весьма широко, составляя значительную часть травянистых видов в луговых, степных, лесных растительных сообществах внетропических областей.

Криптофиты. Эта группа объединяет растения, у которых почки возобновления располагаются под землей (**у геофитов**) или на дне водоемов (**у гидрофитов**). Геофиты – травянистые многолетники, имеющие зимующие почки на подземных органах. Соответственно характеру подземных органов различают луковичные геофиты (тюльпаны, луки, пролески, гусиный лук и др.), клубневые (цикламен, хохлатка, чистяк, картофель, топинамбур и др.), корневищные (ландыш, кипрей, купена (*Polygonatum*), пырей ползучий (*Agropyron repens*) и др.), корневые (бодяк полевой (*Cirsium arvense*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*) и др.). Углубление в почву наиболее уязвимых частей растения – меристем, обеспечи-

вающих продолжение развития, служит весьма эффективной защитой как от холодного, так и от засушливого периода. Этим объясняется широкое распространение геофитов в различных климатических условиях. В эту группу входят, в частности, многие лесные травянистые виды, а также весенние эфемероиды степей, пустынь, лиственных лесов (многолетники с коротким циклом вегетации и длительным покоем).

Отличительная адаптивная черта геофитов – запасание значительных количеств питательных веществ в подземных органах, что дает возможность быстро возобновить развитие весной, а для эфемероидов – возможность стремительного роста и начала цветения в очень ранние сроки, когда температурные условия для фотосинтеза еще мало благоприятны. Эта физиологическая адаптация, обеспечивающая занятие влажной весенней экологической ниши, так же важна для геофитов в засушливых районах, как и подземное положение почки возобновления.

Интересно отметить, каким путем у растений, первоначально прорастающих из семян близ поверхности почвы, через несколько лет почка возобновления оказывается на довольно значительной глубине. У многих геофитов развиваются специальные утолщенные контрактильные корни, которые, высыхая, сокращаются в поперечном направлении и постепенно, год за годом, втягивают луковицу или клубень в почву.

Гидрофиты – водные растения с плавающими или погруженными листьями, отмирающими на зиму; почки возобновления зимуют на дне водоема, на многолетних корневищах (кувшинки, кубышки) или в виде туррионов, опускающихся на дно осенью и всплывающих к весне (водокрас, ряски, рдесты и др.). Благодаря постоянству зимних температур в придонном слое воды почки гидрофитов зимуют в еще более защищенных условиях, чем почки геофитов.

Терофиты. К этой группе относят монокарпические растения, переживающие неблагоприятный период (холодную зиму или засушливое лето) в виде семян или спор. Важнейшая адаптивная черта этой жизненной формы – способность быстро (часто в очень сжатые сроки – несколько недель) проходить годичный цикл развития от семени до семени, используя благоприятные сезонные экологические ниши, иногда весьма кратковременные. Во многих отношениях семена (споры) представляют наиболее надежный способ переживания неблагоприятного сезона, поскольку они снабжены защитой как морфологической (плотные наружные покровы), так и физиологической (состояние покоя, исключаящее возможность несвоевременного прорастания даже при случайном кратковременном возврате благоприятных условий). Но однолетний цикл развития имеет и свои недостатки: ограниченную продуктивность,

а потому и невозможность для растения достигнуть больших размеров, заметно воздействовать на среду и быть конкурентноспособным.

Терофиты довольно скромно представлены в областях умеренного и холодного климатов, но весьма разнообразны в аридных зонах. К ним принадлежат, например, степные и пустынные весенние эфемеры, заканчивающие цикл развития до наступления лета. У некоторых степных видов (рогозавник серпорогий (*Ceratocephalus falcatus*), веснянка весенняя (*Erophila verna*), вероника весенняя (*Veronica verna*) и др.) вегетация длится всего несколько недель. Столь же непродолжительна жизнь многих пустынных эфемеров. В ряде случаев отнесение пустынных терофитов к группе эфемеров довольно условно, поскольку при достаточном количестве тепла и осадков вегетация у них начинается гораздо раньше наступления весны – зимой или даже осенью – и длится, таким образом, несколько (иногда до 8–9) месяцев. Название «эфемеры», традиционно сохраняемое, например, в применении ко многим зимневегетирующим однолетникам среднеазиатских пустынь, означает здесь лишь очень раннее по календарным срокам (в конце весны) окончание вегетации, сдвинутой по отношению к обычным срокам развития растений умеренных широт.

Эфемеры известны не только в аридных, но и в достаточно увлажненных районах, где они встречаются в местообитаниях с очень кратким периодом, благоприятным для вегетации. Так, в нижнем течении Амура на берегах, в течение года неоднократно затопляемых паводками, в межпаводковые периоды развивается своеобразная группа эфемеров (более 100 видов), у которых весь жизненный цикл укладывается в 4–6 недель.

По характеру сезонных циклов группа терофитов довольно неоднородна. Она включает однолетники незимующие, или яровые (то есть дающие всходы весной), зимующие, или озимые (всходы осенью), а также монокарпические двулетники. У некоторых видов продолжительность цикла развития меняется в разных условиях. Например, мятлик (*Poa annua*), однолетний или двулетний в большинстве районов своего обширного ареала, становится многолетником в высокогорьях Пиренеев, но снова двулетником там же, в долинах. Некоторые арктические растения – ложечная трава (*Cochlearia arctica*), проломник северный (*Androsace septentrionalis*) – в южной части ареала являются двулетними, а в северной – многолетними монокарпиками. Есть травянистые виды, которые в зависимости от условий могут быть то многолетними гемикриптофитами, то двулетниками, то однолетниками. Интересна группа терофитов, способных в течение одного вегетационного сезона давать две-три генерации подряд благодаря прорастанию только что созревших семян (без периода покоя). Таковы мокрица (*Stellaria media*), пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*) и др.

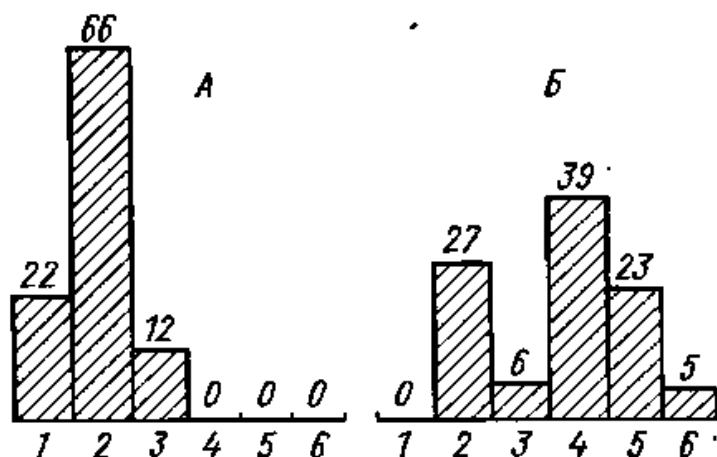
Все эти особенности и отклонения ритмики привели некоторых авторов к мысли о том, что терофиты – группа еще не совсем стабильная. По-видимому, это может быть связано с ее относительной молодостью как жизненной формы. Другое, не менее выразительное свидетельство ее молодости – полное отсутствие терофитов среди голосеменных.

Поскольку жизненные формы Раункиера отражают типы приспособления к неблагоприятным климатическим влияниям, их количественное соотношение во флоре того или иного района земного шара отражает биологически важные особенности климата и может служить его своеобразным индикатором. В одной из своих работ Раункиер по преобладанию той или иной жизненной формы выделял следующие ярко выраженные типы климатов:

- климат фанерофитов – в тропической зоне с обилием тепла и осадков;
- климат терофитов – в областях субтропической зоны с зимними дождями;
- климат гемикриптофитов – в большей части умеренной и холодной зон;
- климат хамефитов – в холодной зоне.

Процентное соотношение разных жизненных форм, выраженное в виде таблицы или диаграммы, называется по Раункиеру, биологическим спектром жизненных форм (рисунок 10). Сравнение таких спектров для влажного тропического леса и листопадного леса умеренных широт показывает, что в первом, в связи с отсутствием неблагоприятных факторов, резко преобладают фанерофиты; во втором, при хорошо выраженной сезонности климата, фанерофиты занимают более скромное место, а наиболее многочисленны гемикриптофиты и геофиты, зимующие в хорошо защищенных условиях.

Такое сравнение само по себе достаточно показательное, но кроме того, для эталона Раункиер предложил использовать «нормальный» биологический спектр земного шара, составляемый по любой случайной (но достаточно большой – не менее 1000 видов) выборке из списка флоры земного шара. Он включает: фанерофитов – 43 %, хамефитов – 9, гемикриптофитов – 27, геофитов – 4, гидрофитов – 1, терофиов – 13 %. Отдельно рассматриваемая группа эпифитов составляет 3 %.



А – дождевой тропический лес; Б – листопадный лес умеренных широт:
 1 – эпифиты, 2 – фанерофиты, 3 – хамефиты, 4 – гемикриптофиты,
 5 – геофиты, 6 – терофиты. Цифры над колонками – проценты видов соответствующих групп во флоре

Рисунок 10 – Биологический спектр лесов (по Раункиеру)

Для сравнительного ботанико-географического анализа можно также использовать не полные биологические спектры жизненных форм, а лишь показатели, отражающие участие во флоре той или иной формы (обычно наиболее экологически выразительной). Так, процент травянистых видов (т. е. имеющих достаточно защищенные почки), весьма высок в северных или гористых странах по сравнению с областями более мягкого климата, и особенно тропическими. Другой пример: показателем степени аридности климата той или иной территории может быть процент терофитов во флоре (это в основном эфемерные формы, заканчивающие вегетацию до наступления жары и засухи). Это хорошо иллюстрируется следующим примером: во флоре Прованса (юг Франции) терофитов 29 %, в семиаридных областях Марокко (Северная Африка) – 56 %, там же, в аридных районах на границе с Сахарой – от 75 до 91 %.

Для биологически значимых особенностей климата весьма показательно участие определенных жизненных форм не только во всей флоре сравниваемых стран, но даже и в ее частях – отдельных семействах растений. Обращает внимание малый процент трав (а значит, обилие древесных и кустарниковых форм) в тропических областях даже в таких семействах, как сложноцветные или фиалковые (полностью «травянистые» в наших умеренных широтах).

Биологические спектры жизненных форм отражают не только общие черты климата при сравнении крупных географических регионов, но и более частные особенности условий и образа жизни растений в разных типах

растительности в пределах одного района. Показательно преобладание хамефитов, приспособленных к суровым условиям, в хвойных лесах, гемикриптофитов – на лугах и в листопадных лесах.

Есть примеры достаточно четкого различия спектров жизненных форм даже в пределах небольших участков, но в разных экологических нишах: так, по берегам каналов в Истрии на откосах северной экспозиции гемикриптофиты составляют 65 %, на долю терофитов приходится 19 %, а на более прогреваемых и сухих откосах южной экспозиции – соответственно – 25 и 57 %.

В литературе нередко указывают и на известную ограниченность применения спектров жизненных форм для ботанико-географического анализа. Так, по-видимому, индикаторное значение спектров ограничено для флористически «молодых», недавно сформировавшихся ценозов (например, верховых болот), где «растения-пришельцы» еще не успели выработать специфических для данных условий приспособлений. Далее, доля той или иной жизненной формы во флоре (то есть списке видов, куда входят все виды, в том числе редкие и малочисленные) еще не отражает ее позиции в растительном покрове. Это бывает, например, в тех случаях, когда жизненная форма представлена небольшим процентом видов, но эти виды являются основными «строителями» растительного покрова как по числу и массе особей, так и по средообразующей роли (как фанерофиты в хвойных лесах). Кроме того, есть области, флористически богатые и бедные, и в последнем случае даже при доминировании в растительном покрове какой-либо жизненной формы она может быть представлена в биологическом спектре совсем небольшим числом видов.

Указанные причины (и другие) приводят к тому, что для некоторых климатически вполне аналогичных областей земного шара получены весьма различные спектры, например, для Италии, Южной Африки, Южной Австралии. Поэтому к методу Раункиера предложены поправки, учитывающие не только наличие в определенном районе видов, представляющих ту или иную жизненную форму, но и их роль в растительном покрове, обилие особей, занимаемую территорию и другие показатели. Такой спектр доминирования жизненных форм, составленный с учетом этих моментов, более показателен для оценки биоклиматических особенностей района, чем традиционный биологический спектр Раункиера. Например, в сосновом лесу травянистые жизненные формы, хотя и преобладают по проценту видов, в растительном сообществе играют подчиненную роль. В тропическом лесу в спектре доминирования несколько снижается роль фанерофитов (видов много, но каждый вид немногочислен по числу особей) и заметно возрастает роль хамефитов, представленных обширными популяциями.

Еще более информативным было бы составление спектров доминирования жизненных форм отдельно по разным ярусам растительных сообществ (иначе, например, в хвойном лесу, трудно сопоставить по одной и той же шкале фитоценологическую роль сосны и напочвенных кустарничков).

Другие системы жизненных форм и принципы их построения. Система жизненных форм Раункиера не универсальна. Например, в тропиках типизация жизненных форм растений должна быть основана на иных признаках, чем в умеренных широтах. В тропических областях отсутствуют сезонные понижения температур, от которых требовалось бы защищать почки возобновления: температура в течение года настолько постоянна, что ее годовые колебания, как правило, не превышают суточных. Однако в отдельных районах тропиков имеются неблагоприятные для растений сезоны (называемые некоторыми авторами «экологической зимой»): например, перерыв вегетации из-за недостатка влаги в сухой и жаркий период; остановка развития при периодическом затоплении лесов в аллювиальных долинах, когда многие деревья теряют листья, и т. д. В связи с этим многие фитогеографы используют систему Раункиера и для тропической растительности, однако вносят в нее разнообразные изменения и дополнения, в основном отражающие особенности морфологии (в том числе величину растений, форму роста, форму кроны, строение листьев и т. д.), а также сезонную периодичность (вечнозеленость или разные типы листопадности). Так, среди деревьев (фанерофитов) тропических лесов различают: деревья с досковидными корнями, деревья с лианоидным стволом, полуэпифитные деревья, пальмы и др. Пример довольно дробного выделения жизненных форм в пределах одной систематической группы представляет деление пальм на одноствольные дихотомически разветвленные, бесстебельные пальмы – геофиты, лазающие пальмы (ротанги) и др.

В тропических дождевых лесах есть своеобразные жизненные формы, отсутствующие в умеренных широтах, например, гигантские травянистые многолетники, которые по Раункиеру должны быть отнесены к травянистым фанерофитам, так как их почки возобновления находятся довольно высоко над землей. Корневища таких трав служат только функции вегетативного размножения, так как нет необходимости переживать неблагоприятные периоды. Очень велик и своеобразен здесь и набор эпифитных жизненных форм.

В высокогорьях тропических областей Африки описаны жизненные формы, также не укладывающиеся в рамки системы Раункиера, например, гигантские розеточные «деревья», у которых практически нет покоящихся почек; крупные бесстебельные розеточные растения и др. Неблагоприятные периоды здесь определяются не столько сезонными, сколько суточными ритмами температур (ночные заморозки), к которым у расте-

ний вырабатываются своеобразные адаптации.

Для растительности умеренных областей, в связи с конкретными задачами исследований растительного покрова, были предложены различные системы жизненных форм применительно к отдельным группам растений и типам растительности. В 1915 г. Г. Н. Высоцким разработана система для степных сообществ юга России. Впоследствии она была развита и дополнена Л. И. Казакевичем (1922) и до сих пор широко применяется при анализе растительных сообществ, составленных травянистыми многолетниками. За основу выделения жизненных форм авторы взяли способ вегетативного размножения и расселения растений, в связи с чем большое внимание уделено строению их подземных органов. По классификации Высоцкого – Казакевича выделяют следующие жизненные формы:

- осевые (стержнекорневые), вегетативное размножение отсутствует;
- дерновые, вегетативное размножение слабо выражено;
- луковичные и клубнелуковичные, вегетативное размножение слабо выражено;
- корневищные (включая стелющиеся и укореняющиеся) с сильно выраженным вегетативным размножением;
- корнеотпрысковые, вегетативное размножение интенсивное.

Исследуя растительность Саратовской области, Л. И. Казакевич на большом материале показал экологическую приуроченность жизненных форм травянистых многолетников: например, преобладание стержнекорневых растений на меловых обнажениях и в сухих степях, корневищных – в лесах и т. д.

Эта система послужила основанием для более детализированной и усовершенствованной системы жизненных форм степных растений, предложенной в 1955 г. М. С. Шалытом и основанной на таких разнообразных признаках, как продолжительность жизни, форма роста, количество плодоношений, способ вегетативного размножения, строение корневой системы и др. Группа многолетников разделена на монокарпики и поликарпики. Среди трав-поликарпиков различаются длительновегетирующие и коротковегетирующие (весенние, летние и осенние); при дальнейшем подразделении выделяются группы жизненных форм по характеру роста (осевые, дернистые, ползучие) и строению подземных частей.

Следует еще упомянуть о системе жизненных форм луговых растений, предложенной В. Р. Вильямсом (1922). Из ее разделов в ботанический обиход вошло деление злаков по типу кущения (корневищные, рыхлокустовые, плотнокустовые), отражающее не только морфологические черты растений, но и особенности почвенной среды, к которой они приурочены. Так, уменьшение доли корневищных злаков и увеличение плотно-

кустовых обычно связан с уплотнением почвы и ухудшением ее аэрации.

На эколого-морфологическом признаке построена система И. Г. Серебрякова (1962, 1964), разработанная в основном для древесных и кустарниковых форм. Он определяет жизненную форму как своеобразный внешний облик (габитус) группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы). Этот габитус возникает в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды. Он выражает приспособленность к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания, пространственному расселению и закреплению территории.

Классификация жизненных форм И. Г. Серебрякова подробно разработана для древесных, кустарниковых и кустарничковых растений. В ней выделен ряд подразделений по принципу соподчинения. Более крупные (отделы) делятся на меньшие (типы), которые в свою очередь включают более мелкие подразделения. Отделы и типы выделены по характеру структуры и длительности жизни надземных скелетных осей; дальнейшая детализация идет по признакам формы роста, строения надземных и подземных органов, вегетативного размножения и т. д. Так, отдел «Древесные растения» включает виды, которые имеют возвышающиеся над уровнем почвы многолетние скелетные оси, в большей или меньшей степени одревесневшие: тип «деревья» с многолетним (десятки и сотни лет) стволом высотой от 3–5 до 150 м; тип «кустарники», имеющие несколько (или много) надземных скелетных осей с длительностью жизни 10–20 лет и высотой от 1 до 5–6 м; тип «кустарнички», у которого имеется значительное количество ветвящихся скелетных осей, связанных друг с другом надземно или подземно и последовательно сменяющихся в течение онтогенеза; длительность их жизни не превышает 5–10 лет, а высота – от 5 до 50–60 см.

Некоторые авторы в понятие приспособленности жизненных форм к среде включают и позицию растения в растительном сообществе: так, по определению Б. А. Тихомирова (1963), под жизненной формой в широком смысле следует понимать форму уживаемости растений, их существования со своими соседями и окружающей средой. Г. М. Зозулиным (1959) разработана система жизненных форм на основе сходства приспособлений для удержания растительной особью площади питания и распространения по ней.

Кроме систем жизненных форм общего значения известны и более локальные, разработанные применительно к определенному региону или типу растительности. В этих случаях они обычно отличаются большой подробностью и используют весьма тонкие детали строения и образа жизни растений. Так, в еловых лесах таежной зоны СССР В. Н. Сукачев (1928), учитывая внешний облик, способ питания, листопадность или

вечнозеленость, теневыносливость и другие признаки, различает следующие группы жизненных форм: теневыносливые микотрофные хвойные (ель, пихта); длиннокорневищные микотрофные травянистые растения теневого типа; длиннокорневищные травянистые микотрофы с листьями брусничного типа; злаковидные зимнезеленые растения теневого типа; теневые травы с клейстогамными цветками; вечнозеленые иглолистные микотрофные травы; зимнезеленые микотрофные кустарнички; полусапрофиты, сапрофиты, полупаразиты.

Почти во всех этих системах в качестве критерия приспособленности растения к среде в первую очередь рассматриваются признаки структуры. Но приспособление растений к среде идет не только путем выработки соответствующих особенностей структуры, но включает и адаптивные изменения физиологических процессов, химического состава растения, сезонных ритмов развития и т. д.

В 70-е годы Е. М. Лавренко, В. М. Свешниковой было предложено понятие об *экобиоморфах* – типах растений, установленных не только по структурным особенностям, но и по тем эколого-физиологическим свойствам, которые показывают отношение растений к ведущим факторам среды. Программа исследований экобиоморф включает характеристику развития растения в онтогенезе (рост, динамика побегообразования и т. д.), анатомии листа и корня, опыления, образования и распространения семян; сезонной и суточной динамики фотосинтеза, дыхания, основных показателей водного режима, минерального питания; устойчивости к экстремальным факторам; характеристику изменчивости эколого-физиологических свойств у растений из разных частей ареала вида. Должны быть также исследованы консортивные связи растений в сообществе с другими растениями и животными. При этом в качестве объектов исследования выбираются наиболее важные виды – *эдификаторы* – зональных типов растительности. Полученная информация дает синтетическое представление о растении как целостном организме и возможность охарактеризовать жизненные формы как типовые адаптационные системы на организменном уровне.

В зарубежной ботанике сходные идеи нашли выражение в понятии *ценотипов* – групп растений, имеющих одинаковый габитус, жизненный цикл, периодичность и сходный обмен веществ. Характеристика ценотипов должна включать: размеры растения и его отдельных частей (форму и строение листьев); фенологию, физиологические показатели; распространение зачатков; а также ряд признаков, по которым можно оценить степень участия растения в круговороте веществ экосистемы (интенсивность накопления органических веществ, их отчуждения и повторного вовлечения в круговорот).

3.3 Классификация древесных растений

Основное различие между древесными и травянистыми растениями сезонных климатов состоит в том, что первые имеют многолетние надземные скелетные побеги с почками возобновления (фанерофиты и хамефиты, по Раункиеру), а вторые, как правило, их не имеют. В бессезонных равномерно благоприятных климатах, например, влажнотропическом, различия между древесными и травянистыми растениями менее отчетливы. У многолетних травянистых растений надземные прямостоячие части побегов всегда однолетние (точнее, односезонные); скелетные многолетние побеги или части побегов с почками возобновления у трав всегда или подземные или приземные, то есть скрыты в подстилке или плотно прижаты к почве (гемикриптофиты и геофиты, по Раункиеру). Однолетние травы вообще не имеют многолетних органов и почек возобновления (терофиты, по Раункиеру). В связи с недолговечностью воздушные побеги трав обычно не образуют вторичных покровных тканей.

Иногда говорят о деревянистой и травянистой консистенции побегов, практически распознаваемой на ощупь (по степени жесткости стебля), имея в виду количественные отношения одревесневших и недревесневших тканей. Но у многих трав однолетние надземные части побегов к концу жизни, особенно в период цветения и плодоношения, становятся вполне деревянистыми. У некоторых однолетников, например, у подсолнечника, анатомическое строение нижней части старого стебля, по существу, не отличается от строения ветви дерева. В то же время анатомическая структура стволов некоторых деревьев отличается преобладанием мягких паренхимных тканей; таковы тропические деревья типа баобаба (*Adansonia digitata*) в Африке, бальсового дерева (*Ochroma lagopus*) в Южной Америке и т. п.

Иногда признаком древесности считают наличие в стебле сплошного кольца проводящих тканей, отличие от пучкового строения трав. Однако очень многие травы имеют кольцо проводящих тканей (например, вероники, подмаренники и др.). В то же время наиболее ярко выраженное пучковое строение стебля наблюдается у древесных лиан. Единственный более или менее надежный критерий – длительность жизни надземного побега: если побеги односезонные, растение можно назвать травянистым.

Полудревесные растения (полукустарники, полукустарнички) характеризуются тем, что их надземные побеги частично деревянистые, частично травянистые, то есть верхняя, иногда значительная по размерам часть побега ежегодно отмирает, а нижняя часть с почками возобновления, находящимися на некоторой высоте (5–10–20 см и более)

над землей, остается в качестве многолетней (хамефиты, по Раункиеру). К полукустарникам и полукустарничкам (различаемым главным образом по величине остающейся многолетней части и общим размерам) относятся, например, многочисленные виды полыней (*Artemisia*), господствующие в растительном покрове сухих степей, полупустынь, отчасти пустынь Казахстана и Средней Азии, терескен (*Eurotia ceratoides*) – типичное подушковидное растение высокогорий Памира, многие губоцветные (тимьян, лаванда, некоторые виды шалфея и др.), составляющие основу растительности склонов гор в Средиземноморье (например, на Балканах). Для полукустарников и полукустарничков в крайних условиях существования характерна подушковидность.

Древесные растения. Типичное дерево характеризуется тем, что у него в течение всей жизни имеется единственный ствол – биологически главная, «лидерная» ось, растущая и в длину, и в толщину интенсивнее других осей – сучьев и ветвей, составляющих крону. Ствол может быть моноподием, но чаще это симподий. Ветвление, если оно выражено, у дерева обычно акротонное. Ствол у дерева живет столько же, сколько само дерево, то есть от нескольких десятков до нескольких сотен, а изредка и тысяч лет (наиболее долгоживущее дерево – секвойя, или мамонтово дерево). Спящие почки у основания ствола, если они есть, дают сестринские стволы только в случае срубания или повреждения главного ствола.

Основная форма дерева – прямостоячая. Однако бывают деревья с активно полегающим, стелющимся стволом и кроной, где только молодые концы ветвей приподнимаются вертикально. Это так называемые стланцы, например, сибирский кедровый стланик (*Pinus pumila*), европейская горная сосна (*P. montana*) и т. д. Как правило, форму стланца деревья принимают в крайних условиях – на северных и южных границах ареала, на верхней границе леса в горах.

Если единственный многолетний ствол лазающий или обвивает опору, то это древовидная лиана (или диановое дерево). Таковы многие виды большого рода виноград (*Vitis*). Древесные лианы встречаются только в тропических, редко в субтропических влажных лесах.

Прямостоячие деревья сильно различаются по форме кроны, ствола, иногда, особенно в тропиках, по форме и поведению надземных придаточных корней. Так, крона может состоять только из крупных листьев, а ствол не ветвиться или ветвиться слабо (древовидные папоротники, пальмы, некоторые тропические сложноцветные и т. д.). В зависимости от направления роста и обилия ветвей кроны могут быть округлыми, пирамидальными, уплощенными в разной степени.

3.4 Классификация травянистых растений

Многолетние травы подразделяют по характеру их многолетних подземных органов. Они укладываются в категории раункиеровских гемикриптофитов и геофитов (изредка травы приходится относить к хамефитам).

1 Стержнекорневые (каудексовые). Во взрослом состоянии имеют хорошо развитый, часто запасующий главный корень, проникающий на большую или меньшую глубину в почве. Степень ветвления каудекса позволяет выделить одноглавые и многоглавые стержнекорневые растения. Примеры: свербига (*Bunias orientalis*), дудник (*Angelica sylvestris*), клевер горный (*Trifolium montanum*).

2 Кистекопневые. Во взрослом состоянии не имеют главного корня; придаточные корни толстые, иногда запасующие, иногда втягивающие, в большом количестве сгущены в виде кисти на крайне укороченной подземной стеблевой оси. Ее можно считать очень коротким корневищем, подобным донцу луковичи; узлы сближены здесь вплотную, а междоузлия отсутствуют. Длительность жизни каждого годичного прироста этой оси относительно невелика – 2–3 (4) года, поэтому длина живой части оси обычно небольшая, в пределах одного – нескольких сантиметров. Примеры: подорожники, сивец луговой (*Succisa praemorsa*), лютики едкий, многоцветковый, кашубский, купальница (*Trollius*) и др.

3 Короткокорневищные. Как и предыдущая группа, во взрослом состоянии живут лишь на придаточных корнях, однако подземная многолетняя стеблевая ось (корневище) хорошо выражена и достаточно долговечна. Возраст живой части корневища может достигать 20 и более лет, например, у купены. Междоузлия короткие, но часто заметные. Длина междоузлий обычно не превышает их диаметра. Корневища часто эпигеогенные. Примеры: ирисы, гравилаты, купена, манжетки.

4 Длиннокорневищные. Имеют корневище с длинными междоузлиями, чаще гипогегенного происхождения; длительность жизни отдельных приростов корневища у разных растений различна (от 1,5–2 лет у пырея ползучего и других длинокорневищных луговых злаков до 10 и более лет у майника, грушанок). Корневая система исключительно придаточная, быстро сменяющаяся.

5 Дерновинные. Сильно кустящиеся короткокорневищные многолетники с мощной придаточной корневой системой (мочковатой); многолетняя побеговая часть растения представляет разветвленную систему пеньков от отмерших надземных побегов. К этой группе относятся преимущественно злаки и осоки, которые делят на рыхло- и плотнодерновинные (или рыхло- и плотнокустовые). Рыхлокустовые злаки –

timoфеевка, овсяница луговая, мятлик дубравный; плотнокустовые – щучка, белоус, ковыли.

6 Клубнеобразующие. Сборная группа, включающая и растения с одним многолетним клубнем гипокотильно-стеблевого происхождения, на котором сменяются надземные побеги (цикламен), и растения со сменяющимися из года в год клубнями смешанного или корневого происхождения (хохлатки, борцы, ятрышники), и столонно-клубневые, где клубни появляются на концах тонких подземных столонов (картофель).

7 Луковичные. Многолетние органы – разные типы луковиц со сменяющейся придаточной корневой системой.

Некоторые клубневые, столонно-клубневые и луковичные растения ведут себя как вегетативные малолетники или даже вегетативные однолетники, если орган возобновления существует всего один-два года и быстро разрушается, сменяемый последующим. Картофель – типичный пример многолетнего растения, ведущего себя как вегетативный однолетник.

8 Наземно-ползучие и наземно-столонные. Травы с относительно долго живущими (2–4 года) плагиотропными ползучими побегами (типа будры, лугового чая) или с быстро отмирающими столонами-усами (земляника, костяника).

Разные типы подземных органов данных травянистых жизненных форм приспособлены к разным типам местообитаний. Для лесных сообществ особенно характерны длинно- и короткокорневищные, ползучие и столонообразующие травы, а для степных – плотнoderновинные и стержнекорневые.

Однолетние травы не имеют органов вегетативного возобновления и отмирают после цветения и плодоношения целиком, вместе с корневой системой, оставляя только семена (терофиты, по Раункиеру). Среди однолетников можно различать группы по продолжительности жизни, от эфемеров, проходящих весь жизненный цикл за считанные недели (как многие крестоцветные в пустынях), до форм, способных перезимовывать в вегетативном или уже цветущем состоянии и продолжать развитие в следующем сезоне после первого же потепления (фиалка полевая, пастушья сумка и др.).

Вопросы для самоконтроля

- 1 Что называется жизненной формой?
- 2 На основании каких критериев выделяются жизненные формы растений?
- 3 Какой признак положен в основу выделения жизненных форм в классификации К. Раункиера?
- 4 Какие растения относятся к группе фанерофитов?

- 5 Какие растения относятся к группе криптофитов?
- 6 Какие жизненные формы растений выделяют в соответствии с классификацией Высоцкого – Казакевича?
- 7 В чем заключается основное различие между древесными и травянистыми растениями сезонных климатов?
- 8 Какими признаками характеризуется типичное дерево?
- 9 Что характерно для полудревесных растений?
- 10 На какие группы подразделяются многолетние травы по характеру их многолетних подземных органов?

Литература

- 1 Березина, Н. А. Экология растений : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Н. А. Березина, Н. Б. Афанасьева. – М. : Издательский центр «Академия», 2009. – 400 с.
- 2 Васильев, А. Е. Ботаника: Морфология и анатомия растений : учебное пособие / А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский. – М. : Просвещение, 1988. – 480 с.
- 3 Воронов, А. Г. Геоботаника : учебное пособие / А. Г. Воронов. – М. : Высшая школа, 1973. – 384 с.
- 4 Горышина, Т. К. Экология растений: учебное пособие / Т. К. Горышина. – М. : Высшая школа, 1979. – 368 с.
- 5 Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М. : Мир, 1967. – 359 с.
- 6 Денисова, С. И. Полевая практика по экологии : учебное пособие / С. И. Денисова. – Минск : Універсітэцкае, 1999. – 120 с.
- 7 Двораковский, М. С. Экология растений: учебное пособие / М. С. Двораковский. – М. : Высшая школа, 1983. – 384 с.
- 8 Культиасов, И. М. Экология растений: учебник для биолог. фак. ун-тов и пед вузов / И. М. Культиасов. – М. : Изд-во Московского университета, 1982. – 384 с.
- 9 Лемеза, Н. А. Геоботаника: Учебная практика : учебное пособие / Н. А. Лемеза, М. А. Джус. – Минск : Выш. шк., 2008. – 255 с.
- 10 Лемеза, Н. А. Практикум по экологии растений : учебное пособие / Н. А. Лемеза, И. И. Смолич. – Минск : БГУ, 2004.– 59 с.
- 11 Неронов, В. В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России: методическое пособие / В. В. Неронов. – М. : Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. – 139 с.
- 12 Работнов, Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М. : Изд-во Московского университета, 1983. – 296 с.
- 13 Сапегин, Л. М. Ботаника. Систематика высших растений: учебное

пособие / Л. М. Сапегин. – Минск : Дизайн ПРО, 2004. – 248 с.

14 Федорук, А. Т. Ботаническая география. Полевая практика: учебное пособие / А. Т. Федорук. – Минск : Изд-во БГУ, 1976. – 224 с.

15 Храмченкова, О. М. Физиология растений. Экология водного обмена: практическое руководство по теме УСР для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / О. М. Храмченкова. – Чернигов : Десна Полиграф, 2016. – 40 с.

16 Ярошенко, И. Д. Основы учения о растительном покрове: учебное пособие / И. Д. Ярошенко. – М. : Государственное изд-во географической литературы, 1953. – 350 с.

Производственно-практическое издание

Ковзик Наталия Анатольевна

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Практическое руководство

Редактор *В. И. Шкредова*

Корректор *В. В. Калугина*

Подписано в печать 22.05.2017. Формат 60×84 1/16.

Бумага офсетная. Ризография. Усл. печ. л. 2,8.

Уч.-изд. л. 3,1. Тираж 25 экз. Заказ 512.

Издатель и полиграфическое исполнение:
учреждение образования

«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 3/1452 от 17.04.2017.

Специальное разрешение (лицензия) № 02330 / 450 от 18.12.2013.

Ул. Советская, 104, 246019, Гомель.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Н. А. Ковзик

Экология растений

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Гомель
2017

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ